

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖ-  
ДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИНСТИТУТ МЕДИЦИНЫ, ЭКОЛОГИИ И ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЫ  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Е. Г. Климентова, Е.В. Рассадина, Ж.А. Антонова

# **Физиология растений**

Ульяновск – 2014

УДК 581.1  
ББК 28.573 я 73  
К 49

Печатается по решению Ученого совета ИМЭиФК  
Ульяновского государственного университета

**Рецензенты:**

К.б.н., доцент Феоктистова Н.А.  
К.б.н., доцент Иванова Л.А.

**К 49**

**Физиология растений:** Учебное пособие для студентов направления бакалавриата 02190 – Почвоведение, 020400 - Биология / Климентова Е.Г., Рассадина Е.В., Антонова Ж.А. – Ульяновск: УлГУ, 2014. – 170 с.

Учебное пособие составлено в соответствии с учебной программой по дисциплине «Физиология растений» для студентов направления бакалавриата «Почвоведение» и «Биология».

В учебном пособии кратко изложены основные разделы физиологии растений: физиология растительной клетки, водный обмен, минеральное питание, фотосинтез, брожение и дыхание, гетеротрофное питание, транспорт и выделение веществ, рост и развитие, движения растений, механизмы защиты растений от факторов внешней среды, в том числе и от патогенов.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                    |     |
|----------------------------------------------------|-----|
| Введение .....                                     | 5   |
| 1. Физиология растительной клетки .....            | 6   |
| 2. Водный обмен .....                              | 25  |
| 3. Минеральное питание .....                       | 36  |
| 4. Фотосинтез .....                                | 55  |
| 5. Брожение и дыхание растений .....               | 81  |
| 6. Гетеротрофный способ питания у растений .....   | 91  |
| 7. Транспорт веществ по растению .....             | 99  |
| 8. Выделение веществ .....                         | 102 |
| 9. Рост и развитие растений .....                  | 109 |
| 10. Движения растений .....                        | 121 |
| 11. Механизмы устойчивости растений .....          | 125 |
| Литература .....                                   | 166 |
| Тесты для контроля и вопросы для самопроверки..... | 167 |

## ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений – это наука о процессах, происходящих в растительном организме: почвенное, воздушное и гетеротрофное питание, синтез, транспорт и распад веществ, рост и развитие, движения растений, взаимодействие с патогенами, реакции на неблагоприятные факторы внешней среды.

Физиология растений занимается процессами, происходящими на разных уровнях организации: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и биоценоотическом. Однако надо всегда иметь в виду, что в растении все процессы на любом уровне организации взаимосвязаны. Изменение какого-либо процесса сказывается на всей жизнедеятельности организма. Кроме того, надо учитывать следующие факторы:

- растения являются продуктом длительной эволюции, в ходе которой изменялись строение и обмен веществ растений под влиянием изменяющихся условий внешней среды,
- растительный организм неотделим от внешней среды, которая в значительной мере влияет на обмен веществ в растении,
- растительный организм развивается в течение всей своей жизни.

При изучении растительного организма возможны два подхода. Первый – это переход от высокого уровня организации к более низкому. Большое значение при этом имеет разработка модельных систем, применение которых открывает новые возможности исследования растений. Так, например, использование изолированных протопластов привело к большому прогрессу в выяснении процессов проникновения и размножения вирусов в клетках растений. Однако для того, чтобы понять закономерности жизнедеятельности целого растения, этот подход недостаточен. Поэтому применяется и иной путь – переход от изучения процессов на низком уровне организации к более сложному.

Изучение закономерностей жизнедеятельности растений является теоретической основой для получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур и, в дальнейшем, создания промышленных установок по производству продуктов питания, материалов и топлива.

## 1. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Все клетки обладают такими свойствами живого как способность к самовоспроизведению, метаболизм (обмен веществ), раздражимость, рост, изменчивость и адаптация к внешней среде. Однако надо учитывать, что каждая клетка многоклеточного организма находится в тесном взаимодействии с другими клетками и что организм - это единое целое, а не сумма клеток.

Клетка обладает сложной структурной организацией и представляет собой систему, дифференцированную на отдельные органеллы. Растительная клетка имеет клеточную стенку и протопласт. Протопласт состоит из ядра с ядрышком, цитоплазмы и включенных в нее мембранных (вакуоль, пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы, эндоплазматический ретикулум) и немембранных (микротрубочки, рибосомы) органелл. Все органеллы погружены в матрикс цитоплазмы - гиалоплазму или основную плазму (рис. 1.1).

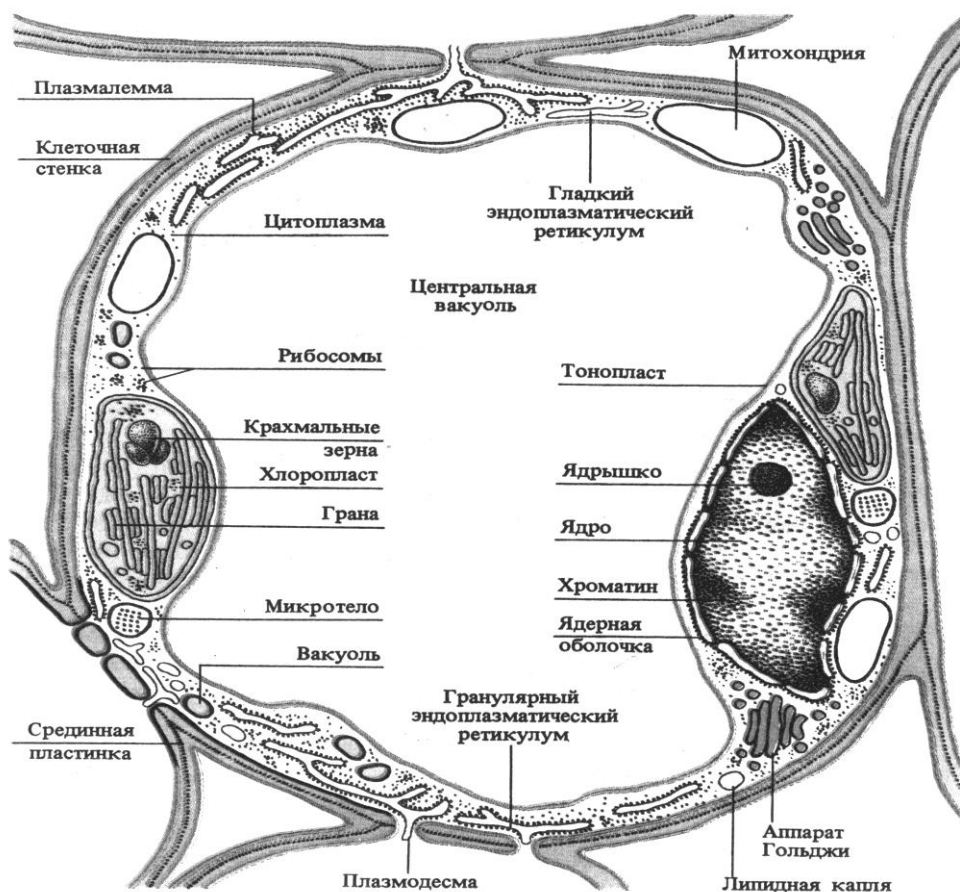


Рис. 1.1. Схема строения клетки мезофилла листа (по В. В. Полевому).

Все окруженные полупроницаемой мембраной компоненты клетки представляют собой замкнутые образования, в которых происходят разнообразные биохимические реакции. Цитоплазматический матрикс также разделен на отсеки эндоплазматической сетью. Тем самым достигается дополнительное пространственное разделение (компартамента-

зация).

Основные физиологические функции структурных компонентов клетки: клеточная стенка - обеспечение прочности, защита, опорная функция; плазмалемма - транспорт веществ из и внутрь клетки, защита, рецепция; ядро - хранение и передача генетической информации; ядрышко - синтез РНК; вакуоль - осморегуляция, запасаение веществ, переваривание; основная плазма - гликолиз; митохондрии - дыхание; хлоропласты – фотосинтез; аппарат Гольджи - секреция, образование компонентов клеточной стенки; эндоплазматическая ретикулум - транспорт веществ в клетке; лизосомы - внутриклеточное пищеварение; сферосомы - накопление и хранение жира; микротела (пероксисомы, глиоксисомы) - фотодыхание, глиоксалатный цикл; микротрубочки - ориентация микрофибрилл целлюлозы; рибосомы - синтез белка.

Биологические объекты (клетка, ткань, орган, индивидуальный организм, фитоценоз и т.д.) имеют различный уровень структурной организации. Растительная клетка, обладая свойством целостности, также является иерархической системой различных уровней структурной организации:

Для каждого уровня организации характерна жесткая структурно-функциональная зависимость. Основу этих структур клетки составляют молекулы биополимеров, имеющих определенную пространственную структуру - нативную конформацию, при которой и проявляется их биологическая функция. При изменении или нарушении нативной конформации макромолекул и структур более высокого уровня организации, включая саму клетку, изменяется (стимулируется или угнетается) или нарушается и их биологическая функция. Таким образом, каждой структуре клетки всех уровней организации свойственна специфическая функция, которая определяется ее структурой. При разрушении структуры функция не может быть выполнена.

Несмотря на большое структурное разнообразие, структурные элементы растительных клеток формируют две основные структурно-функциональные системы:

- 1) систему, обеспечивающую пластические потребности клетки (ядро, хлоропласты, ЭПР, рибосомы);
- 2) систему, обеспечивающую энергетические потребности клетки (хлоропласты, митохондрии, плазмалемма у бактерий).

Целостность растительной клетки как биологической системы реализуется механизмами саморегуляции - одного из основных свойств живой материи. В основе саморегуляции всех уровней биологической организации лежит принцип обратной связи, отрицательной и положительной. В цепи регулирования с отрицательной обратной связью информация об отклонении регулируемой величины от заданного уровня включает в действие регулятор (например, фермент), который воздействует на регулируемый объект (на-

пример, предшественник в цепи сопряженных биохимических реакций) таким образом, что регулируемая величина возвращается к исходному уровню (обеспечивается состояние гомеостаза). В механизмах с положительной обратной связью - воздействие на регулируемый объект вызывает изменение, совпадающее по знаку с первоначальным отклонением регулируемой величины, вследствие чего система выходит из данного стационарного состояния в новое стационарное состояние, соответствующее изменившимся условиям (эпигенез, адаптация). Кроме вышеуказанного принципа, в основе всех форм внутриклеточной регуляции лежит единый (первичный) принцип рецепторно-конформационный: регулируемый объект «узнает» специфический для него фактор и отвечает изменением конформации, в силу чего изменяются и его свойства. Контроль внутриклеточного метаболизма осуществляется за счет воздействия на качество, количество и локализацию фермента, ответственного за определенную биохимическую реакцию, что и позволяет выделить три формы регуляции клеточного метаболизма:

1. Регуляция активности фермента (контролирует качество фермента);
2. Генетическая система регуляции (контролирует количество фермента);
3. Мембранная регуляция (контролирует локализацию фермента).

Согласованное взаимодействие всех форм внутриклеточной регуляции и обеспечивает интеграцию пространственно организованных (компартиментализованных) биохимических процессов.

**Раздражимость.** Это способность клетки реагировать на действие внешних и внутренних факторов – раздражителей и передавать возбуждение в другие клетки. Восприятие раздражения обозначают термином перцепция или рецепция. У растений нет органов чувств, но есть рецепторные белки и клетки, воспринимающие разные воздействия. Различают фото-, хемо- и механорецепторы.

Возбуждение представляет собой измененное состояние клетки. В отсутствие раздражения растительная клетка имеет отрицательный потенциал покоя от -50 до -200 мВ, то есть протоплазма заряжена отрицательно по отношению к наружной поверхности. Это связано с тем, что внутри клетки находится больше ионов хлора и калия, но меньше ионов кальция, чем снаружи.

В ответ на раздражение возникает потенциал противоположного знака - потенциал действия, который может распространяться и на время сравняться или превысить потенциал покоя. Потенциал действия образуется в результате выхода ионов хлора из клетки и поступления ионов кальция в клетку.

Раздражение воспринимается клеткой, если его сила превышает пороговую величину. Следующие друг за другом подпороговые раздражения могут суммироваться, если интервалы между ними незначительны. Минимальное время, необходимое для рецепции, назы-

вают временем презентации.

Установлены следующие законы раздражимости:

1. Закон силы раздражения: чем больше раздражение, тем сильнее ответная реакция.
2. Закон длительности раздражения: чем длительнее раздражение, тем сильнее ответная реакция.
3. Закон количества раздражения: чем больше сила раздражения, тем меньше время презентации.
4. Закон градиента раздражения: чем выше скорость нарастания силы раздражителя, тем больше ответная реакция.

При действии чрезмерно сильных и (или) длительных воздействий чувствительность клеток к раздражителю снижается и клетки могут погибнуть.

Реституция - это восстановление исходного состояния после раздражения. Она идет с затратой энергии и тормозится под действием наркотиков, ингибиторов дыхания, при недостатке кислорода и снижении температуры. Во время реституции клетки находятся в рефрактерном периоде, когда новое раздражение не вызывает возбуждения.

**Репликация, транскрипция и трансляция.** Хранение наследственной информации осуществляется дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК). ДНК - это полимер, мономерами которого являются дезоксирибонуклеотиды. В их состав входят углевод 2-дезоксид-β-D-рибоза, остаток фосфорной кислоты и азотистые основания четырех типов: два пуриновых - аденин и гуанин, и два пиримидиновых - тимин и цитозин. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, скрепленных между собой водородными связями между азотистыми основаниями. Полинуклеотидная цепочка образована чередующимися остатками 2-дезоксид-β-D-рибозы и фосфорной кислоты, которая присоединена к 5 атому углерода кольца углевода с одной стороны и к 3 атому с другой стороны. Азотистые основания ответвляются от цепочки, присоединяясь к 1 атому углерода кольца углевода. Азотистые основания, противостоящие друг другу в полинуклеотидных цепочках, комплементарны друг другу: пуриновому основанию соответствует пиримидиновое (аденину – тимин, гуанину – цитозин). У каждой цепочки молекулы ДНК один конец заканчивается пятым (фосфатным), а другой - третьим (гидроксильным) углеродным атомом углевода. Они обозначаются как 5' и 3'- концы. Цепочки в молекуле ДНК антипараллельны. В одной цепочке нуклеотиды связаны в направлении 5' → 3', а в другой - 3' → 5'. Полинуклеотидные цепочки образуют двойную спираль. Каждый виток спирали содержит 10 пар азотистых оснований (рис. 1.2).

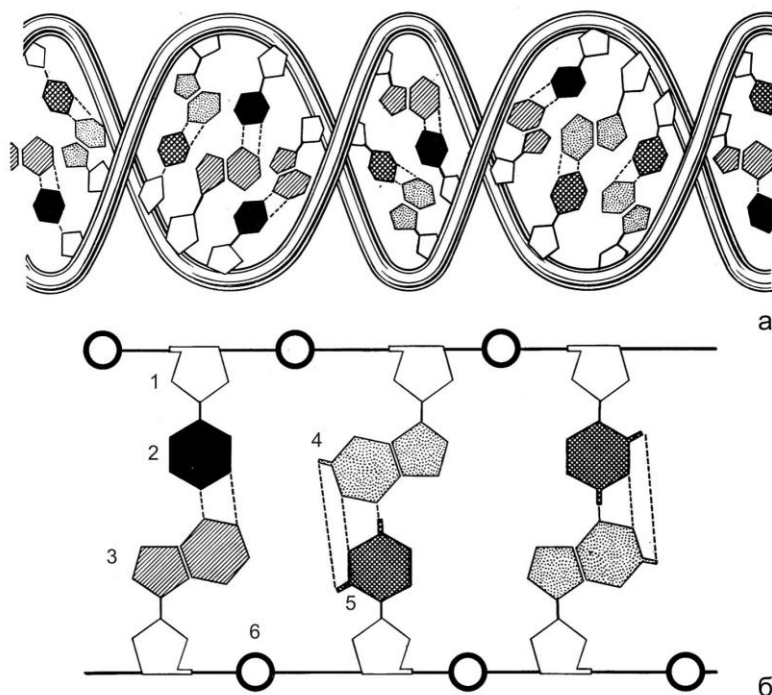


Рис. 1.2. Схема строения молекулы ДНК в виде двойной спирали (а) и прямой лесенки (б) (по В. Олфри и А. Мирскому).

1 – остаток 2-дезоксид- $\beta$ -D-рибозы, 2, 3, 4, 5 – азотистые основания (тимин, аденин, гуанин, цитозин, соответственно), 6 – остатки фосфорной кислоты.

Во время репликации (синтеза) ДНК каждая из цепей родительской ДНК служит матрицей для образования комплементарной дочерней цепи из предшественников – дезоксирибонуклеозидтрифосфатов: дезоксиаденозин-, дезоксицитидин-, дезоксигуанозин- и дезокситимидинтрифосфата. При их полимеризации происходит освобождение молекул пиррофосфата, которые расщепляются пиррофосфатазой. Репликация ДНК осуществляется по полуконсервативному механизму: одна из цепей дочерней молекулы ДНК является частью родительской молекулы, а другая – вновь синтезированной.

ДНК-полимераза способна синтезировать ДНК только в направлении от 5'-конца к 3'-концу. Поэтому на одной цепи ДНК образование дочерней цепи, называемой ведущей, происходит непрерывно, синтез другой цепи происходит прерывисто в виде коротких фрагментов Оказаки, получивших свое название в честь ученого, впервые их обнаружившего. Эта вторая дочерняя цепь получила название отстающей. Фрагменты Оказаки также синтезируются в направлении 5'→3', но перемещение ДНК-полимеразы вдоль матричной цепи ДНК при образовании каждого фрагмента противоположно направлению движения при синтезе ведущей цепи. Ведущая и отстающая цепи ДНК синтезируются координировано, что обеспечивается димеризацией ДНК-полимеразных комплексов у бактерий и наличием разных ДНК-полимераз у эукариотов. Для соединения двух фрагментов Оказаки

ДНК-лигазой сначала удаляется РНК-затравка с помощью экзонуклеазы и РНКазы Н – нуклеазы, специфически расщепляющей РНК в ДНК-РНК-гибридах.

Процесс репликации ДНК разделяют на три этапа: инициацию, элонгацию и терминацию. Для начала репликации необходим праймер (затравка) – короткий олигодезоксид- или олигорибонуклеотид, комплементарный соответствующему участку ДНК-матрицы.

В ходе репликации ДНК ее цепи расходятся из точки репликации, образуя Y-подобную структуру, которая называется репликативной вилкой. Именно в этом месте локализован репликативный комплекс, состоящий из нескольких белков. ДНК-хеликаза перемещается в репликативной вилке впереди ДНК-синтезирующего комплекса, расплетает цепи родительской ДНК и стимулирует образование затравок праймазой. ДНК-синтезирующий комплекс содержит ДНК-полимеразу, подвижный связывающий белок RPA и ДНК-зависимую АТФазу, которая узнает и связывается с единственным праймером ведущей цепи ДНК и с каждым праймером фрагментов Оказаки отстающей цепи, что делает возможным присоединение к праймерам ДНК-полимеразы и белка RPA. RPA связывается с образующимися одноцепочечными участками, облегчая процесс расплетения. RPA охватывает молекулу ДНК позади ДНК-зависимой АТФазы, стимулирует АТФазную активность и оставляет 3'-конец праймера доступным для ДНК-полимеразы. ДНК-полимераза начинает элонгацию цепей ДНК, присоединяя первый дезоксирибонуклеозидмонофосфат к 3'-концевому нуклеотиду РНК-затравки.

Передача информации от ДНК осуществляется посредством информационной или матричной рибонуклеиновой кислоты (мРНК). Синтез мРНК называется транскрипцией. Молекула мРНК, комплементарная одной из цепей матричной ДНК, образуется в ходе сополимеризации четырех рибонуклеозидтрифосфатов (аденин-, гуанозин-, цитозин- и урацилтрифосфата) с образованием 3'-5'-фосфодиэфирных связей и освобождением неорганического пирофосфата. Транскрипцию осуществляет фермент ДНК-зависимая РНК-полимераза. Синтез мРНК молекулами РНК-полимеразы начинается в определенных местах ДНК, называемых промоторами, и завершается на особых нуклеотидных последовательностях – терминаторах. Совокупность нуклеотидов ДНК, заключенных между промотором и терминатором, называют транскрипционной единицей или транскриптоном.

Процесс транскрипции подразделяют на 4 стадии: связывание РНК-полимеразы с ДНК и распознавание промотора, инициация, элонгация и терминация. Предполагается, что после первоначального непрочного связывания с ДНК в случайном месте молекула РНК-полимеразы перемещается вдоль двойной спирали ДНК до тех пор, пока не обнаружит последовательность нуклеотидов промотора. В этом месте связывание молекулы фермента с ДНК становится более прочным. Инициация транскрипции начинается с образования на промоторе прединициального комплекса, состоящего из РНК-полимеразы и матричной

ДНК. После сборки предъинициационный комплекс претерпевает температурно-зависимые конформационные изменения, которые сопровождаются локальным плавлением, то есть расплетением двойной спирали ДНК, и комплекс становится способным к транскрипции. При наличии рибонуклеозидтрифосфатов происходит образование первых фосфодиэфирных связей в молекуле синтезируемой мРНК, после чего начинается стадия элонгации, то есть последовательное удлинение синтезируемой молекулы мРНК.

В 1992 г. М. Чэмберлен с сотрудниками разработали общую модель элонгации мРНК, согласно которой перемещение РНК-полимеразы вдоль ДНК и присоединение нуклеотидов к растущей цепи мРНК в активном центре фермента разделены во времени. Это разделение возможно потому, что у РНК-полимеразы имеется два сайта (участка), удерживающих растущую цепь мРНК, и два участка связывания ДНК-матрицы. Молекула РНК-полимеразы перемещается вдоль ДНК подобно гусенице: когда один сайт связывания ДНК фиксирован, другой перемещается вперед. ДНК-зависимые РНК-полимеразы фагов, состоящие из одной субъединицы, синтезируют РНК в условиях *in vitro* со скоростью 200-400 нуклеотидов в секунду. При перемещении фермента вдоль матрицы цепи ДНК подвергаются плавлению и повторному отжигу, в результате которого восстанавливается исходная структура ДНК. Стадия элонгации заканчивается после достижения РНК-полимеразой терминатора транскрипции. Затем синтезированная РНК и РНК-полимераза освобождаются из транскрипционного комплекса. Только минус-цепь ДНК служит матрицей для синтеза мРНК.

Участки ДНК, несущие информацию о строении белка - экзоны, разделены неинформативными интронами. В процессе транскрипции считывается информация как с экзонов, так и с интронов. Образуется предшественник мРНК - про-мРНК. Молекулы про-мРНК претерпевают созревание - процессинг. В ядре из про-мРНК происходит вырезание интронов и объединение экзонов - сплайсинг. К образовавшейся мРНК прикрепляется особая группировка поли-А и к одному из концов мРНК присоединяется защитная химическая группировка КЭП. После этого мРНК соединяется с белком, образуя инфорсому. Она выходит через поры в ядерной оболочке в цитоплазму. мРНК высвобождается из инфорсомы и одноцепочечная неспирализованная молекула мРНК присоединяется к участку малой субъединицы рибосомы, который примыкает к большой субъединице. К рибосоме прикрепляется небольшой участок цепи мРНК, содержащий один кодон, состоящий из трех азотистых оснований. Один кодон соответствует одной аминокислоте. Однако некоторые аминокислоты кодируются несколькими разными кодонами. Таким образом, первый этап синтеза белка - трансляции заключается в образовании комплекса между мРНК и рибосомой.

Перенос аминокислот в цитоплазме к рибосомам осуществляется транспортными РНК

( тРНК или 4S-РНК) из 70-80 нуклеотидов с молекулярной массой 25-30 кД. Они составляют почти 10 % от всей клеточной РНК и растворены в гиалоплазме. Поэтому тРНК еще называют растворимой РНК. В состав белков входят 20 аминокислот и каждой аминокислоте соответствует своя тРНК. Благодаря определенному расположению комплементарных нуклеотидов полинуклеотидная цепочка тРНК образует вторичную структуру, получившей название “клеверного листа”. Рентгеноструктурный анализ позволил установить третичную структуру тРНК. Она оказалась составленной из двух стеблей наподобие латинской буквы L.

Каждая тРНК имеет триплет оснований - антикодон, ответственный за прикрепление к комплементарному кодону мРНК. Для того, чтобы аминокислота присоединилась к тРНК необходима ее активация или обогащение энергией. Активация аминокислоты происходит за счет ее реакции с аденозинтрифосфорной кислотой (АТФ) - вещества с макроэргическими связями (~). Реакция идет при участии фермента аминокислотсинтетазы (кодазы). Образовавшийся аминокислотаденилат остается связанным с ферментом и вступает в реакцию с тРНК с образованием аминокислот-тРНК.

Аминокислот-тРНК антикодоном присоединяется к кодону мРНК на малой субъединице рибосомы. После того как первая аминокислота со своей тРНК вошла в малую субъединицу рибосомы, происходит смыкание малой и большой субъединиц рибосомы. После смыкания субъединиц тРНК вместе с аминокислотой переносится на большую субъединицу. Одновременно мРНК перемещается на один кодон. В результате в малую субъединицу входит следующий кодон, кодирующий другую аминокислоту. К этому кодону с помощью антикодона присоединяется вторая тРНК со своей аминокислотой. В рибосоме оказываются две аминокислоты, ориентированные друг около друга таким образом, что карбоксильная группа первой аминокислоты оказывается рядом с аминогруппой второй аминокислоты. В результате сближения этих групп и с участием фермента большой субъединицы рибосомы пептидилтрансферазы аминокислоты соединяются пептидной связью. Образовавшийся дипептид присоединен ко второй тРНК, а первая тРНК освобождается и уходит в цитоплазму. В результате дипептид со второй тРНК оказывается связанным с большой субъединицей рибосомы, а мРНК перемещается еще на один кодон (рис. 2.3). Присоединение аминокислотных остатков - элонгация повторяется многократно, пока не образуется полипептидная цепочка белка. Окончание образования полипептидной цепочки - терминация связано с тем, что в малую субъединицу вступает терминальный кодон мРНК. Образовавшаяся полипептидная цепочка покидает рибосому. Большое значение имеет объединение рибосом в цепочки - полисомы. В этом случае одна молекула мРНК может последовательно присоединяться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка. Когда синтез белка закончен, мРНК распадается. Синтез

белковой молекулы идет с большой скоростью и поэтому время жизни мРНК невелико (от нескольких секунд до 1-2 минут). Однако, на определенных фазах развития растений (например, в набухающих и прорастающих семенах) синтезируются так называемые долгоживущие молекулы мРНК.

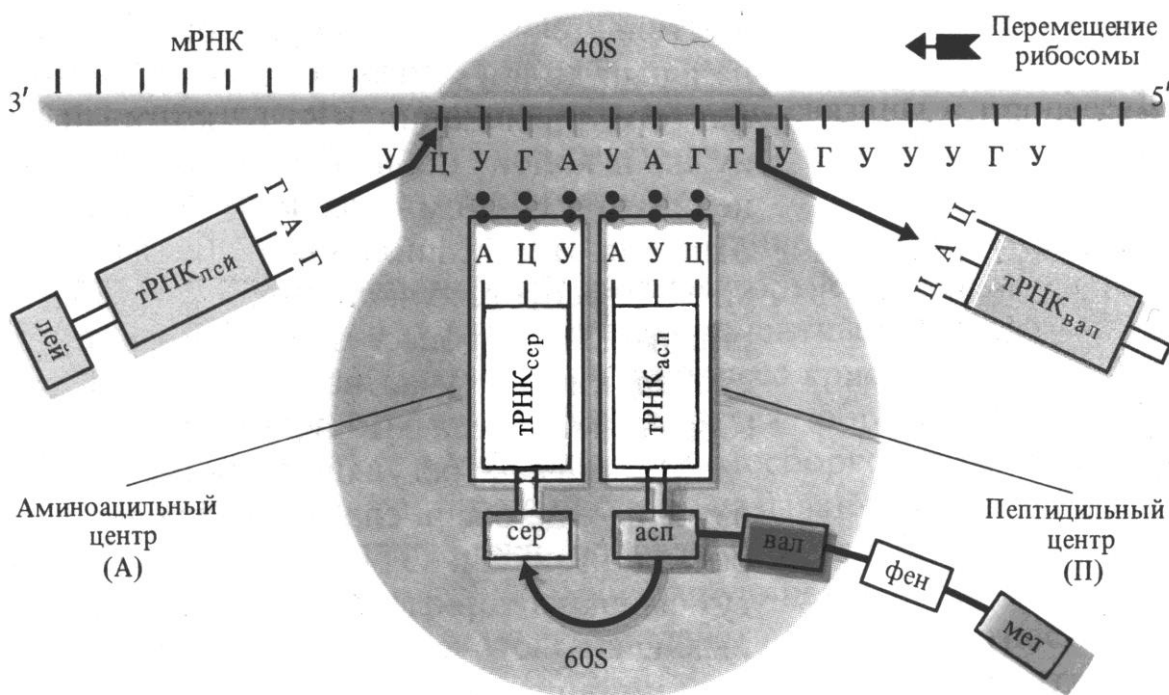


Рис. 1.3. Схема синтеза полипептидной цепи в рибосоме (по В. В. Полевому).

В заключение можно сказать, что из поколения в поколение передаются молекулы ДНК, которые несут в себе информацию о составе белковых молекул. План построения белка записан в ДНК с помощью триплетного кода, представленного чередованием азотистых оснований. Под влиянием внешних условий или спонтанно ДНК может изменяться. Эти изменения могут быть полезными, бесполезными и вредными. Полезные изменения, дающие организмам преимущество в борьбе за существование, могут закрепляться по наследству в ходе естественного или искусственного отбора.

Возникающие в процессе трансляции белки являются полимерами, мономерами которых служат аминокислоты. Белки представляют собой цепочки остатков аминокислот, соединенных между собой пептидными связями. Молекулярная масса белков зависит от количества мономеров и колеблется от нескольких тысяч до миллионов. Разнообразие белков определяется различной последовательностью аминокислотных остатков. Белки, так же как и аминокислоты - амфотерные соединения, то есть имеют положительный и отрицательные заряды. У каждого белка своя изоэлектрическая точка - значение рН, при которой молекула белка не имеет заряда.

Молекула белка имеет первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуру. Первичная структура определяется последовательностью аминокислотных остатков в бел-

ковой молекуле. Между аминокислотами, входящими в полипептидную цепочку, возможны водородные и другие связи. В результате этого полипептидная цепочка приобретает особенное расположение в пространстве, чаще всего в виде спирали. Это вторичная структура. По конформации полипептидной цепи различают фибриллярные и глобулярные белки. Фибриллярные белки сохраняют вытянутую форму спирали. У глобулярных белков спираль сворачивается в шарообразную глобулу, которая представляет собой третичную структуру белка. Она поддерживается кроме водородных связей гидрофобными взаимодействиями и дисульфидными связями, возникающими между двумя сульфгидрильными (SH) группами. Белки могут состоять из нескольких полипептидных цепочек и их взаимное расположение в пространстве и вокруг друг друга представляет собой четвертичную структуру.

**Регуляции ферментативной активности в клетке.** Химические процессы в клетке протекают с большой скоростью благодаря действию биологических катализаторов - ферментов или энзимов. Белковую часть фермента называют апоферментом. Небелковый компонент, прочно связанный, называют простетической группой, слабо связанный, обслуживающий несколько ферментов - коферментом. В состав простетических групп и коферментов входят металлы (железо, медь, цинк), витамины и их производные. Эндоферменты функционируют в клетке, а экзоферменты выделяются из клетки или локализуются в плазмалемме и действуют снаружи от нее.

Ферменты обладают специфичностью как к субстратам (субстратная специфичность), так и к определенным химическим реакциям (специфичность действия). Названия ферментов обычно заканчиваются суффиксом "аза", за исключением некоторых общепринятых названий, например, пепсин, трипсин и другие. Название, как правило, отражает природу субстрата (хитиназа расщепляет хитин), или функцию фермента (аминотрансфераза переносит аминокислоты), или же то и другое вместе (алкогольдегидрогеназа). Ферменты разделяют на 6 классов: 1) оксидоредуктазы - катализируют окислительно-восстановительные реакции, 2) трансферазы - перенос целых атомных группировок от одного соединения к другому, 3) гидролазы - распад органических соединений с участием воды, 4) лиазы - присоединение какой-либо атомной группировки к органическим соединениям или отщепление от субстратов определенной группы без участия воды, 5) изомеразы - превращение одних изомеров в другие, 6) лигазы или синтетазы - синтез органических соединений, происходящий при участии АТФ с использованием энергии этой кислоты.

Ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию и встречающиеся у одного организма, но различающиеся по своим физико-химическим свойствам (например, по электрофоретической подвижности, следовательно, по молекулярной массе и заряду) называ-

ют изоферментами или изозимами. Наличие изоферментов позволяет организмам лучше приспосабливаться к меняющимся условиям внешней среды.

Катализ осуществляется в результате образования фермент-субстратного комплекса, что приводит к сближению реагирующих молекул или созданию напряженных химических связей путем их растягивания. Субстрат должен соответствовать активному центру не только пространственно, но и по распределению зарядов, расположению групп атомов и так далее. Окончательная подгонка происходит лишь в процессе взаимодействия субстрата с ферментом, претерпевающим при этой реакции конформационные изменения. Продукты реакции отделяются от фермента и молекулы фермента регенерируются. Благодаря своей способности регенерироваться, то есть возвращаться к первоначальному состоянию, одна и та же молекула фермента может катализировать большой объем превращений.

Скорость и направленность ферментативных реакций в клетке зависит от количества фермента, температуры и pH. Как всякая химическая реакция, ферментативные реакции зависят от температуры, что принято оценивать величиной температурного коэффициента ( $Q_{10}$ ), который показывает во сколько раз данный процесс ускоряется при повышении температуры на  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Поскольку ферменты являются белками, то повышение температуры свыше  $35\text{--}40\text{ }^{\circ}\text{C}$  вызывает их частичную инактивацию, а дальнейшее повышение температуры приводит уже к необратимой денатурации. У каждого фермента имеется свой оптимум pH, при котором лучше всего проявляется его активность. Это связано с тем, что pH влияет на заряд функциональных групп фермента, составляющих его активный центр, а от заряда зависит возможность образования фермент-субстратного комплекса.

Известны следующие механизмы внутриклеточной регуляции функционирования ферментов:

1. Метаболитная регуляция. Она происходит в результате изменения концентрации метаболитов и не затрагивает активность или число ферментных молекул. Различают регуляцию в местах разветвления путей обмена веществ и регуляцию по принципу обратной связи. В первом случае ферменты конкурируют за один и тот же субстрат и выбор пути определяется концентрацией общего для конкурирующих ферментов субстрата и степенью сродства фермента к субстрату. Под обратной связью понимается влияние более позднего члена цепи взаимосвязанных реакций на более ранний.

2. Ферментная регуляция. При этом типе регуляции изменяется активность ферментов. Изменение ферментативной активности может осуществляться несколькими путями: а) Обратимое или необратимое превращение неактивных предшественников ферментов - зимогенов в активные ферменты. Например,  $\beta$ -амилаза инактивирована в запасющих клетках эндосперма семян злаков из-за соединения с запасными белками посредством ди-

сульфидных связей ( -S-S-). К началу прорастания семян из живых клеток алеиронового слоя в эндосперм поступают вещества, разрушающие дисульфидные связи. Активированная  $\beta$ -амилаза принимает участие в гидролизе запасного крахмала; б) Изменение активности фермента под влиянием эффекторов. Связываясь с ферментом, эффекторы могут повышать его активность - это положительные эффекторы - активаторы или уменьшать ее - это отрицательные эффекторы - ингибиторы. Эффектор может влиять на активность фермента, взаимодействуя с активным центром (изостерический эффект) или изменяя конформацию ферментной молекулы в результате связывания с ее аллостерическим центром (аллостерический эффект). Изостерический эффект происходит в том случае, когда эффектор и субстрат похожи по своему строению и конкурируют друг с другом за активный центр фермента. Такой тип ингибирования называют конкурентным ингибированием.

3. Генная регуляция. В этом случае изменяется количество ферментных молекул в клетке из-за включения или выключения синтеза ферментов. Регулирующие факторы действуют на ДНК, РНК или рибосомы.

4. Мембранная регуляция. Различают контактную и дистанционную мембранную регуляцию активности ферментов. Контактная регуляция – связывание ферментов с мембранами или их освобождение меняет их активность. Дистанционная мембранная регуляция активности ферментов осуществляется косвенным путем в результате транспорта через мембраны субстратов и коферментов, удаления продуктов реакции, ионных и pH сдвигов в компартментах клетки.

**Поступление воды в клетку.** При температуре выше абсолютного нуля все молекулы находятся в постоянном движении. Диффузия - это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул газов или растворенного вещества и растворителя благодаря их постоянному движению. Диффузия всегда направлена от большей концентрации вещества к меньшей. Количество вещества  $J$ , диффундирующего в единицу времени через воображаемое поперечное сечение, зависит от величины градиента  $dc/dx$  (градиент – мера изменения какого-либо параметра с расстоянием или временем) и от природы диффундирующего вещества, влияющего на коэффициент диффузии  $D$ . Это 1-й закон диффузии Фика, который описывается следующим уравнением:

$$J = - D \cdot dc/dx,$$

так как суммарный поток направлен в сторону области меньшей концентрации, в уравнении стоит знак минус.

Скорость диффузии уменьшается с увеличением ее продолжительности. Проходимое путем диффузии расстояние пропорционально не времени, как при равномерном движении, а ее квадратному корню. Это 2-й закон диффузии Фика:

$$dc/dt = D \cdot dc^2/dx^2,$$

где  $dc/dt$  – изменение концентрации вещества во времени.

Диффузия воды через полупроницаемую мембрану называется осмосом. Полупроницаемая мембрана – это мембрана хорошо проницаемая для воды и непроницаемая или плохо проницаемая для растворенных в воде веществ. Осмотическая ячейка – это пространство, окруженное полупроницаемой мембраной и заполненное каким-либо водным раствором. Все клеточные мембраны, в том числе плазмалемма и тонопласт, являются полупроницаемыми мембранами. Вода проходит в клетку через водные поры в плазмалемме, образованные специальными белками аквапоринами.

Внутри осмотической ячейки раствор развивает осмотическое давление  $\pi$ :

$$\pi = i \cdot c \cdot R \cdot T,$$

где  $c$  – концентрация раствора в молях,  $T$  – абсолютная температура,  $R$  – газовая постоянная  $0,082 \text{ л} \cdot \text{атм}/\text{град} \cdot \text{моль}$ ,  $i$  – изотонический коэффициент, равный  $1 + \alpha(n-1)$ , где  $\alpha$  – степень электролитической диссоциации,  $n$  – число ионов, на которые распадается молекула электролита.

Благодаря осмотическому притоку воды в клетку там возникает гидростатическое давление, называемое тургорным. Это давление прижимает цитоплазму к клеточной стенке и растягивает ее. Клеточная стенка имеет ограниченную эластичность и оказывает равное противодействие. Эластическое растяжение ткани благодаря тургорному давлению ее клеток придает твердость не одревесневшим частям растений. Завядающие побеги становятся дряблыми, так как при потере воды тургорное давление падает. Тургорное давление противодействует притоку воды в клетку. Давление, с которым вода осмотически притекает в клетку, равно таким образом, разности между осмотическим давлением  $\pi$  и тургорным давлением  $P$ . Эту величину называют сосущей силой  $S$ :  $S = \pi - P$ . Вода поступает в клетку из внешнего раствора, если его потенциальное осмотическое давление меньше сосущей силы клетки и, наоборот, вода выходит из клетки в раствор с более высоким потенциальным осмотическим давлением.

При термодинамической трактовке сосущая сила заменяется водным потенциалом  $\psi_w$ . Водный потенциал можно определить как работу, необходимую для того, чтобы поднять потенциал связанной воды до потенциала чистой, то есть свободной воды. Термин водный потенциал не совсем точен. Правильнее, но менее употребителен термин разность потенциалов воды, поскольку он определяется разностью между химическими потенциалами воды в системе  $\mu_w$  (например, вакуоле) и чистой воды  $\mu_{ow}$  при атмосферном давлении. Абсолютные значения  $\mu_w$  и  $\mu_{ow}$  неизвестны, но их разность можно определить. Она всегда отрицательна. Потенциал воды в растворе, растении, почве и атмосфере меньше 0. Потенциал чистой воды равен 0.

Можно также заменить  $\pi$  и  $P$  на потенциалы, а именно на осмотический потенциал

$\psi_{\pi}$  (отрицательный) и потенциал давления  $\psi_p$  (как правило, положительный). В таком случае осмотическое уравнение превращается в уравнение потенциала воды:

$$-\psi_w = -\psi_{\pi} - \psi_p \text{ (размерность бар} = \text{эрг} \cdot \text{см}^{-3} \cdot 10^6)$$

Величину осмотического потенциала можно определить плазмолитическим методом. Плазмолиз - это процесс, обусловленный потерей воды клеткой. Он проявляется в отходе протопласта от клеточной стенки. В отдельных местах цитоплазма может в течение более или менее продолжительного времени сохранять связь с клеточной стенкой, образуя так называемые нити Гехта. Наблюдаются различные формы плазмолиза: выпуклый плазмолиз при небольшой вязкости цитоплазмы и вогнутый плазмолиз при высокой вязкости цитоплазмы (рис. 1.4)..

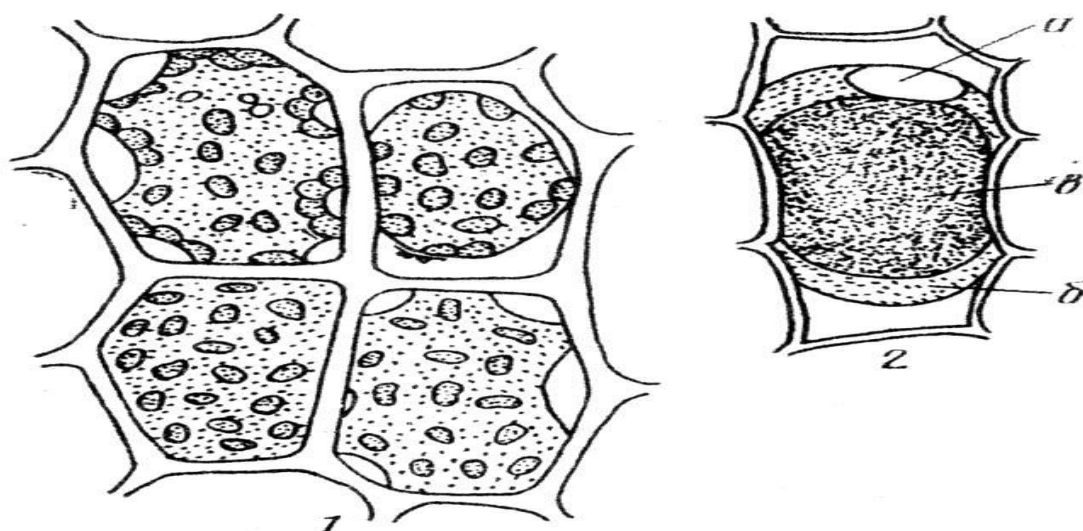


Рис. 1.4. Формы плазмолиза.

1 – последовательные этапы плазмолиза в клетках листа мха, 2 – выпуклая форма плазмолиза (колпачковый плазмолиз) в клетке эпидермиса чешуи лука с окрашенной антоцианом вакуолью: а – ядро, б – цитоплазма, в – вакуоль (по Д. А. Сабинину – цит. по С. И. Лебедеву).

При переносе плазмолизированных тканей в гипотонический раствор или чистую воду вода поступает в клетку и происходит деплазмолиз. Количество воды в клетке увеличивается, объем вакуоли возрастает и она прижимает цитоплазму к клеточной стенке. Плазмолитический метод основан на подборе изоосмотического (изотонического) раствора, то есть имеющего осмотический потенциал равный осмотическому потенциалу клетки. Раствор, при котором начался плазмолиз, имеет осмотический потенциал примерно равный осмотическому потенциалу клетки. Зная концентрацию наружного раствора в молях, можно вычислить осмотический потенциал клетки

Иногда при сильном завядании протопласт не отстает от клеточной стенки как при плазмолизе, а сжимается и тянет ее за собой. При этом клеточная стенка прогибается. Это

явление называют циторризом. Развивается натяжение или отрицательное давление стенки и потенциал тургорного давления приобретает отрицательное значение. В этом случае величина водного потенциала определяется уже не разностью, а суммой осмотического потенциала и потенциала давления:  $-\psi_w = -\psi_\pi + \psi_p$ .

Величина осмотического потенциала позволяет судить о способности растения поглощать воду из почвы и удерживать ее, несмотря на иссушающее действие атмосферы. Осмотический потенциал колеблется у разных растений в пределах от -5 до -200 бар. У водных растений осмотический потенциал около -1 бара. У большинства растений средней полосы осмотический потенциал колеблется от -5 до -30 бар, растения степей и пустынь имеют более отрицательный осмотический потенциал. Осмотический потенциал различен и у разных жизненных форм. У деревьев он более отрицателен, чем у кустарников и травянистых растений, соответственно. У светолюбивых растений осмотический потенциал более отрицателен, чем у теневыносливых растений.

Поступление воды в клетку обусловлено не только осмотическим давлением, но и силой набухания. Набуханием называют поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом (набухающим телом), сопровождаемое увеличением объема. Явление набухания обусловлено коллоидальными и капиллярными эффектами. В протоплазме преобладает набухание на коллоидальной основе (гидратация коллоидов), а в клеточной стенке наблюдаются оба эффекта: капиллярный - накопление воды между микрофибриллами и в межмицеллярных пространствах и коллоидальный - гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз.

У некоторых частей растений поглощение воды происходит исключительно путем набухания, например, у семян. Вода диффундирует в набухающее тело. Благодаря большому сродству набухающего тела к воде при набухании может возникать давление набухания в несколько сотен атмосфер. Силу набухания обозначают термином матричный потенциал  $\psi_\tau$ .

Таким образом, для клетки характерны следующие уравнения водного потенциала:

вакуоль:  $-\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p$

протоплазма:  $-\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p - \psi_\tau$

клеточная стенка:  $-\psi_w = -\psi_\tau$

Вода в клетку может поступать также в процессе пиноцитоза, когда часть плазмалеммы под влиянием различных причин, чаще всего в результате адсорбции на плазмалемме крупных молекул и вирусных частиц, прогибается внутрь клетки, внешние края такой инвагинации смыкаются и в виде пузырька - везикулы с адсорбированной частицей и внешним раствором проходит внутрь цитоплазмы.

**Поступление ионов в клетку.** Все неорганические питательные вещества поглощают-

ся в форме ионов, содержащихся в водных растворах. Поглощение ионов клеткой начинается с их взаимодействия с клеточной стенкой. Ионы могут частично локализоваться в межмицеллярных и межфибриллярных промежутках клеточной стенки, частично связываться и фиксироваться в клеточной стенке электрическими зарядами.

Поступившие ионы легко вымываются. Объем клетки, доступный для свободной диффузии ионов, получил название свободного пространства. Свободное пространство включает межклетники, клеточные стенки и промежутки, которые могут возникать между клеточной стенкой и плазмалеммой. Иногда его называют кажущееся свободное пространство (КСП). Термин “кажущееся” означает, что его объем зависит от объекта и природы растворенного вещества. КСП занимает в растительных тканях 5-10 % объема. Свободное пространство всего растения получило название апопласт, в отличие от симпласта - совокупности протопластов всех клеток.

Поглощение и выделение веществ в КСП - физико-химический пассивный процесс, не зависящий от температуры и ингибиторов энергетического и белкового обменов. Клеточная стенка обладает свойствами ионообменника, так как в ней адсорбированы ионы  $H^+$  и  $HCO_3^-$ , обменивающиеся в эквивалентных количествах на ионы внешнего раствора. В клеточную стенку входят амфотерные белковые соединения, заряд которых меняется при изменении pH. Поэтому адсорбция ионов зависит от величины pH. Из-за преобладания отрицательных фиксированных зарядов в клеточной стенке происходит первичное концентрирование катионов (особенно двух- и трехвалентных).

Для того, чтобы проникнуть в цитоплазму и включиться в обмен веществ, ионы должны пройти через плазмалемму. Транспорт ионов через мембрану может быть пассивным и активным. Пассивное поглощение не требует затрат энергии и осуществляется путем диффузии по градиенту концентрации вещества, для которого плазмалемма проницаема. Пассивное передвижение ионов определяется не только химическим потенциалом  $\mu$ , как это имеет место при диффузии незаряженных частиц, но и электрическим потенциалом  $\varepsilon$ . Оба потенциала объединяют в виде электрохимического потенциала  $\bar{\mu}$ :  $\bar{\mu} = \mu + nF\varepsilon$ , где  $\mu$  - химический,  $\varepsilon$  - электрический,  $\bar{\mu}$  - электрохимический потенциалы,  $n$  - валентность иона,  $F$  - константа Фарадея. Любая разность электрических потенциалов, которая возникает на мембранах, вызывает соответствующее перемещение ионов.

Электрический потенциал на мембране - трансмембранный потенциал может возникнуть по следующим причинам: 1) если поступление ионов идет по градиенту концентрации, но благодаря разной проницаемости мембраны с большей скоростью поступают катионы, чем анионы. В силу этого на мембране возникает разность электрических потенциалов, что приводит к диффузии противоположно заряженного иона; 2) при наличии на внутренней стороне мембраны белков, фиксирующих определенные ионы. За счет фикси-

рованных зарядов создается дополнительная возможность поступления ионов противоположного заряда; 3) в результате активного транспорта либо катиона, либо аниона, в этом случае противоположно заряженный ион может передвигаться пассивно по градиенту электрического потенциала.

Активный транспорт - это транспорт, идущий против электрохимического градиента с затратой энергии, выделяющейся в процессе метаболизма. В определенных пределах с повышением температуры скорость активного поглощения веществ возрастает. В отсутствие кислорода, в атмосфере азота поступление ионов резко тормозится. Под влиянием дыхательных ядов, таких как цианистый калий, окись углерода, и ингибиторов дыхания, таких как 2,4-динитрофенол, азид натрия, транспорт ионов ингибируется. С другой стороны, увеличение содержания АТФ усиливает процесс поглощения.

Опыты, проведенные на искусственных липидных мембранах, показали, что перенос ионов может происходить под влиянием некоторых антибиотиков - ионофоров, вырабатываемых бактериями и грибами. В одних случаях катион входит во внутреннюю полость молекулы ионофора. Образованный комплекс диффундирует через мембрану во много раз быстрее по сравнению со свободным ионом. Ионофоры другого типа взаимодействуют с мембранами, образуя в них поры.

Активный транспорт ионов через мембрану осуществляется с помощью переносчиков. Ион реагирует со своим переносчиком на поверхности плазмалеммы. Комплекс переносчика с ионом подвижен в самой мембране и передвигается к ее внутренней стороне. Здесь комплекс распадается и ион освобождается во внутреннюю среду, а переносчик передвигается к внешней стороне мембраны. Подтверждением наличия переносчиков служит тот факт, что при увеличении концентрации солей в окружающем растворе скорость поступления солей сначала возрастает, а затем остается постоянной. Это объясняется ограниченным числом переносчиков. Переносчики специфичны, то есть участвуют в переносе только определенных ионов и, тем самым, обеспечивают избирательность поступления.

Транспорт с участием переносчиков может идти по градиенту электрохимического потенциала. Это пассивный транспорт, но благодаря переносчикам он идет с большей скоростью, чем обычная диффузия и этот процесс носит название облегченной диффузии.

Активный транспорт ионов идет с потреблением энергии, аккумулированной в АТФ. Для использования энергии АТФ должна быть гидролизована:  $\text{АТФ} + \text{НОН} \rightarrow \text{АДФ} + \text{Ф}_\text{н}$ . Этот процесс катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФазой). АТФаза обнаружена в мембранах различных клеток. Транспортные АТФазы являются высокомолекулярными липопротеидами с мол.массой 200 - 700 кД. Для растений большое значение имеет  $\text{H}^+$ -АТФаза (водородный насос или водородная помпа), которая осуществляет перенос протонов через мембраны, используя энергию гидролиза АТФ.  $\text{H}^+$ -АТФаза - это оди-

ночный полипептид с массой несколько большей 100 кД. Его содержание в плазмалемме растительных клеток достигает 15 % от общего количества белка. Перенос ионов водорода сопровождается переносом катионов в обратном направлении. Такой процесс называется антипорт. Вместе с протоном могут двигаться анионы - симпорт. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФазы, благодаря чему участок фермента, связывающий определенный ион, поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны. Также выделены низкомолекулярные транспортные белки пермеазы (10 - 45 кД), лишенные ферментативной активности.

Пройдя через плазмалемму, ионы поступают в цитоплазму, где включаются в метаболизм клетки. Внутриклеточный транспорт ионов осуществляется благодаря движению цитоплазмы и по каналам эндоплазматического ретикулума. Ионы попадают в вакуоль, если цитоплазма и органеллы уже насыщены ими. Для того, чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть еще один барьер - тонопласт. Транспорт ионов через тонопласт совершается также с помощью переносчиков и требует затраты энергии. Переносчики, расположенные в тонопласте, имеют меньшее сродство к ионам и действуют при более высоких концентрациях ионов по сравнению с переносчиками плазмалеммы. В тонопласте была идентифицирована особая  $H^+$ -АТФаза. Она не тормозится диэтилстильбестролом – ингибитором  $H^+$ -АТФазы плазма-леммы.

## **2. ВОДНЫЙ ОБМЕН**

Вода является главной составной частью растений. Ее содержание неодинаково в разных органах растения (так, в листьях салата она составляет 95 %, а в сухих семенах - не более 10 % от массы ткани) и зависит от условий внешней среды, вида и возраста растения. Для своего нормального существования растение должно содержать определенное количество воды. Два процесса – поступление и испарение воды – называют водным балансом.

Вода - это среда, в которой протекают процессы обмена веществ. Все реакции гидролиза, окислительно-восстановительные реакции идут с участием воды. Вода служит источником кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и водорода, используемого для восстановления углекислого газа. Вода поддерживает конформацию молекул белка, устойчивость структур цитоплазмы и оболочки клеток в упругом состоянии. С изменением тургорного давления связаны некоторые движения частей растений.

Заряды в молекуле воды распределены неравномерно, так как атом кислорода воды оттягивает электроны от атомов водорода. Поэтому молекула воды представляет собой диполь: один полюс молекулы заряжен положительно, а другой отрицательно. Благодаря

этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом, ионами и белковыми молекулами. Вода участвует в поглощении и транспорте веществ, так как является хорошим растворителем. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие.

Вода обладает высокой теплоемкостью - 1 кал/град, что позволяет растению воспринимать изменения температуры окружающей среды в смягченном виде. Испарение воды растениями - транспирация служит основным средством терморегуляции у растений. Растения испаряют очень много воды. Большой расход воды связан с тем, что растения обладают значительной листовой поверхностью, необходимой для поглощения углекислого газа, содержание которого в воздухе незначительно (0,032 %).

**Формы почвенной влаги.** По степени доступности для растения различают следующие формы почвенной влаги. Гравитационная вода заполняет промежутки между частицами почвы и хорошо доступна растениям. Однако она быстро испаряется и легко стекает в нижние горизонты почвы под влиянием силы тяжести, вследствие чего бывает в почве лишь после дождей. Капиллярная вода заполняет капилляры в почвенных частицах. Эта вода хорошо доступна для растений, она удерживается в капиллярах силами поверхностного натяжения и поэтому не только не стекает вниз, но и поднимается вверх от грунтовых вод. Пленочная вода окружает коллоидные частицы почвы. Вода из периферических слоев гидратационных оболочек может поглощаться корнями. Гигроскопическая вода адсорбируется сухой почвой при помещении ее в атмосферу с 95 %-ной относительной влажностью. Этот тонкий слой молекул воды удерживается с такой силой, что их водный потенциал достигает -1000 бар и она недоступна для растений.

Количество почвенной воды в процентах, при котором растение впадает в устойчивое завядание, называют коэффициентом или влажностью завядания. Завядание растений разных видов может начинаться при одной и той же влажности, но промежуток времени от завядания растения до его гибели (интервал завядания) у растений может быть различным. Так, для растений бобов он составляет несколько суток, а для растений проса - несколько недель. Завядание начинается позже у растений с более отрицательным осмотическим потенциалом и меньшей скоростью транспирации.

«Мертвый запас» влаги в почве - это количество воды полностью недоступной растению. Он зависит от механического состава почвы. Чем больше глинистых частиц в почве, тем больше «мертвый запас» влаги. Количество доступной для растения воды представляет собой разность между полевой влагоемкостью (максимальное количество воды, удерживаемое почвой) и «мертвым запасом».

**Формы воды в растении.** Вода в растении состоит из фракций, различающихся по своей подвижности из-за связи с различными соединениями. 85-90 % воды приходится на более подвижную фракцию. В эту фракцию входит резервная вода, заполняющая вакуоли

и другие компартменты клетки. Она осмотически связана с сахарами, органическими кислотами, минеральными солями и другими растворенными в ней веществами. Осмотически связанной водой называют воду, образующую периферические слои гидратационных оболочек вокруг ионов и молекул. К подвижной фракции относят и интерстициальную воду, выполняющую транспортную функцию и находящуюся в клеточных стенках, межклетниках и сосудах растения.

Фракция малоподвижной воды составляет 10-15 % всей воды клетки. Это конституционная вода, химически связанная и входящая в состав неорганических соединений, а также гидратационная вода, образующая оболочки вокруг молекул веществ. Воду, гидратирующую мицеллы, называют коллоидносвязанной. Молекулы воды располагаются вокруг мицеллы несколькими слоями. Ближайший к поверхности мицеллы слой воды очень прочно связан. За этим слоем следуют все менее прочно связанные слои, молекулы которых могут обмениваться с молекулами свободной воды. Коллоидносвязанная вода необходима для нормального функционирования клетки и ее устойчивости при попадании в неблагоприятные условия. Коллоидные мицеллы могут гидратироваться не только путем присоединения молекул воды к гидрофильным группам, расположенным на поверхности - это так называемая мицеллярная гидратация, но и путем внедрения молекул воды внутрь мицеллы и присоединения к имеющимся здесь активным гидрофильным радикалам. Такая гидратация называется пермитоидной.

**Корневая система как орган поглощения воды.** Наземные растения, в основном, поглощают воду из почвы. Однако некоторое количество воды может попадать в листья из воздуха. Есть даже растения, для которых атмосфера является главным источником влаги. Это эпифиты, живущие на поверхности других растений, но не являющиеся паразитами. Они обладают воздушными корнями с полыми тонкостенными клетками и впитывают паровую влагу и воду осадков подобно губке. У некоторых эпифитов дождевая вода собирается листьями и затем всасывается с помощью листовых волосков.

Корневая система является органом поглощения воды из почвы. Сформировавшаяся корневая система представляет собой сложный орган с хорошо дифференцированной структурой. Подсчитано, что общая поверхность корневой системы может превышать поверхность надземных органов примерно в 150 раз. Рост корня и его ветвление продолжают в течение всей жизни растения.

Поглощение воды и питательных веществ осуществляется корневыми волосками ризодермы. Ризодерма - это однослойная ткань, покрывающая корень снаружи. У одних видов растений каждая клетка ризодермы формирует корневой волосок, у других она состоит из двух типов клеток: трихобластов, образующих корневые волоски, а атрихобластов, не способных к образованию волосков.

Из ризодермы вода попадает в клетки коры. У травянистых растений кора корня обычно представляет собой несколько слоев живых паренхимных клеток. Между клетками имеются крупные межклетники, обеспечивающие аэрацию корня. Через клетки коры возможны два пути транспорта воды и растворов минеральных солей: по симпласту и апопласту. Более быстрый транспорт воды происходит по апопласту, так как в цитоплазме вода отвлекается на нужды клетки.

Затем вода попадает в клетки эндодермы. Эндодерма - это внутренний слой клеток коры, граничащий с центральным цилиндром. Их клеточные стенки водонепроницаемы из-за отложения суберина и лигнина (пояски Каспари). Поэтому вода и соли проходят через клетки эндодермы по симпласту и транспорт воды в эндодерме замедляется (рис. 2.1). Это необходимо, так как диаметр стели (центрального цилиндра), куда попадает вода из эндодермы, меньше всасывающей поверхности корня.

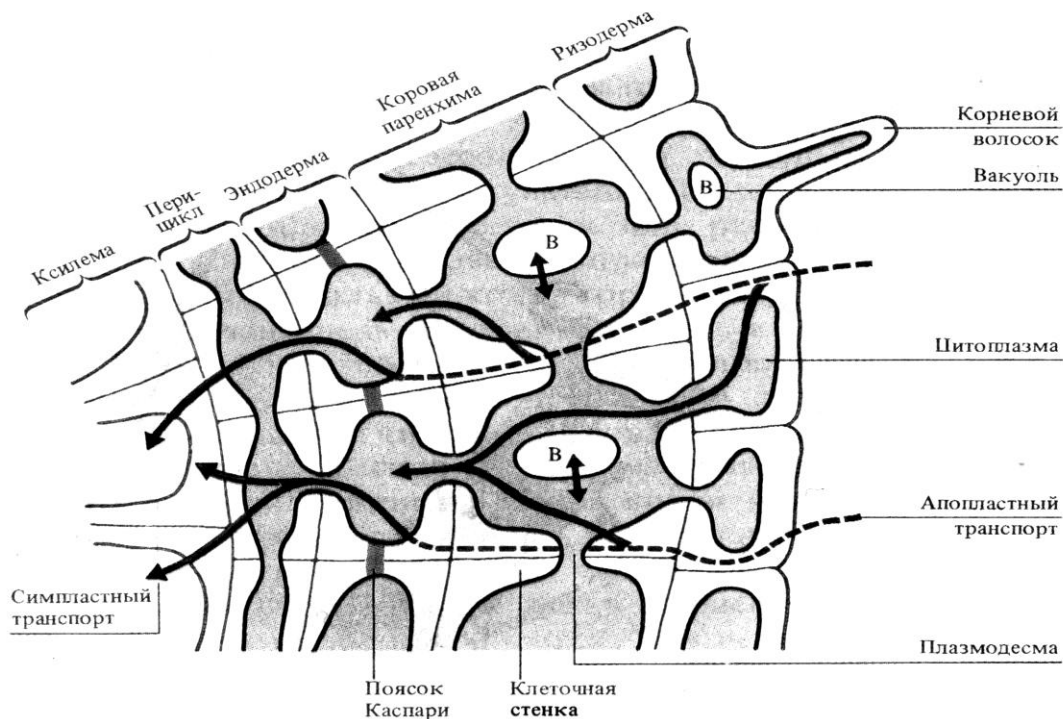


Рис. 2.1. Схема путей радиального транспорта воды и ионов через корень до сосудов ксилемы (по J.Moorby, 1981 – цит. по В. В. Полевому).

Центральный цилиндр корня содержит перицикл и две системы проводящих элементов: ксилему и флоэму. Клетки перицикла представляют собой одно- или многослойную обкладку проводящих сосудов. Его клетки регулируют транспорт веществ как из наружных слоев в ксилему, так и из флоэмы в кору. Кроме того, клетки перицикла выполняют функцию образовательной ткани, способной продуцировать боковые корни. Паренхимные клетки перицикла активно транспортируют ионы в проводящие элементы ксилемы. Контакт осуществляется через поры во вторичных клеточных стенках сосудов и клеток. Меж-

ду ними нет плазмодесм. Затем вода и растворенные вещества диффундируют в полость сосуда через первичную клеточную стенку. Для некоторых паренхимных клеток сосудистого пучка характерны выросты - лабиринты стенок, выстланные плазмалеммой, что значительно увеличивает ее площадь. Эти клетки активно участвуют в транспорте веществ в сосуды и обратно и называются передаточными или переходными. Они могут граничить одновременно с сосудами ксилемы и ситовидными трубками флоэмы. По сосудам флоэмы транспортируются органические вещества из надземной части растения в корни.

Вода пассивно диффундирует в сосуды ксилемы благодаря осмотическому механизму. Осмотически активными веществами в сосудах являются минеральные ионы и метаболиты, выделяемые насосами плазмалеммы паренхимных клеток, окружающих сосуды. Сосущая сила сосудов выше, чем у окружающих клеток из-за повышающейся концентрации ксилемного сока и отсутствия значительного противодействия со стороны малоэластичных клеточных стенок. В результате поступления воды в сосуды ксилемы развивается гидростатическое давление, получившее название корневого давления. Оно участвует в поднятии ксилемного раствора по сосудам ксилемы из корня в надземную часть растения. Поднятие воды по растению вследствие развивающегося корневого давления называют нижним концевым двигателем.

Примером работы нижнего концевого двигателя служат плач растений. Весной у кустарников и деревьев с еще нераспустившимися листьями можно наблюдать интенсивный ксилемный ток снизу вверх через надрезы ствола и веток. У травянистых растений при отрезании стебля из пенька выделяется ксилемный сок, называемый пасокой.

Поступление воды через корневую систему сокращается с понижением температуры. Это происходит по следующим причинам: 1) повышается вязкость воды и поэтому снижается ее подвижность, 2) уменьшается проницаемость протоплазмы для воды, 3) тормозится рост корней, 4) уменьшается скорость метаболических процессов. Поступление воды снижается при ухудшении аэрации почвы. Это можно наблюдать, когда после сильного дождя почва залита водой, но при ярком солнце из-за сильного испарения растения завядают. Большое значение имеет концентрация почвенного раствора. Вода поступает в корень только тогда, когда водный потенциал корня меньше водного потенциала почвы. Если почвенный раствор имеет более отрицательный потенциал, вода не будет поступать в корень, а выходить из него.

**Передвижение воды по сосудистой системе.** Восходящий поток воды в растении идет по сосудам ксилемы, лишенным цитоплазмы. Помимо работы нижнего концевого двигателя и присасывающего действия транспирации (верхний концевой двигатель) в передвижении воды по капиллярным сосудам ксилемы участвуют силы сцепления (когезии) молекул воды друг с другом и силы прилипания (адгезии) воды к стенкам сосудов. Обе

силы препятствуют также образованию пузырьков воздуха, способных закупорить сосуд. Скорость передвижения воды по ксилеме равна 12-14 м/ч.

Большая часть воды, попавшей в листья, испаряется в атмосферу, а меньшая часть (около 0,2 %) используется в метаболизме клеток, на поддержание тургора и в транспорте органических соединений по сосудам флоэмы. Вода из клеток листа и непосредственно из сосудов ксилемы поступает во флоэмные окончания по осмотическому градиенту, возникающему вследствие накопления в клетках флоэмы сахаров и других органических соединений, которые образуются в клетках листьев и переносятся в клетки флоэмы в результате активной работы транспортных насосов. Нисходящий флоэмный ток доставляет органические соединения тканям корня, где они используются в метаболизме. В корне окончания проводящих пучков флоэмы, как и в листе, располагаются вблизи элементов ксилемы и вода по осмотическому градиенту поступает в ксилему и движется вверх с восходящим током. Таким образом происходит обмен воды в проводящей системе корня и листьев.

**Транспирация.** Транспирация - это испарение воды растением. Основным органом транспирации является лист. Вода испаряется с поверхности листьев через клеточные стенки эпидермальных клеток и покровные слои (кутикулярная транспирация) и через устьица (устьичная транспирация). В результате потери воды в ходе транспирации в клетках листьев возрастает сосущая сила. Это приводит к усилению поглощения клетками листа воды из сосудов ксилемы и передвижению воды по ксилеме из корней в листья. Таким образом, верхний концевой двигатель, участвующий в транспорте воды вверх по растению, обусловлен транспирацией листьев. Верхний концевой двигатель может работать при полном отключении нижнего концевого двигателя, причем для его работы используется не только метаболическая энергия как в корне, но и энергия внешней среды - температура и движение воздуха.

Транспирация спасает растение от перегрева. Температура сильно транспирирующего листа может примерно на 7 °C быть ниже температуры нетранспирирующего завядшего листа. Кроме того, транспирация участвует в создании непрерывного тока воды с растворенными минеральными и органическими соединениями из корневой системы к надземным органам растения.

Транспирацию обычно выражают в следующих единицах. Интенсивность транспирации - это количество воды, испаряемой растением в г за единицу времени в часах единицей поверхности в дм<sup>2</sup>. Эта величина колеблется от 0,15 до 1,5. Транспирационный коэффициент - это количество воды в г, испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества. Продуктивность транспирации - это величина, обратная транспирационному коэффициенту и равна количеству сухого вещества в г, накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды. Относительная транспирация - это отношение воды, ис-

паряемой листом, к воде, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же период времени. Экономность транспирации - это количество испаряемой воды в мг на 1 кг воды, содержащейся в растении.

**Кутикулярная транспирация.** Снаружи листья имеют однослойный эпидермис, внешние стенки клеток которого покрыты кутикулой и воском, образующие эффективный барьер на пути движения воды. На поверхности листьев часто развиты волоски, которые также влияют на водный режим листа, так как снижают скорость движения воздуха над его поверхностью и рассеивают свет и тем самым уменьшают потери воды за счет транспирации. Интенсивность кутикулярной транспирации варьирует у разных видов растений. У молодых листьев с тонкой кутикулой она может составлять около половины всей транспирации. У зрелых листьев с более мощной кутикулой кутикулярная транспирация равна 1/10 общей транспирации. В стареющих листьях из-за повреждения кутикулы она может возрастать. Таким образом, кутикулярная транспирация регулируется главным образом толщиной и целостностью кутикулы и других защитных покровных слоев на поверхности листьев.

**Устьичная транспирация.** Устьица представляют собой щель в подустьичную полость, окаймленную двумя замыкающими клетками серповидной формы. Устьица играют важную роль в газообмене между листом и атмосферой, так как являются основным путем для водяного пара, углекислого газа и кислорода. Устьица находятся на обеих сторонах листа. Есть виды растений, у которых устьица располагаются только на нижней стороне листа. В среднем число устьиц колеблется от 50 до 500 на 1 мм<sup>2</sup>. Транспирация через устьица идет почти с такой же скоростью, как и с поверхности чистой воды. Это объясняется законом И. Стефана: через малые отверстия скорость диффузии газов пропорциональна не площади отверстия, а диаметру или длине окружности. Поэтому, хотя площадь устьичных отверстий мала по отношению к площади всего листа (0,5-2 %), испарение воды через устьица идет очень интенсивно.

Транспирация складывается из двух процессов: 1) передвижения воды в листе из сосудов ксилемы по симпласту и, преимущественно, по клеточным стенкам, так как в стенках транспорт воды встречает меньшее сопротивление, 2) испарения воды из клеточных стенок в межклетники и подустьичные полости с последующей диффузией в окружающую атмосферу через устьичные щели. Чем меньше относительная влажность атмосферного воздуха, тем ниже его водный потенциал. Если водный потенциал воздуха меньше водного потенциала подустьичных полостей, то молекулы воды испаряются наружу.

Основным фактором, влияющим на открывание и закрывание устьиц, является содержание воды в листе, в том числе и в замыкающих клетках устьиц. Клеточные стенки замыкающих клеток имеют неодинаковую толщину. Внутренняя часть стенки, примыкаю-

щая к устьичной щели, более толстая, а внешняя – более тонкая. По мере того как замыкающая клетка осмотически поглощает воду, более тонкая и эластичная часть ее клеточной стенки растягивается и оттягивает внутреннюю часть стенки. Замыкающие клетки принимают полукруглую форму и устьица раскрываются. При недостатке воды замыкающие клетки выпрямляются и устьичная щель закрывается (рис. 3.2). Кроме того, по мере увеличения водного дефицита в тканях растения повышается концентрация ингибитора роста абсцизовой кислоты. Она подавляет деятельность  $H^+$ -насосов в плазмалемме замыкающих клеток, вследствие чего снижается их тургор и устьица закрываются. Абсцизовая кислота также ингибирует синтез фермента  $\alpha$ -амилазы, что приводит к снижению гидролиза крахмала. По сравнению с низкомолекулярными углеводами крахмал не является осмотически активным веществом, поэтому сосущая сила замыкающих клеток уменьшается и устьица закрываются.

В отличие от других клеток эпидермиса замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. Синтез углеводов в процессе фотосинтеза в замыкающих клетках увеличивает их сосущую силу и вызывает поглощение воды, способствуя этим открыванию устьиц.

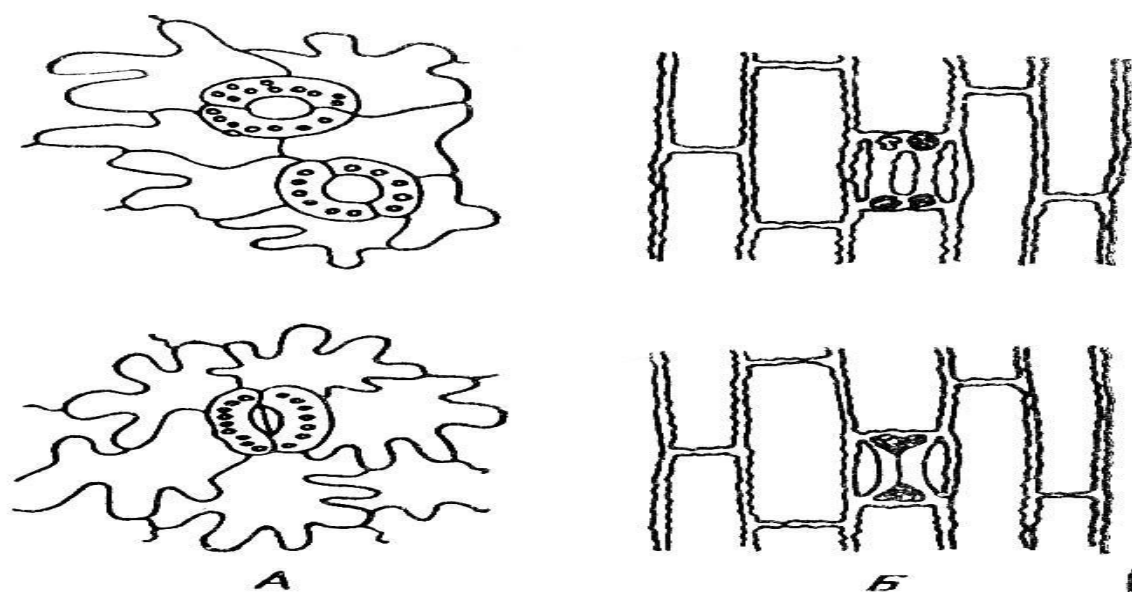


Рис. 2.2. Устьица в открытом (вверху) и закрытом (внизу) состоянии.

А – двудольного растения, Б – злака (по С. И. Лебедеву).

Состояние устьиц зависит от углекислого газа. Если концентрация  $CO_2$  в подустьичной полости падает ниже 0,03 %, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются. Повышение концентрации  $CO_2$  в воздухе вызывает закрытие устьиц. Это происходит в межклетниках листа ночью, когда в результате отсутствия фотосинтеза и продолжающегося дыхания уровень углекислого газа в тканях повышается. Такое влияние углекислого газа объясняет, почему ночью устьица закрыты и открываются с восходом

солнца. Сдвиг pH в щелочную сторону вследствие уменьшения концентрации  $\text{CO}_2$  увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как при кислом pH при повышении содержания  $\text{CO}_2$  в межклетниках повышается активность ферментов, катализирующих синтез крахмала.

На свету замыкающие клетки устьиц содержат значительно больше калия, чем в темноте. При открывании устьиц содержание калия в замыкающих клетках увеличивается в 4 раза при одновременном снижении его содержания в сопутствующих клетках. Установлено повышение содержания АТФ в замыкающих клетках устьиц в процессе их открывания. АТФ, образованная в процессе фотосинтетического фосфорилирования в замыкающих клетках, используется для усиления поступления калия. Усиленное поступление ионов калия повышает сосущую силу замыкающих клеток. В темноте ионы калия выделяются из замыкающих клеток и устьица закрываются.

Периодичность суточного хода транспирации наблюдается у многих растений, но у разных видов растений устьица функционируют неодинаково. У деревьев, теневыносливых растений, многих злаков и других гидростабильных видов с совершенной регуляцией устьичной транспирации испарение воды начинается на рассвете, достигает максимума в утренние часы. В полдень транспирация снижается и вновь увеличивается в предвечерние часы при снижении температуры воздуха. Такой ход транспирации приводит к незначительным суточным изменениям осмотического давления и содержания воды в листьях. У видов растений, способных переносить резкие изменения содержания воды в клетках в течение дня, то есть у гидролабильных видов, наблюдается одновершинный суточный ход транспирации с максимумом в полуденные часы. В обоих случаях ночью транспирация минимальна или полностью прекращается.

**Особенности водного обмена у растений разных экологических групп.** Растения, обитающие в воде - гидратофиты или гидрофиты, погружены в воду полностью или частично. Они регулируют постоянство состава внутренней среды с помощью механизмов защиты от избыточного поступления воды. У монадных форм зеленых водорослей, заселяющих, в основном, пресные воды, клеточные стенки замкнуты не полностью из-за наличия выростов цитоплазмы - жгутиков, с помощью которых они передвигаются. У всех монадных форм имеются пульсирующие вакуоли, посредством которых из клеток удаляются избыток воды и отходы жизнедеятельности. У гидрофитов с замкнутой клеточной стенкой ее противодействия достаточно для предотвращения поступления излишков воды в клетку. Первичными гидрофитами являются водоросли. Водные цветковые растения - это вторичные гидрофиты, происходящие от наземных форм.

По способности приспособливать водный обмен к колебаниям водоснабжения различают две группы наземных растений: пойкилогидрические и гомойгидрические.

Пойкилогидрические организмы (бактерии, синезеленые водоросли, низшие зеленые водоросли, грибы, лишайники и другие) приспособились переносить значительный недостаток воды без потери жизнеспособности. При этом у них снижается интенсивность обмена веществ, клетки равномерно сжимаются. Протопласт их клеток при сильном обезвоживании переходит в состояние геля. Увеличение количества воды в среде приводит к возобновлению активного метаболизма в клетках. По характеру изменения таких показателей водного режима, как интенсивность транспирации, осмотическое давление, содержание воды в течение суток они относятся к гидролабильным растениям, так как у них значительно изменяются содержание воды и испарение.

Гомойгидрические растения (наземные папоротникообразные, голосеменные, цветковые) составляют большинство обитателей суши. Они обладают механизмами регуляции устьичной транспирации, а также корневой системой, обеспечивающей доставку воды. Поэтому даже при значительных изменениях влажности среды у этих растений не наблюдается резких колебаний содержания воды в клетках, в которых, как правило, развита вакуолярная система. Их клетки не способны к обратимому высыханию. У этих растений гидростабильный тип водного режима. Стабилизации водного режима у многих видов растений способствуют запасы воды в корнях, стеблях и запасающих органах. Гомойгидрические растения делятся на три экологические группы:

1. Гигрофиты (тонколистные папоротники, некоторые фиалки и другие), произрастающие в условиях повышенной влажности и 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. Мезофиты (лиственные деревья, лесные и луговые травы, большинство культурных растений) обитают в среде со средним уровнем обеспеченности водой и не имеют ясно выраженных приспособлений к избытку или недостатку воды.

3. Ксерофиты живут в местах с жарким и сухим климатом и приспособлены к перенесению атмосферной и почвенной засухи. Ксерофиты делят на следующие группы:

1. Растения, избегающие засухи (эфемеры). Эти растения обладают коротким вегетационным периодом, приурочивая весь жизненный цикл к периоду дождей и засуху переносят в форме семян.

2. Растения, запасующие влагу (ложные ксерофиты). К этой группе растений относятся суккуленты (кактусы и растения семейства толстянковых). Эти растения живут в районах, где засушливые периоды сменяются периодами дождей. Они имеют толстые и мясистые стебли. Листья часто редуцированы, вся поверхность растений покрыта толстым слоем кутикулы, что существенно снижает их транспирацию. Суккуленты обладают неглубокой,

но широко распространяющейся корневой системой. Клетки корня характеризуются сравнительно низкой концентрацией клеточного сока. Вода, запасаемая в мясистых органах, тратится очень медленно.

Суккуленты обладают своеобразным обменом веществ. У них днем устьица закрыты, а ночью они открываются, что обеспечивает снижение расходования воды в процессе транспирации. Углекислый газ поступает через устьица ночью и усваивается с образованием органических кислот. В дневные часы углекислый газ вновь освобождается и используется в процессе фотосинтеза. Поэтому эти растения фотосинтезируют при закрытых днем устьицах. Растения этой группы не устойчивы к длительному водному стрессу.

3. Гемиксерофиты или полуксерофиты - это растения, у которых сильно развиты приспособления к добыче воды. У них глубоко идущая, сильно разветвленная корневая система. Клетки корня обладают высокой концентрацией клеточного сока и очень отрицательным водным потенциалом. Растения этой группы обладают хорошо развитой проводящей системой. Листья у них тонкие, с очень густой сетью жилок, что сокращает путь передвижения воды к клеткам листа. Даже в очень жаркие дни они держат устьица открытыми. Благодаря высокой интенсивности транспирации температура листьев значительно понижается, что позволяет осуществлять фотосинтез при высокой температуре воздуха. Листья некоторых растений покрыты волосками, которые создают экран, дополнительно защищающий листья от перегрева.

4. Эуксерофиты или настоящие ксерофиты - это растения, обладающие способностью резко сокращать транспирацию в условиях недостатка воды. Они имеют приспособления к сокращению потерь воды: подземные органы, а иногда и стебли покрыты толстым слоем пробки, листья покрыты толстым слоем кутикулы, многие имеют волоски, устьица расположены в углублениях, устьичные щели закупорены восковыми и смолистыми пробочками, листья свернуты в трубочку, где создается свой микроклимат и уменьшается контакт устьичных щелей с атмосферой. Для растений этой группы характерна способность переносить обезвоживание и состояние длительного завядания. Особенно хорошо переносят потерю воды растения с жесткими листьями - склерофиты, которые и в состоянии тургора имеют сравнительно мало воды. Эти растения характеризуются большим развитием механических тканей.

### **3. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ**

Растения получают углерод и кислород преимущественно из воздуха, а остальные элементы из почвы. Питательные элементы - это химические элементы, которые необходимы растению и не могут быть заменены никакими другими. Питательные вещества - это со-

единения, в которых имеются эти элементы. Питательные элементы содержатся в почве в 4 формах: 1) прочно фиксированные и недоступные для растения (например, ионы калия и аммония в некоторых глинистых минералах, 2) труднорастворимые неорганические соли (сульфаты, фосфаты, карбонаты) и в такой форме недоступные для растения, 3) адсорбированные на поверхности коллоидов, доступные для растений благодаря ионному обмену на выделяемые растением ионы, 4) растворенные в воде и поэтому легкодоступные для растений.

Ионы поступают в клетки ризодермы из почвенного раствора и благодаря контактному обмену  $\text{H}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$  и анионов органических кислот на ионы минеральных веществ почвенных частиц. Контактный обмен ионов клеточной стенки ризодермы с частицами почвы осуществляется без перехода ионов в почвенный раствор. Тесный контакт обеспечивается благодаря выделению слизи корневыми волосками и отсутствию у ризодермы кутикулы и других защитных покровов. Так как адсорбированные ионы находятся в постоянном колебательном движении и занимают определенный объем - сферу колебаний, при тесном контакте поверхностей сферы колебаний двух ближайших адсорбированных ионов могут перекрываться, в результате чего осуществляется ионный обмен.

Выделяя различные вещества (углекислый газ, аминокислоты, сахара и другие), корень растения изменяет состояние питательных веществ в прикорневой зоне непосредственно, например, путем выделения  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$ : повышение растворимости фосфатов и карбонатов) и косвенно, создавая благоприятные условия для ризосферы, которая играет большую роль в превращении почвенных минералов.

**Содержание минеральных элементов в растениях.** Растения способны поглощать из окружающей среды практически все элементы. Однако для нормальной жизнедеятельности растительному организму необходимо лишь 19 питательных элементов. Среди них углерод (45 % сухой массы тканей), кислород (42%), водород (6,5%) и азот (1,5%) называют органогенами. Оставшиеся 5 % приходятся на зольные элементы, которые остаются в золе после сжигания растения. Содержание минеральных элементов обычно выражают в процентах от массы сухого вещества. Все элементы в зависимости от их количественного содержания в растении принято делить на макроэлементы (содержание более 0,01 %) - к ним относятся азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний и микроэлементы (содержание менее 0,01 %): железо, марганец, медь, цинк, бор, молибден, кобальт, хлор. Ю. Либихом было установлено, что все перечисленные элементы равнозначны и полное исключение любого из них приводит растение к глубокому страданию и гибели, ни один из перечисленных элементов не может быть заменен другим, даже близким по химическим свойствам. Макроэлементы при концентрации 200-300 мг/л в питательном растворе еще не оказывают вредного действия на растение. Большинство микроэлементов при концентрации

0,1-0,5 мг/л угнетают рост растений.

Для нормальной жизнедеятельности растений должно быть определенное соотношение различных ионов в окружающей среде. Чистые растворы одного какого-либо катиона оказываются ядовитыми. Так, при помещении проростков пшеницы на чистые растворы KCl или  $\text{CaCl}_2$  на корнях сначала появлялись вздутия, а затем корни отмирали. Смешанные растворы этих солей не обладали ядовитым действием. Смягчающее влияние одного катиона на действие другого катиона называют антагонизмом ионов. Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности, например, между ионами натрия и калия, так и между ионами разной валентности, например, калия и кальция. Одной из причин антагонизма ионов является их влияние на гидратацию белков цитоплазмы. Двухвалентные катионы (кальций, магний) дегидратируют коллоиды сильнее, чем одновалентные (натрий, калий). Следующей причиной антагонизма ионов является их конкуренция за активные центры ферментов. Так, активность некоторых ферментов дыхания ингибируется ионами натрия, но их действие снимается добавлением ионов калия. Кроме того, ионы могут конкурировать за связывание с переносчиками в процессе поглощения. Действие одного иона может и усиливать влияние другого иона. Это явление называется синергизмом. Так, под влиянием фосфора повышается положительное действие молибдена.

#### **Физиолого-биохимическая роль основных элементов питания.**

**Углерод.** Все органические соединения построены, в основном, из углерода. Растение получает углерод из воздуха, поглощая углекислый газ, но 2 – 5 % углерода усваивается корнями в виде угольной кислоты из почвы. Растения поглощают углекислый газ и в процессе фотосинтеза синтезируют органическое вещество. В ходе диссимиляции, то есть расщепления органических веществ с использованием заключенной в них энергии, растения потребляют кислород и выделяют углекислый газ. Таким образом, растения участвуют в круговороте углерода на нашей планете. Основная масса (примерно 57 %) угольной кислоты атмосферы имеет растительное происхождение. Почва в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов поставляет около 58 млрд. т угольной кислоты в год, то есть 38 %. Промышленная деятельность человечества (сжигание угля, нефти и другие) занимает 3 % в балансе выделяемой угольной кислоты. Остальные источники - дыхание людей и животных, вулканы, фумаролы и другие - вместе выделяют менее 2 % угольной кислоты.

Мировой океан принимает участие в регуляции содержания углекислого газа в атмосфере. Морская и пресная вода, кроме карбонатов и оснований, содержит также растворенную угольную кислоту и бикарбонаты. При изменении давления  $\text{CO}_2$  в воздухе часть его для достижения динамического равновесия между свободным газом атмосферы и растворенным в воде переходит в воду или обратно в атмосферу. Однако постоянство парциального

давления углекислого газа в атмосфере достигается, главным образом, соответствием между выделением углекислоты и потреблением ее растениями. Ежегодно в процессе фотосинтеза наземные и морские растения поглощают около  $15,6 \times 10^{10}$  т углекислоты, то есть 1/16 всего мирового запаса.

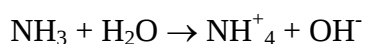
**Азот.** Азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот, пигментов, коферментов, фитогормонов и витаминов. При недостатке азота тормозится рост растений, ослабляется образование боковых побегов и кущение у злаков, наблюдается мелколистность, уменьшается ветвление корней. Симптомом азотного дефицита является хлороз листьев - бледно-зеленая окраска листьев, вызванная ослаблением синтеза пигмента хлорофилла. Длительное азотное голодание ведет к гидролизу белков и разрушению хлорофилла в нижних более старых листьях и оттоку растворимых соединений азота к молодым листьям, точкам роста и генеративным органам. Вследствие разрушения хлорофилла окраска нижних листьев в зависимости от вида растения приобретает желтые, оранжевые или красные тона, а при сильно выраженном азотном дефиците возможно высыхание и отмирание тканей.

Азот - один из наиболее широко распространенных элементов в природе. Основными его формами на Земле являются связанный азот литосферы и газообразный молекулярный азот атмосферы, составляющий около 76 % воздуха по массе. Однако молекулярный азот атмосферы не усваивается высшими растениями. В почве сосредоточена лишь минимальная часть литосферного азота и только от 0,5 до 2 % почвенного азота доступно растениям. Этот азот представлен в форме  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$ -ионов.

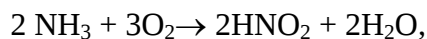
Ионы  $\text{NO}_3^-$  подвижны, плохо фиксируются в почве и легко вымываются почвенными водами в более глубокие слои почвы и водоемы. Содержание нитратов в почве возрастает весной, когда создаются условия, благоприятные для деятельности нитрифицирующих бактерий. Катион  $\text{NH}_4^+$  менее подвижен, хорошо адсорбируется отрицательно заряженными частицами, меньше вымывается осадками.

Запасы азота в почве могут пополняться разными путями. При возделывании сельскохозяйственных культур вносят в почву минеральные и органические азотные удобрения. В естественных условиях основная роль принадлежит специализированным группам микроорганизмов. Это азотфиксаторы, усваивающие молекулярный азот атмосферы, а также почвенные бактерии, способные переводить в форму  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$ -ионов органический азот растительных и животных остатков.

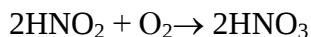
Процесс превращения органического азота почвы в  $\text{NH}_4^+$ -ионы называется аммонификацией. Она осуществляется гетеротрофными микроорганизмами по схеме:



Биологическое окисление  $\text{NH}_4^+$  до  $\text{NO}_3^-$ , то есть нитрификация - это двухступенчатый процесс, осуществляемый двумя группами автотрофных бактерий: *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. *Nitrosomonas* окисляют аммиак до азотистой кислоты:



а *Nitrobacter* окисляют азотистую кислоту до азотной:



Газообразный азот может превращаться в доступные для растений соединения в ходе химической и биологической азотфиксации. Химическое связывание  $\text{N}_2$  в форме  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$ -ионов в небольших размерах происходит в результате фотохимических процессов и электрических разрядов в атмосфере. Сейчас налажено промышленное производство азотной кислоты и аммиака из азота воздуха.

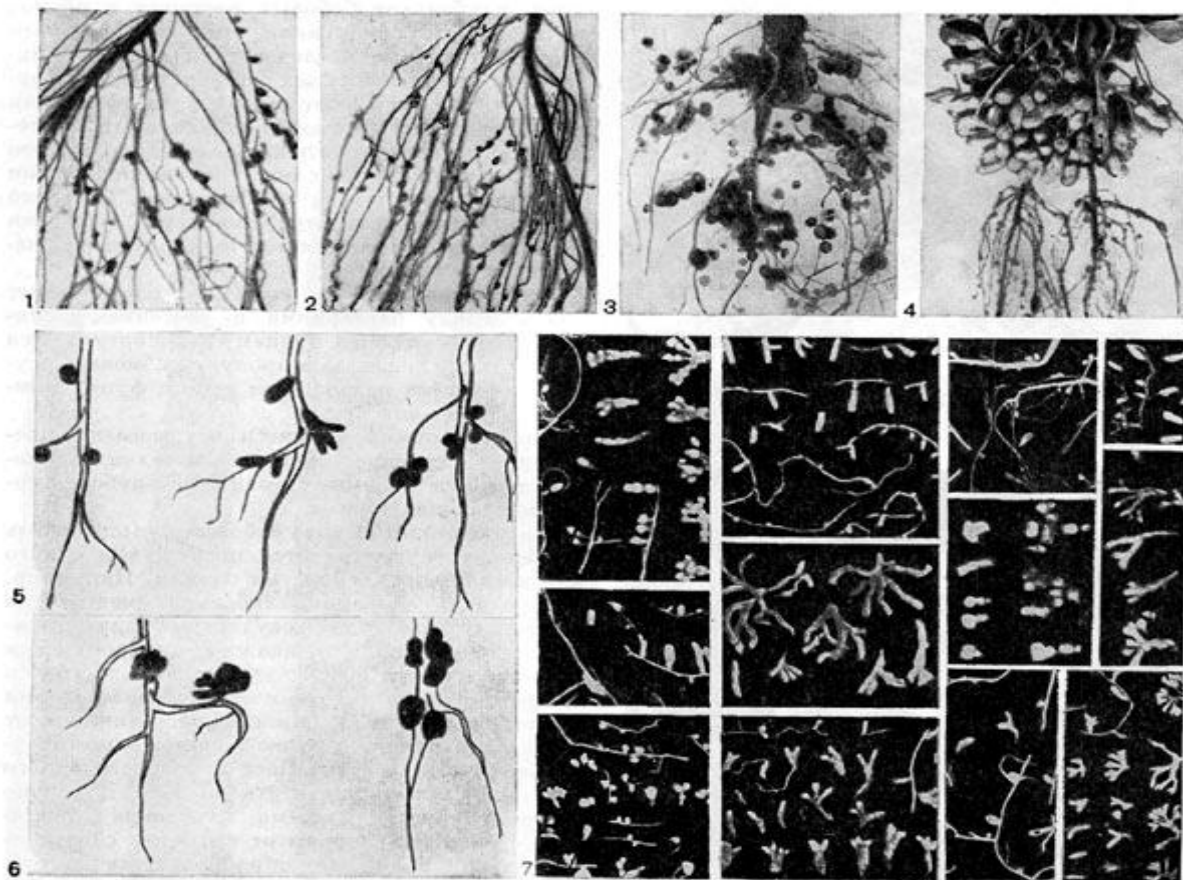
Однако основная масса азота, содержащегося в населяющих нашу планету живых организмах, своим происхождением обязана деятельности микроорганизмов, способных ассимилировать молекулярный азот атмосферы, восстанавливая его до аммиака. Этот процесс называется биологической азотфиксацией.

Клубеньковые бактерии снабжают бобовое растение азотом, который фиксируют из воздуха. Растения же, в свою очередь, поставляют бактериям продукты углеводного обмена и минеральные соли, необходимые им для роста и развития.

В 1866 г. известный ботаник и почвовед М. С. Воронин увидел в клубеньках на корнях бобовых растений мельчайшие «тельца». Воронин выдвинул смелые для того времени предположения: он связал образование клубеньков с деятельностью бактерий, а усиленное деление клеток ткани корня с реакцией растения на проникшие в корень бактерии.

20 лет спустя голландский ученый Бейеринк выделил из клубеньков гороха, вики, чины, фасоли, сераделлы и лядвенца бактерии и изучал их свойства, проверив способность заражать растения и вызывать образование клубеньков. Он назвал эти микроорганизмы *Bacillus radicolica*. Поскольку к роду *Bacillus* относятся бактерии, образующие споры, а клубеньковые бактерии лишены этой способности, А. Пражмовский переименовал их в *Bacterium radicolica*. Б. Франк предложил более удачное родовое название клубеньковых бактерий — *Rhizobium* (от греч. *rhizo* — корень, *bio* — жизнь; жизнь на корнях). Это название прижилось и используется в литературе до сих пор.

Бактероидная область клубенька состоит в основном из инфицированных клубеньковыми бактериями клеток и частично из смежных с ними неинфицированных клеток, заполненных пигментами, дубильными веществами, а к осени — крахмалом.



**Ряс. 2.3.** Форма клубеньков у бобовых растений: 1, 2 — гороха; 3, 6 (справа) — люпина; 4 — арахиса (по Е. Швингхамеру); 5 — чины, клевера, вики, 6 (слева) — люцерны (по Я. Дэйту); 7 — разных видов дикорастущих бобовых растений (по А.Р. Вернеру, Н.Я. Гордиенко).

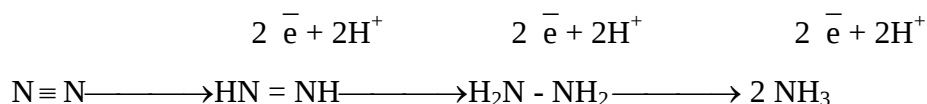
Микроорганизмы, осуществляющие биологическую азотфиксацию, разделяют на свободноживущие и живущие в симбиозе с высшими растениями. Группа свободноживущих азотфиксаторов включает бактерии родов *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Clostridium*, а также фотосинтезирующие бактерии и некоторые виды цианобактерий - сине-зеленых водорослей. Все они гетеротрофы и нуждаются в углеводном источнике питания. Бактерии родов *Azotobacter* и *Beijerinckia* поселяются на поверхности корней высших растений и используют корневые выделения. Заселение цианобактериями рисовых полей увеличивает урожай риса примерно на 20 %. Однако сельскохозяйственное значение свободноживущих азотфиксаторов невелико. В умеренном климате ежегодная фиксация ими азота составляет не более 20 - 40 кг азота на гектар.

К группе симбиотических азотфиксаторов относятся бактерии рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых растений и фиксирующие, в среднем, от 100 до 400 кг азота на га. Большое значение в природе имеют некоторые лишайники, представляющие собой симбиоз гриба и азотфиксирующих цианобактерий. Они развиваются в субарк-

тических зонах, на скалах и других бесплодных участках, являясь, таким образом, пионерами заселения суши. В настоящее время насчитывается около 190 видов растений разных семейств, способных симбиотически усваивать азот. К их числу относятся некоторые деревья и кустарники: ольха, восковница, лох, облепиха и другие.

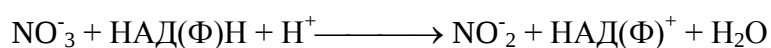
Инфицирование растения-хозяина начинается с проникновения бактерий рода *Rhizobium* в клетку корневого волоска. Затем бактерии мигрируют в клетки коры и вызывают интенсивное деление инфицированных клеток, что приводит к образованию клубеньков на корнях. При этом сами бактерии превращаются в бактериоиды, которые в 40 раз больше по объему исходной бактерии.

Молекула азота ( $N \equiv N$ ) химически инертна. Для разрыва трех ее ковалентных связей в химическом процессе синтеза аммиака требуются катализаторы, высокие температура и давление. Биологическая фиксация азота осуществляется при невысокой температуре и нормальном давлении, что свидетельствует об очень высокой эффективности участвующего в этом процессе фермента нитрогеназы. Фермент состоит из двух компонентов: высокомолекулярного (200-250 кДа) Мо, Fe-белка и низкомолекулярного (50-70 кДа) Fe-белка. Субстрат  $N_2$  связывается и восстанавливается на Мо, Fe-белке, а Fe-белок служит переносчиком электронов от ферредоксина на Мо, Fe-белок. Реакция сопряжена с гидролизом АТФ. Для восстановления  $N_2$  до  $NH_3$  требуется 6 электронов, которые расходуются в три этапа:



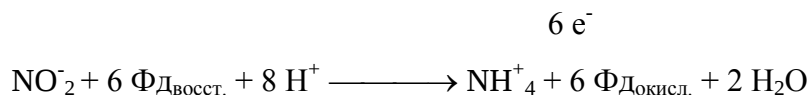
Поскольку нитрогеназный комплекс разрушается в присутствии кислорода, у азотфиксирующих микроорганизмов используется ряд механизмов для его защиты. У *Rhizobium* эту функцию выполняет гемсодержащий белок леглобин или леггемоглобин, обладающий очень высоким сродством к кислороду. Он синтезируется клетками растения-хозяина и встраивается в мембрану бактериоида. Функционирующий в бактериоидах цикл Кребса служит источником субстратов для окисления в электрон-транспортной цепи, осуществляющей синтез АТФ, обеспечивает нитрогеназу электронами через ферредоксин, поставляет  $\alpha$ -кетоглутаровую кислоту, которая, реагируя с  $NH_4^+$ , образует глютаминовую аминокислоту, транспортируемую затем в клетки растения-хозяина.

В органические соединения включается только аммонийный азот, поэтому ионы нитрата, поглощенные растением, восстанавливаются в клетках до аммиака. Редукция нитрата в растениях осуществляется в два этапа. Сначала происходит восстановление нитрата до нитрита, сопряженное с переносом 2 электронов и катализируемое ферментом нитрат-редуктазой:



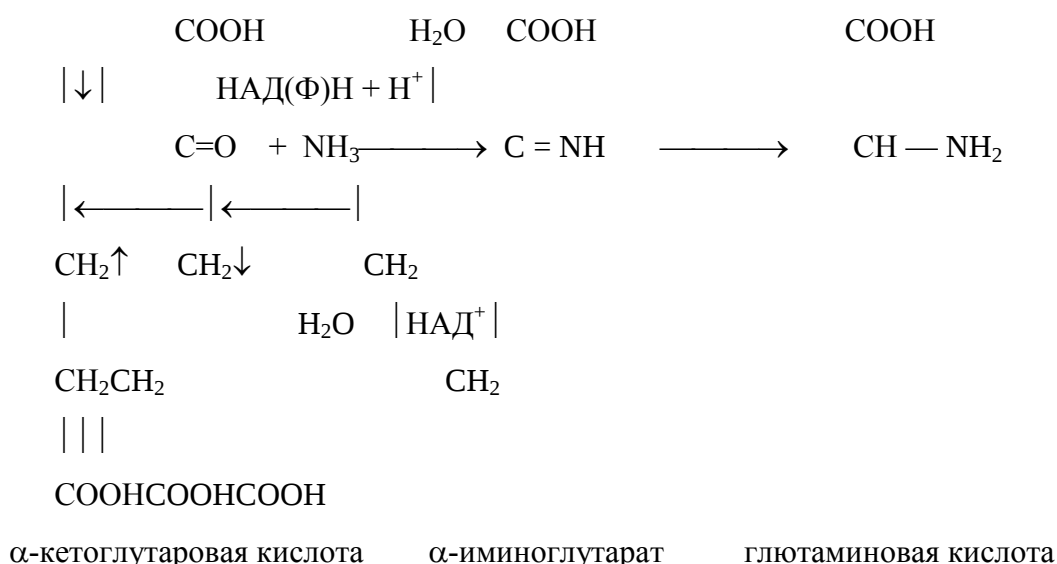
Грибы и зеленые водоросли в качестве донора электронов используют восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный (НАДФН). У высших растений фермент имеет сродство к никотинамидадениндинуклеотиду восстановленному (НАДН), который образуется в ходе реакций гликолиза и цикла Кребса.

Нитриты, образующиеся на первом этапе редукции нитратов, быстро восстанавливаются до аммиака ферментом нитритредуктазой. Она в качестве донора электронов использует восстановленный ферредоксин:



Обе эти реакции происходят в листьях и корнях. В зеленых частях растения нитритредуктаза локализована в хлоропластах. Восстановитель ферредоксин получает электроны прямо из фотосинтетической электронтранспортной цепи. В корнях нитрит восстанавливается в пропластидах. Так как в корнях ферредоксин отсутствует, то источником электронов служит НАДФН, образующийся в пентозофосфатном пути дыхания.

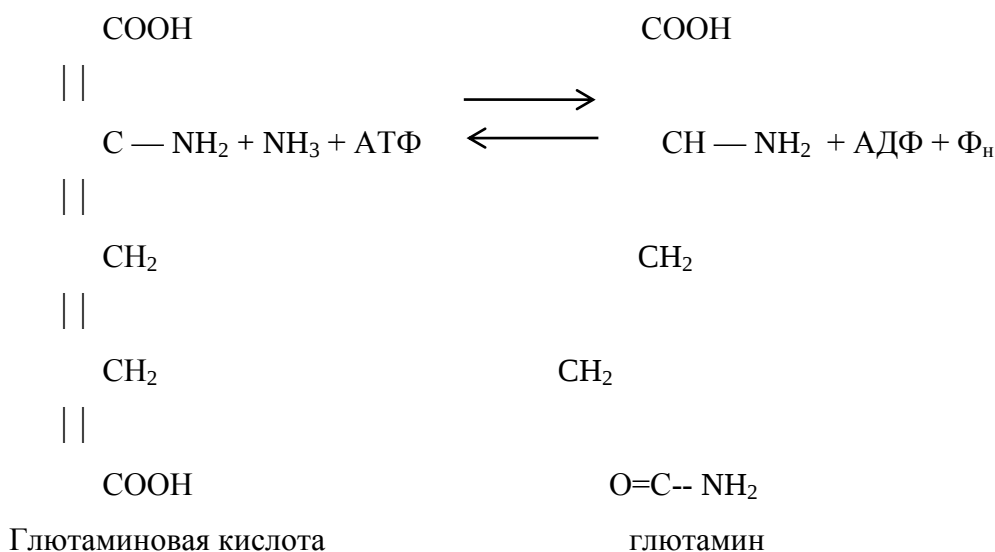
Аммиак, поступивший в растение из почвы, образовавшийся при восстановлении нитратов или в процессе фиксации молекулярного азота, усваивается растениями с образованием аминокислот и амидов. Фермент глутаматдегидрогеназа катализирует восстановительное аминирование  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты с образованием глутаминовой кислоты. На первом этапе реакции субстраты соединяются с образованием иминокислоты, которая затем восстанавливается в глутаминовую кислоту при участии НАД(Ф)Н. Оба этапа обратимы:



Глутаматдегидрогеназа (мол.масса 200-300 кДа) обнаружена в листьях и корнях у всех высших растений, но в корнях ее активность выше. Фермент локализован преимущественно в митохондриях, хотя имеется в цитоплазме и в хлоропластах. Он состоит из 4-6 субъединиц. Это фермент обратимого действия и зависит от pH. Оптимум pH для амини-

рования на 1,5 единицы выше, чем для дезаминирования.

Глутаминсинтетаза катализирует реакцию, в которой глутаминовая кислота функционирует как акцептор  $\text{NH}_3$  для образования амида глутамина. Для этой реакции необходима АТФ:



Ионы марганца, кобальта, кальция и магния являются кофакторами глутаминсинтетазы. Фермент обнаружен во всех органах растений и локализован в цитоплазме.

Помимо  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты, играющей основную роль в первичном связывании аммиака, роль акцепторов аммиака в растениях могут выполнять и другие органические кислоты, которые с помощью соответствующих ферментов взаимодействуют с  $\text{NH}_3$ , образуя так называемые первичные аминокислоты. Они же служат акцептором аминок групп в различных реакциях переаминирования. К числу этих органических кислот относятся щавелевоуксусная, пировиноградная, гидроксипировиноградная, глиоксиловая и другие, в процессе восстановительного аминирования которых получают соответственно аспарагиновую кислоту, аланин, серин, глицин.

Принято считать, что образование аспарагина преобладает в том случае, когда происходит распад белков в семенах. В клетках корня и листьев растущего растения идет, главным образом, образование глутамина. Таким образом, образование аспарагина - это путь обезвреживания аммиака, появляющегося при распаде белка - так называемая регрессивная ветвь азотного обмена, тогда как синтез глутамина - это путь обезвреживания аммиака при синтезе белка - прогрессивная ветвь азотного обмена.

Роль амидов в растении разнообразна. Это не только форма обезвреживания аммиака, это и транспортная форма азотных соединений, обеспечивающая отток их из одного органа в другие. Кроме того, амиды и их предшественники аминокислоты являются материалом для создания многих других аминокислот в реакциях переаминирования, когда аминок группа аминокислоты обменивается с кетогруппой кетокислоты с образованием амино-

кислоты.

**Фосфор.** Растения поглощают из почвы свободную ортофосфорную кислоту и ее двух- и однозамещенные соли, растворимые в воде, а также и некоторые органические соединения фосфора, такие как фосфаты сахаров и фитин.

Содержание фосфора в растениях составляет около 0,2 % на сухую массу. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеотидов, фосфолипидов и витаминов. Многие фосфорсодержащие витамины и их производные являются коферментами. Для фосфора характерна способность к образованию химических макроэргических связей с высоким энергетическим потенциалом. АТФ является энергетической валютой в живых организмах. Фосфорилирование, то есть присоединении остатка фосфорной кислоты, активирует клеточные белки и углеводы и необходимо для таких процессов, как дыхание, синтез РНК и белка, деление и дифференцировка клеток, защитные реакции против патогенов и т.д..

Основной запасной формой фосфора у растений является фитин - кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты. Содержание фитина в семенах достигает 2 % от сухой массы, что составляет 50 % от общего содержания фосфора.

При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, снижается активность дыхательных ферментов, локализованных в митохондриях, и активируются ферменты (оксидаза гликолевой кислоты, аскорбатоксидаза) немитохондриальных систем окисления, происходит распад фосфорорганических соединений, тормозится синтез белков и свободных нуклеотидов. Наиболее чувствительны к недостатку фосфора молодые растения. Симптомом фосфорного голодания является синевато-зеленая окраска, в первую очередь, старых листьев нередко с пурпурным из-за накопления антоцианов или бронзовым оттенком (свидетельство задержки синтеза белка и накопления сахаров). Листья становятся мелкими и более узкими. Приостанавливается рост растений, задерживается созревание урожая.

**Сера.** В почве сера находится в органической и неорганической формах. Органическая сера входит в состав растительных и животных остатков. Основные неорганические соединения серы в почве – сульфаты ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ). В затопляемых почвах сера находится в восстановленной форме в виде  $\text{FeS}$ ,  $\text{FeS}_2$  или  $\text{H}_2\text{S}$ .

Растения поглощают из почвы сульфаты и в очень незначительных количествах серосодержащие аминокислоты. Содержание серы в растениях составляет около 0,2 %. Однако в растениях семейства крестоцветных ее содержание значительно выше. Сера содержится в растениях в двух основных формах - окисленной в виде неорганического сульфата и восстановленной (аминокислоты, глутатион, белки). Процесс восстановления сульфата происходит в хлоропластах.

Одна из основных функций серы в белках - это участие SH-группы в образовании ко-

валентных, водородных и меркаптидных связей, поддерживающих трехмерную структуру белка. Дисульфидные мостики между полипептидными цепями и двумя участками одной цепи (по типу S-S-мостика в молекуле цистеина) стабилизируют молекулу белка. Сера входит в состав важнейших аминокислот - цистеина и метионина, которые могут находиться в растениях в свободной форме или в составе белков. Метионин относится к числу 10 незаменимых аминокислот и благодаря наличию серы и метильной группы обладает уникальными свойствами и входит в состав активных центров многих ферментов. Метиониновые остатки могут придавать молекуле белка гидрофобные свойства, что играет важную роль в стабилизации активной конформации ферментов в солевом окружении. Сера входит в состав многих витаминов и коферментов, таких как биотин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота. В связи с этим сера необходима для многих процессов обмена веществ (например, аэробная фаза дыхания, синтез жиров и так далее). Сера участвует в образовании полиаминов, которые влияют на структуру нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток. Недостаточное снабжение растений серой тормозит синтез серосодержащих аминокислот и белков, снижает фотосинтез и скорость роста растений, приводит к разрушению хлоропластов. Симптомы дефицита серы - побледнение и пожелтение молодых, а затем и старых листьев.

**Калий.** Калий поглощается растениями в виде катиона. Его содержание в растениях составляет, в среднем, 0,9 %. Концентрация калия высока в огурцах, томатах и капусте, но особенно много его в подсолнечнике. В растениях калий больше сосредоточен в молодых растущих тканях. Около 80 % калия содержится в вакуолях и 1 % калия прочно связан с белками митохондрий и хлоропластов. Калий стабилизирует структуру этих органелл.

Калий участвует в создании разности электрических потенциалов между клетками. Он нейтрализует отрицательные заряды неорганических и органических анионов. Калий в значительной мере определяет коллоидные свойства цитоплазмы, так как способствует поддержанию состояния гидратации коллоидов цитоплазмы, повышая ее водоудерживающую способность. Тем самым калий увеличивает устойчивость растений к засухе и морозам. Калий необходим для работы устьичного аппарата. Известно более 60 ферментов, активируемых калием. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, реакций переноса фосфатных групп, участвует в синтезе рибофлавина - компонента всех флавиновых дегидрогеназ. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала в клубнях картофеля, сахарозы в сахарной свекле, целлюлозы, гемицеллюлоз и пектиновых веществ в клеточной стенке, что приводит к повышению устойчивости соломины злаков к полеганию, а у льна и конопли повышает качество волокна.

При недостатке калия он может заменяться натрием, но некоторые активируемые калием ферменты ингибируются натрием. При недостатке калия листья желтеют снизу

вверх - от старых к молодым. Их края и верхушки приобретают бурую окраску, иногда с красными пятнами, затем происходит отмирание этих участков. Снижается функционирование камбия, нарушается развитие сосудистых тканей, уменьшается толщина кутикулы и стенок эпидермальных клеток, тормозятся процессы деления и растяжения клеток, что приводит к появлению розеточных форм растений. Недостаток калия вызывает остановку развития и гибель верхушечных почек, в результате чего активируется рост боковых побегов и растение принимает форму куста.

**Кальций.** В почве содержится много кальция и кальциевое голодание встречается редко, например, при сильной кислотности или засоленности почв и на торфяниках. Общее содержание кальция у разных видов растений составляет 5-30 мг на 1 г сухой массы. Много кальция содержат бобовые, гречиха, подсолнечник, картофель, капуста, гораздо меньше - зерновые, лен, сахарная свекла. В тканях двудольных растений кальция больше, чем у однодольных.

Кальций накапливается в старых органах и тканях. Это связано с тем, что реутилизация кальция затруднена, так как он из цитоплазмы переходит в вакуоль и откладывается в виде нерастворимых солей щавелевой, лимонной и других кислот.

В растениях имеется два запасных пула ионов кальция: внеклеточный (апопластный) и внутриклеточный в вакуоле и эндоплазматическом ретикулуме. Большое количество кальция связано с пектиновыми веществами срединной пластинки и клеточной стенки. Он содержится также в хлоропластах, митохондриях и ядре в комплексах с биополимерами в виде неорганических фосфатов и в форме иона.

Взаимодействуя с отрицательно заряженными группами фосфолипидов, кальций стабилизирует клеточные мембраны. При недостатке кальция увеличивается проницаемость мембран и нарушается их целостность. Изменения концентрации кальция в цитоплазме играют важную роль в структурных перестройках компонентов цитоскелета - актиноподобных белков, участвующих в процессах движения цитоплазмы, обратимых изменениях ее вязкости, в пространственной организации цитоплазматических ферментных систем. Процессы сборки-разборки микротрубочек регулируются уровнем ионов кальция наряду с ионами магния и гуанозинтрифосфата. Кальций активирует ряд ферментов, способствуя агрегации субъединиц, служа мостиком между ферментом и субстратом, влияя на состояние аллостерического центра фермента. Избыток кальция в ионной форме угнетает окислительное и фотофосфорилирование.

Кальций используется в растительных клетках как вторичный посредник для контроля многих процессов (закрытие устьиц, тропизм, рост пыльцевых трубок, акклиматизация к холоду, экспрессия генов, фотоморфогенез).

Регулирующее действие кальция на многие стороны метаболизма зависит от его взаи-

модействия с внутриклеточным рецептором кальция белком кальмодулином. Это кислый с изоэлектрической точкой при pH 3,0-4,3 термостабильный низкомолекулярный (мол.масса 16,7 кДа) белок. Он обладает большим сродством к кальцию. Его комплекс с кальцием активирует многие ферменты, например, протеинкиназы (фосфорилирование белков), фосфоэстеразу, транспортную  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФазу и другие. Кальмодулин может связываться с мембранами в клетке и легко переходит в цитозоль. Влиянием кальция на сборку и разборку элементов цитоскелета объясняет его необходимость для митоза, так как комплекс кальция с кальмодулином регулирует сборку микротрубочек веретена. Кальций участвует в слиянии везикул Гольджи при формировании новой клеточной стенки.

При недостатке кальция у делящихся клеток не образуются клеточные стенки и образуются многоядерные меристематические клетки. Недостаток кальция вызывает прекращение образования боковых корней и корневых волосков, приводит к набуханию пектиновых веществ, что вызывает ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток. Также нарушается структура плазмалеммы и мембран клеточных органелл. Симптомами дефицита кальция является побеление с последующим почернением кончиков и краев листьев. Листовые пластинки искривляются и скручиваются. На плодах, в запасающих и сосудистых тканях появляются некротические участки.

**Магний.** Недостаток в магии растения испытывают на песчаных и подзолистых почвах. Много магия в сероземах, черноземы занимают промежуточное положение. Водорастворимого и обменного магия в почве 3-10 %. Магний поглощается растением в виде иона  $\text{Mg}^{2+}$ . При снижении pH почвенного раствора магний поступает в растения в меньших количествах. Кальций, калий, аммоний и марганец действуют как конкуренты в процессе поглощения магия растениями.

У высших растений среднее содержание магия составляет 0,02-3 %. Особенно много его в растениях короткого дня - кукурузе, просе, сорго, а также в картофеле, свекле и бобовых. Много магия в молодых клетках, а также в генеративных органах и запасающих тканях.

Около 10-12 % магия находится в составе хлорофилла. Магний необходим для синтеза протопорфирина IX - непосредственного предшественника хлорофиллов. Магний активирует ряд реакций переноса электронов при фотофосфорилировании, он необходим при передаче электронов от фотосистемы I к фотосистеме II. Магний является кофактором почти всех ферментов, катализирующих перенос фосфатных групп. Это связано со способностью магия к комплексообразованию.

Магний необходим для многих ферментов гликолиза и цикла Кребса. Для 9 из 12 реакций гликолиза требуется участие металлов-активаторов и 6 из них активируются магнием. За исключением фумаразы, все ферменты цикла Кребса активируются магнием или со-

держат его как компонент структуры. Для двух из семи (глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа и транскетолаза) ферментов пентозофосфатного пути необходим магний. Он требуется для работы ферментов молочнокислого и спиртового брожения. Магний усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов А и С. Ионы магния необходимы для формирования рибосом и полисом, связывая РНК и белок, активации аминокислот и синтеза белка. Он активирует ДНК- и РНКполимеразы, участвует в формировании пространственной структуры нуклеиновых кислот.

Недостаток магния приводит к уменьшению содержания фосфора в растении, даже если фосфаты в достаточных количествах имеются в питательном субстрате. При недостатке магния тормозится превращение моносахаров в крахмал, слабо функционирует механизм синтеза белков, нарушается формирование пластид: матрикс хлоропластов просветляется и граны слипаются, ламеллы стромы разрываются и не образуют единой структуры. При магниевом голодании между зелеными жилками появляются пятна и полосы светло-зеленого, а затем желтого цвета. Края листовых пластинок приобретают желтый, оранжевый, красный или темно-красный цвет и такая как бы мраморная окраска наряду с хлорозом служит характерным симптомом нехватки магния. Признаки магниевой недостаточности сначала появляются на старых листьях, а затем распространяются на молодые листья.

**Кремний.** Он обнаружен у всех растений. Особенно много его в клеточных стенках. Растения, накапливающие кремний, имеют прочные стебли. Недостаток кремния задерживает рост злаков (кукуруза, овес, ячмень) и двудольных растений (огурцы, томаты, табака, бобы). Исключение кремния во время репродуктивной стадии уменьшает количество семян, при этом снижается число зрелых семян, и нарушается ультраструктура клеточных органелл.

### **Микроэлементы**

**Железо.** Среднее содержание железа в растениях составляет 20-80 мг на 1 кг сухой массы. Ионы  $Fe^{3+}$  почвенного раствора восстанавливаются редокс-системами плазмалеммы клеток ризодермы до  $Fe^{2+}$  и в такой форме поступают в корень.

Железо необходимо для функционирования основных редокс-систем фотосинтеза и дыхания, синтеза хлорофилла, восстановления нитратов и фиксации молекулярного азота клубеньковыми бактериями, входя в состав нитратредуктазы и нитрогеназы. Поэтому недостаточное поступление железа в растения в условиях переувлажнения и на карбонатных почвах приводит к снижению интенсивности дыхания и фотосинтеза и выражается в пожелтении (хлорозе) листьев и быстром их опадении.

**Марганец** в клетки поступает в форме ионов  $Mn^{2+}$ . Среднее его содержание составляет 1 мг на 1 кг сухой массы. Марганец накапливается в листьях. Он необходим для фотораз-

ложения воды с выделением кислорода и восстановления углекислого газа при фотосинтезе. Марганец способствует увеличению содержания сахаров и их оттоку из листьев. Два фермента цикла Кребса - малат- и изоцитратдегидрогеназы - активируются ионами марганца. Он также необходим для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов. Марганец является кофактором РНК-полимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей фитогормон 3-индолилуксусную кислоту.

Характерный симптом марганцевого голодания - точечный хлороз листьев, когда между жилками появляются желтые пятна, а затем клетки в этих участках отмирают.

**Молибден.** Наибольшее содержание молибдена характерно для бобовых (0,5-20 мг на 1 кг сухой массы), злаки содержат от 0,2 до 2 мг на кг сухой массы. Он поступает в растения в форме аниона  $\text{MoO}_4^{2-}$ , концентрируется в молодых, растущих органах. Его больше в листьях, чем в корнях и стеблях, а в листе сосредоточен, в основном, в хлоропластах.

Молибден входит в состав нитратредуктазы и нитрогеназы, а также необходим для биосинтеза леглобина. Как металл-активатор молибден участвует в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, работы таких ферментов как ксантиноксидаза и различных фосфатаз.

При недостатке молибдена в тканях накапливается большое количество нитратов, не развиваются клубеньки на корнях бобовых, тормозится рост растений, наблюдаются деформации листовых пластинок. При высоких дозах молибден токсичен. При недостатке молибдена молодые листья по краям приобретают серую, а затем коричневую окраску, теряют тургор, а затем ткани листа отмирают и остаются только жилки в виде хлыстиков.

**Кобальт.** Среднее содержание кобальта в растениях 0,02 мг на 1 кг сухой массы. Кобальт необходим бобовым растениям для обеспечения размножения клубеньковых бактерий. В растениях кобальт встречается в ионной форме и в витамине  $\text{B}_{12}$ . Растения не вырабатывают этот витамин. Он синтезируется бактероидами клубеньков бобовых растений и участвует в синтезе метионина в бактероидах. При старении клубеньков и прекращении фиксации азота витамин выходит в цитоплазму клеток клубеньков. Наряду с магнием и марганцем кобальт активирует фермент гликолиза фосфоглюкомутазу и фермент аргиназу, гидролизующий аргинин.

Внешние признаки недостатка кобальта сходны с признаками азотного голодания.

**Медь** поступает в клетки в форме иона  $\text{Cu}^{2+}$ . Среднее содержание меди в растениях 0,2 мг на кг сухой массы. Около 70 % всей меди, находящейся в листьях, сосредоточены в хлоропластах и почти половина ее в составе пластоцианина - переносчика электронов между фотосистемами II и I. Она входит в состав ферментов, катализирующих окисление аскорбиновой кислоты, дифенолов и гидроксилирование монофенолов - аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы, ортодифенолоксидазы и тирозиназы. Два атома меди функцио-

нируют в цитохромоксидажном комплексе дыхательной цепи митохондрий. Медь входит в состав нитратредуктазного комплекса и влияет на синтез леглобина. Для биосинтеза этилена также необходим медьсодержащий фермент. Влияя на содержание в растениях ингибиторов роста фенольной природы медь повышает устойчивость растений к полеганию. Она также повышает засухо-, морозо- и жароустойчивость. Недостаток меди вызывает задержку роста и цветения, хлороз, потерю тургора и завядание растений. У злаков при недостатке меди не развивается колос, у плодовых появляется суховершинность. При дефиците меди белеют и отмирают кончики листьев, листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами.

**Цинк.** Содержание цинка в надземных частях бобовых и злаковых растений составляет 15-60 мг на кг сухой массы. Повышенная концентрация отмечается в листьях, репродуктивных органах и конусах нарастания, наибольшая - в семенах.

Цинк поступает в растение в форме катиона  $Zn^{2+}$ . Он необходим для функционирования ряда ферментов гликолиза - гексокиназы, енолазы, триозофосфатдегидрогеназы, альдолазы, а также входит в состав алкогольдегидрогеназы. Цинк активирует карбоангидразу, катализирующую реакцию дегидратации гидрата оксида углерода:  $H_2CO_3 \rightarrow CO_2 + H_2O$ , что помогает использованию углекислого газа в процессе фотосинтеза. Цинк участвует в образовании аминокислоты триптофана. Именно с этим связано влияние катионов цинка на синтез белков, а также фитогормона 3-индолилуксусной кислоты, предшественником которой является триптофан. Подкормка цинком способствует увеличению содержания ауксинов в тканях и активирует их рост.

При дефиците цинка у растений нарушается фосфорный обмен: фосфор накапливается в корнях, задерживается его транспорт в надземные органы, замедляется превращение фосфора в органические формы. При недостатке цинка в растениях уменьшается содержание сахарозы и крахмала, увеличивается количество органических кислот и небелковых соединений азота - амидов и аминокислот. Кроме того, в 2-3 раза подавляется скорость деления клеток, что приводит к морфологическим изменениям листьев, нарушению растяжения клеток и дифференциации тканей. Наиболее характерный признак цинкового голодания - это задержка роста междоузлий и листьев, появление хлороза и развитие розеточности.

**Бор.** Его среднее содержание составляет 0,1 мг на кг сухой массы. В боре наиболее нуждаются двудольные растения. Много бора в цветках. В клетках большая часть бора сосредоточена в клеточных стенках. Бор усиливает рост пыльцевых трубок, прорастание пыльцы, увеличивает количество цветков и плодов. Без него нарушается созревание семян. Бор снижает активность некоторых дыхательных ферментов, оказывает влияние на углеводный, белковый и нуклеиновый обмен. При недостатке бора нарушаются синтез,

превращения и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, оплодотворение и плодоношение. Он не может реутилизироваться и поэтому при борном голодании прежде всего отмирают конусы нарастания, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются.

**Применение удобрений.** В естественных биоценозах поглощенные из почвы соединения частично возвращаются с опавшими листьями, ветками, хвоей. С убраным урожаем сельскохозяйственных растений поглощенные вещества из почвы устраняются. Величина выноса минеральных элементов зависит от вида растения, урожайности и 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 сформулировал закон минимума или закон ограничивающих факторов. Согласно этому закону величина урожая зависит от количества того элемента, который находится в почве в относительном минимуме. Увеличение содержания этого элемента в почве за счет внесения удобрений будет приводить к возрастанию урожая до тех пор, пока в минимуме не окажется другой элемент. Позже было установлено наличие у растений критических периодов по отношению к тому или иному минеральному элементу, то есть периодах более высокой чувствительности растений к недостатку этого элемента на определенных этапах онтогенеза. Это позволяет регулировать соотношение питательных веществ в зависимости от фазы развития и условий среды. Так, известно, что в осенний период для озимых культур не рекомендуется вносить азотные удобрения, так как они усиливают ростовые процессы, снижая устойчивость растений. В осенний период надо проводить подкормки фосфором и калием, а весной азотом.

С помощью удобрений можно регулировать не только величину урожая, но и его качество. Так, для получения зерна пшеницы с высоким содержанием белка надо вносить азотные удобрения, а для получения продуктов с высоким содержанием крахмала (например, зерна пивоваренного ячменя или клубни картофеля) необходимы фосфор и калий. Внекорневая подкормка фосфором незадолго до уборки усиливает отток ассимилятов из листьев сахарной свеклы к корнеплодам и тем самым увеличивает ее сахаристость.

Система удобрений - это программа применения удобрений в севообороте с учетом растений-предшественников, плодородия почвы, климатических условий, биологических особенностей растений, 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 в почве. Необходимое условие функционирования системы

удобрений - это предотвращение загрязнения окружающей среды вносимыми в почву химическими соединениями.

Удобрения подразделяют на минеральные и органические, промышленные (азотные, калийные, фосфорные, микроудобрения, бактериальные) и местные (навоз, торф, зола), простые (содержат один элемент питания - азотные, калийные, борные) и комплексные (содержат два или более питательных элемента). Среди комплексных удобрений выделяют сложные и комбинированные. Сложные удобрения в составе одного химического соединения содержат два или три питательных элемента, например, калийная селитра ( $\text{KNO}_3$ ), аммофос ( $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ ) и другие. Одна гранула комбинированных удобрений включает два или три основных элемента питания в виде различных химических соединений, например, нитроаммофоска.

До посева вносят  $\frac{2}{3}$  общей нормы удобрений. Они должны обеспечить растение на весь период развития элементами питания и повысить плодородие почвы. Припосевное удобрение в виде хорошо растворимых соединений вносят малыми дозами одновременно с посевом или посадкой растений для обеспечения минерального питания молодых растений. Послепосевные внекорневые подкормки, основанные на способности листьев поглощать минеральные соли в растворе, проводятся для усиления питания растений в наиболее важные периоды их развития.

#### 4. ФОТОСИНТЕЗ

С древних времен люди отмечали, что деревья могут вырастать на бесплодных скалах. Английский ботаник и химик С.Гейлс в своей книге «Статика растений» (1727) высказал предположение, что растения значительную часть «пищи» получают из воздуха. При этом он вслед за И.Ньютоном полагал, что свет, поглощаемый листьями, «облагораживает» эту «пищу». Сходные мысли находят у М.В.Ломоносова. В «Слове о явлениях воздушных» (1753) он писал: «Преизобильное рращение тучных дерев, которые на бесплодном песку корень свой утверждали, ясно изъявляет, что листьями жирный тук из воздуха впитывают...». Так возникла идея о воздушном питании растений.

Началом экспериментальных работ в области фотосинтеза послужили опыты английского химика Дж.Пристли, который в 1771г. обнаружил, что растения мяты, помещенные в стеклянный кувшин, опрокинутый в сосуд с водой, «исправляют» в нем воздух, «испорченный» горением свечи или дыханием мыши. Свеча могла длительно гореть, а мышь дышать, если под стеклянным колпаком находились зеленые растения. В связи с этими и последующими опытами Пристли в 1774 г. открыл кислород. Через год независимо от него кислород был открыт во Франции А.Л.Лавуазье, который и дал название этому газу.

В 1776 г. шведский химик К.В.Шееле повторил опыты Пристли, но не получил того же эффекта, который был описан Пристли. Растения в опытах Шееле делали воздух непригодным для дыхания так же, как горящая свеча. Объяснил противоречие между результатами опытов Пристли и Шееле голландский врач Я.Л.Ингенгауз. Он обнаружил, что все зависит от света: Пристли ставил опыты при ярком свете, Шееле — в помещении с недостаточным освещением. Ингенхауз показал, что зеленые растения выделяют кислород только при действии на них света. Зеленые растения в темноте, а их незеленые органы (например, корни) в темноте и при освещении поглощают кислород точно так же, как животные в процессе дыхания.

Швейцарский естествоиспытатель Ж.Сенебье в 1782 г. установил, что растения на свету не только выделяют кислород, но и поглощают испорченный воздух, т. е.  $\text{CO}_2$ . Сенебье назвал поглощение  $\text{CO}_2$  «углеродным питанием». Применив методы количественного анализа, швейцарский ученый Т.Соссюр в 1804 г. показал, что растения на свету действительно усваивают углерод  $\text{CO}_2$ , выделяя при этом эквивалентное количество кислорода. Однако нарастание сухой массы растений превышает прирост количества углерода. Это превышение было значительно большим, чем количество поглощенных минеральных веществ. Соссюр сделал вывод, что органическая масса растения образуется не

только за счет  $\text{CO}_2$ , но и за счет воды, т. е. вода такой же необходимый элемент питания, как и диоксид углерода. Результаты этих опытов были тщательно проверены французским агрохимиком Ж.Б.Буссенго (1840), который полностью подтвердил данные Соссюра.

Французские химики П.Ж.Пельтье и Ж.Каванту в 1817 г. выделили из листьев зеленый пигмент и назвали его **хлорофиллом** (от греч. «chloros» — зеленый и «phyllon» — лист), который, как выяснилось позднее, целиком локализован в хлоропластах. В 1865 г. немецкий физиолог растений Ю.Сакс продемонстрировал, что на свету в листьях образуется крахмал и что он находится в хлоропластах. Опыты ставили следующим образом. Листья предварительно выдерживали в темноте, затем освещали половинку каждого листа, а другую половинку, закрытую плотным картоном, оставляли в темноте. После экспозиции листья обесцвечивали спиртом и обрабатывали раствором йода. Освещенные части листьев становились темно-фиолетовыми из-за образования комплекса крахмала с йодом, а затемненные участки оставались неокрашенными. Микроскопический анализ показал, что крахмальные зерна образуются именно в хлоропластах. Эта «**проба Сакса**», как ее стали называть, настолько чувствительна, что на листьях удастся получить отпечатки с фотонегативов. На прямом солнечном свету для образования крахмала достаточно уже 5 мин. А.С.Фаминцын в 60-е годы прошлого столетия наблюдал образование крахмала в клетках водоросли спирогиры уже через 30 мин освещения слабым светом керосиновой лампы.

Первые опыты по выяснению места образования кислорода при фотосинтезе были сделаны немецким физиологом Т.В.Энгельманом (1881). Нить спирогиры помещали в камеру с водой или в висячую каплю. Край покровного стекла, которым закрывали ячейку, замазывали вазелином, чтобы кислород воздуха не проникал из внешней среды. В эту же камеру помещались бактерии, способные двигаться только в присутствии кислорода. В темноте водоросль дышала и кислород исчезал из камеры. Затем включается свет и в ходе фотосинтеза выделяется кислород. Оказалось, что при включении света все бактерии «оживали» и скапливались вокруг локально освещенных участков хлоропластов. Следовательно, именно хлоропласты выделяют кислород на свету.

Вопросом о роли света в процессах фотосинтеза начали заниматься с середины XIX в. Американский физик Дж.У.Дрепер в 1846 г., вслед за ним Ю.Сакс и В.Пфеффер считали, что фотосинтез лучше всего осуществляется в желтых лучах, наиболее ярких для человеческого глаза. В то же время было уже хорошо известно, что хлорофилл имеет резко выраженные максимумы поглощения в красной и синей частях спектра. Исходя из этих данных, делался вывод, что процесс фотосинтеза не подчиняется закону сохранения

энергии, а свет действует на зеленый лист как раздражитель. Против этого утверждения выступили Ю.Р.Майер и Г.Гельмгольц, сформулировавшие закон сохранения и превращения энергии. На основе чисто теоретических рассуждений они утверждали, что зеленые растения поглощают лучистую солнечную энергию и превращают ее в химическую, т. е. фотосинтез — это процесс трансформации энергии света в энергию химических связей. Однако экспериментальных доказательств этой точки зрения не было. Они были получены крупнейшим физиологом растений К.А.Тимирязевым, который изложил их в своей докторской диссертации «Об усвоении света растением» (1875). Тимирязев нашел, что слишком широкие щели при пропускании света, разложенного с помощью призмы, не обеспечивают его монохроматической чистоты. Этот недостаток в постановке опытов и привел Дрепера и Пфеффера к неверным выводам. Тимирязев использовал в работе очень узкие щели и помещал в полоски монохроматического света тонкие пробирки с высечками из листьев. Для этих опытов ему пришлось разработать очень чувствительные методы газового микроанализа. В результате было установлено, что интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  максимальна при освещении листьев красным светом, т. е. тем светом, который в наибольшей степени поглощается хлорофиллом.

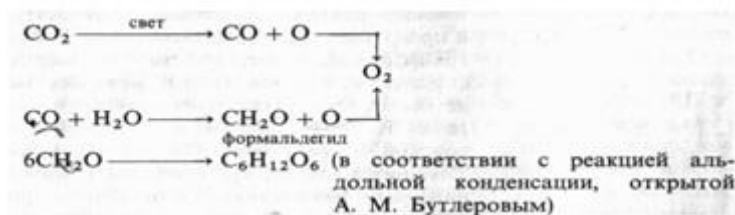
Тимирязев постулировал, что при ассимиляции  $\text{CO}_2$  хлорофилл служит оптическим **сенситизатором** (т. е. веществом, увеличивающим чувствительность к свету) и что он непосредственно участвует в процессе фотосинтеза, необратимо переходя из восстановленного состояния в окисленное. Он сформулировал также идею о космической роли фотосинтеза: фотосинтез — единственный процесс, с помощью которого космическая солнечная энергия улавливается и остается на Земле, трансформируясь в другие формы энергии. Тимирязев писал, что в хлоропласте лучистая энергия солнечного света превращается в химическую энергию углеводов. Крахмал, клейковина и другие соединения, консервирующие солнечную энергию, служат нам пищей. Освобождаясь в нашем теле в процессе дыхания, эта энергия солнечного луча согревает нас, приводит в движение, поддерживает мышление.

Результаты изучения воздушного питания растений за первые сто лет после опытов Пристли нашли свое выражение в общем уравнении фотосинтеза:



**Происхождение кислорода при фотосинтезе.** В приведенном выше уравнении остается неясным, каково происхождение выделяющегося кислорода (из  $\text{CO}_2$  или из  $\text{H}_2\text{O}$ ). Во второй половине XIX в. и в начале XX в. считалось, что при фотосинтезе происходит

фоторазложение  $\text{CO}_2$  с последующим восстановлением углерода до углеводов с участием воды. Немецкий химик А.Байер в 1870 г. предложил следующий порядок реакций:



Исходя из этой гипотезы разложения диоксида углерода, можно было предположить, что для образования сахаров и крахмала растения должны усваивать промежуточные продукты — CO или формальдегид. Однако оба соединения оказались токсичными для растений, что указывало на ошибочность схемы Байера.

В 1893 г. крупнейший русский биохимик А.Н.Бах высказал мысль о том, что ассимиляция  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе связана не с отщеплением  $\text{O}_2$  от диоксида углерода, а является сопряженным окислительно-восстановительным процессом, происходящим за счет водорода и гидроксила воды, причем  $\text{O}_2$  выделяется из воды через промежуточные перекисные соединения.

Голландский микробиолог К.Б. ван Ниль, изучая особенности бактериального фотосинтеза и сравнивая его с фотосинтезом у растений, в 1937—1941 гг. также пришел к заключению, что первичная фотохимическая реакция фотосинтеза состоит в диссоциации воды, а не в разложении  $\text{CO}_2$ . Способные к фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  бактерии (за исключением цианобактерий) нуждаются в восстановителях типа  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{CH}_3$  и других и не выделяют в процессе фотосинтеза кислород. Такой тип фотосинтеза был назван **фоторедукцией**. Ван Ниль пришел к выводу, что для пурпурных или зеленых серобактерий общее уравнение фотосинтеза может быть представлено следующим образом:

$$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{A} [\text{CH}_2\text{O}] + \text{H}_2\text{O} + 2\text{A}$$

где  $\text{H}_2\text{A}$  — окисляемый субстрат (донор водорода). Он предположил, что для высших растений и водорослей  $\text{H}_2\text{A}$  — это  $\text{H}_2\text{O}$ , а  $2\text{A}$  — это  $\text{O}_2$ . Тогда первичным фотохимическим актом в фотосинтезе растений должно быть разложение воды на окислитель  $[\text{OH}]$  и восстановитель  $[\text{H}]$ . Затем первичный восстановитель  $[\text{H}]$  восстанавливает  $\text{CO}_2$ , а первичный окислитель  $[\text{OH}]$  участвует в реакции, в которой высвобождается  $\text{O}_2$  и снова образуется  $\text{H}_2\text{O}$ . В соответствии с этим предположением полное уравнение фотосинтеза, по ван Нилью, можно записать так:  $\text{CO}_2 + 4\text{H}_2\text{O}$  хлорофилл  $[\text{CH}_2\text{O}] + 3\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ , причем эта суммарная реакция складывается из трех этапов:



пересчете на сухое вещество). Общая масса растений на Земле в настоящее время составляет 2402,7 млрд. т, причем 90% этой сухой массы приходится на целлюлозу. На долю наземных растений приходится 2402,5 млрд. т, а на растения гидросферы — всего 0,2 млрд. т (из-за недостатка света). Общая масса животных и микроорганизмов на Земле — 23 млрд. т, что составляет около 1 % от растительной биомассы. Из этого количества 20 млрд. т приходится на обитателей суши, а 3 млрд. т — на животных и микроорганизмы гидросферы.

За время существования жизни на Земле органические остатки растений и животных накапливались и модифицировались. На суше эти органические вещества представлены в виде подстилки, гумуса и торфа, из которых, при определенных условиях, в толще литосферы формировался уголь. В морях и океанах органические остатки (главным образом животного происхождения) оседали на дно и входили в состав осадочных пород. При опускании в более глубокие области литосферы из этих остатков под действием микроорганизмов, повышенных температур и давления образовывались газ и нефть. Масса органических веществ подстилки, торфа и гумуса оценивается в 194, 220 и 2500 млрд. т соответственно. Нефть и газ составляют 10000-12000 млрд. т. Содержание органических веществ в осадочных породах достигает 20 000 000 млрд. т (по углероду).

Особенно интенсивное накопление мертвых органических остатков происходило 300 млн. лет назад в палеозойскую эру. Запасы древесины, а в последние 200 лет угля, нефти и газа используются человеком для получения энергии, необходимой в быту, промышленности и сельском хозяйстве.

2. Обеспечение постоянства содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере. Образование органических веществ гумуса, осадочных пород и горючих ископаемых выводило значительные количества CO<sub>2</sub> из круговорота углерода. В атмосфере Земли CO<sub>2</sub> становилось все меньше и в настоящее время он составляет только 0,03% (по объему), или (в абсолютных значениях) 711 млрд. т в пересчете на углерод.

В кайнозойской эре содержание диоксида углерода в атмосфере стабилизировалось и испытывало лишь суточные, сезонные и более длительные геохимические колебания. Эта стабилизация достигается сбалансированным связыванием и освобождением CO<sub>2</sub>, осуществляемых в глобальном масштабе. Связывание CO<sub>2</sub> в ходе фотосинтеза и образование карбонатов компенсируется выделением CO<sub>2</sub> за счет других процессов. Ежегодное поступление CO<sub>2</sub> в атмосферу в пересчете на углерод (в млрд. т) обусловлено: дыханием растений — 10, дыханием и брожением микроорганизмов — 25, дыханием животных и человека — 1,6, производственной деятельностью людей — 5. геохимическими процес-

сами — 0.05. При отсутствии этого поступления весь  $\text{CO}_2$  атмосферы был бы связан в ходе фотосинтеза за 6 — 7 лет. Мощным резервом диоксида углерода является Мировой океан, в водах которого растворено в 60 раз больше  $\text{CO}_2$ , чем находится в атмосфере. Фотосинтез, с одной стороны, дыхание организмов и карбонатная система океана, с другой, поддерживают относительно постоянный уровень  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

Однако за последние десятилетия из-за все более возрастающего сжигания человеком горючих ископаемых, а также из-за вырубки лесов и разложения гумуса содержание  $\text{CO}_2$  в атмосфере начало увеличиваться примерно на 0,23% в год. Это обстоятельство может иметь далеко идущие последствия в связи с тем, что концентрация  $\text{CO}_2$  оказывает влияние на тепловой режим Земли.

3. Парниковый эффект. Поверхность Земли получает теплоту главным образом от Солнца. Часть этой теплоты поступает обратно в космос в виде инфракрасных лучей. Диоксид углерода в атмосфере, а также вода поглощают инфракрасное излучение и таким образом сохраняют значительное количество теплоты на Земле (парниковый эффект). Микроорганизмы и растения в процессе дыхания или брожения поставляют 85 % общего количества  $\text{CO}_2$ , поступающего ежегодно в атмосферу, и вследствие этого оказывают влияние на тепловой режим нашей планеты.

Тенденция к повышению содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере из-за сжигания огромных количеств нефти, газа и из-за других причин, указанных выше, может способствовать увеличению средней температуры на поверхности Земли, что приведет к ускорению таяния ледников в горах и на полюсах, затоплению прибрежных зон. Возможно, однако, что повышение концентрации  $\text{CO}_2$  будет способствовать усилению фотосинтеза растений, что устранил избыточное накопление диоксида углерода. Известно, что изменение концентрации  $\text{CO}_2$  в биосфере выступает как элемент обратной связи.

**Накопление кислорода в атмосфере.** Первоначально в атмосфере Земли  $\text{O}_2$  присутствовал в следовых количествах. В настоящее время он составляет 21 % по объему воздуха. Появление и накопление  $\text{O}_2$  в атмосфере связано с жизнедеятельностью зеленых растений. Ежегодно в ходе фотосинтеза кислород поступает в атмосферу в количестве 70—120 млрд. т. Этот кислород необходим для дыхания всех гетеротрофов — бактерий, грибов, животных и человека, а также зеленых растений в ночное время. Особое значение в поддержании высокой концентрации  $\text{O}_2$  в атмосфере имеют леса. Подсчитано, что 1 га леса весной и летом за час выделяет  $\text{O}_2$  в количестве, достаточном для дыхания 200 человек.

5.Озоновый экран. Еще одно важнейшее следствие выделения растениями кислорода — образование озонового экрана в верхних слоях атмосферы на высоте около 25 км. Озон ( $O_3$ ) образуется в результате фотодиссоциации молекул  $O_2$  под действием солнечной радиации. Озон задерживает большую часть ультрафиолетовых лучей (240 — 290 нм), губительно действующих на все живое. Возможность частичного разрушения озонового экрана из-за загрязнения атмосферы промышленными и другими отходами — серьезная проблема охраны биосферы.

**Лист как орган фотосинтеза.** Основные функции листа зеленого растения — фотосинтез (воздушное питание), транспирация (регулируемое испарение воды) и синтез ряда органических веществ, в том числе некоторых фитогормонов (ауксина, гиббереллинов, абсцизовой кислоты).

Лист, как правило, имеет плоскую форму и дорсовентральное строение. Пластинчатая форма листа обеспечивает наибольшую поверхность на единицу объема ткани, что создает наилучшие условия для воздушного питания.

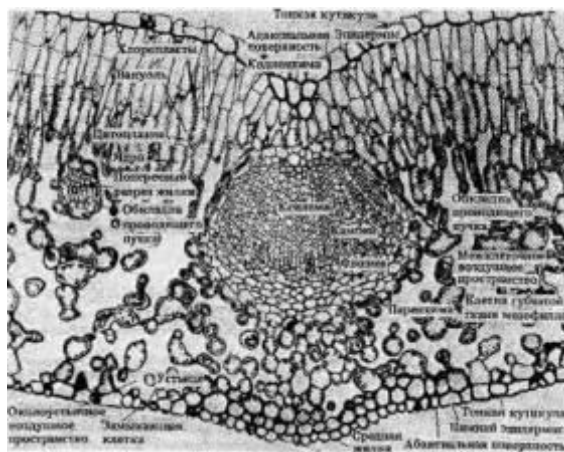


Рис. 4.1. Поперечный разрез листовой пластинки и средней жилки листа Бирючины — типичного двудольного растения

Важнейшая ткань листа — мезофилл, где осуществляется фотосинтез. Покрывающий лист эпидермис, клетки которого, за исключением замыкающих клеток устьиц, не содержат хлоропластов, защищает ткани листа, регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных проводящих пучков необходима для снабжения тканей листа водой, минеральными и некоторыми органическими веществами и для оттока ассимилятов в другие части растения. Мезофилл обычно дифференцирован на две ткани — палисадную (столбчатую), расположенную под верхним эпидермисом, и губчатую, находящуюся в нижней стороне листа. В палисадном мезофилле клетки вытянуты перпендикулярно поверхности листа и расположены в один или несколько слоев. Клетки губчатого

мезофилла связаны друг с другом более рыхло из-за больших межклетников. У большинства растений устьица находятся на нижней стороне листа, обширные межклетники губчатой паренхимы обеспечивают газообмен. Благодаря развитой системе межклетников мезофилл обладает громадной поверхностью, во много раз превышающей наружную поверхность листа.

Палисадная ткань, обращенная к свету, содержит большую часть всех хлоропластов листа и выполняет основную работу по ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Число слоев клеток мезофилла в листе в большой степени зависит от интенсивности освещения. Листья, выросшие на ярком свете, имеют как правило, более развитый столбчатый мезофилл. У растений засушливых ареалов — ксерофитов — палисадная паренхима часто расположена по обеим сторонам листа, а губчатая сильно редуцирована или совсем отсутствует.

**Пластиды клетки.** Пластиды - это ограниченные двойной мембраной округлые или овальные органоиды, содержащие внутреннюю систему мембран. Пластиды могут быть бесцветными (пропластиды, лейкопласты, этиопласты) или окрашенными (хлоропласты, хромопласты).

В меристемах присутствуют пропластиды, у которых внутренняя мембрана имеет лишь небольшие инвагинации, внутренняя мембрана имеет лишь небольшие выпячивания (впячивания). Если структура пропластид сохраняется у органоидов зрелых клеток, их называют лейкопластами. В лейкопластах откладываются запасные вещества и названия они получают в зависимости от этих соединений: если запасается крахмал — амилопласты, жиры — элайопласты, белки — протеинопласты и т. д. Этиопласты формируются при выращивании зеленых растений в темноте.

Хлоропласты имеют зеленый цвет, обусловленный присутствием основного пигмента — хлорофилла. Хлоропласты содержат также вспомогательные пигменты — каротиноиды (оранжевого цвета). По форме хлоропласты — это овальные линзовидные тельца размером  $(5—10) \times (2—4)$  мкм. В одной клетке листа может находиться 15—20 и более хлоропластов, а у некоторых водорослей — лишь 1-2 гигантских хлоропласта (хроматофора) различной формы.

Хлоропласты ограничены двумя мембранами — наружной и внутренней. Наружная мембрана отграничивает жидкую внутреннюю гомогенную среду хлоропласта — строму (матрикс). В строме содержатся белки, липиды, ДНК (кольцевая молекула), РНК, рибосомы и запасные вещества (липиды, крахмальные и белковые зерна) а также ферменты, участвующие в фиксации углекислого газа.

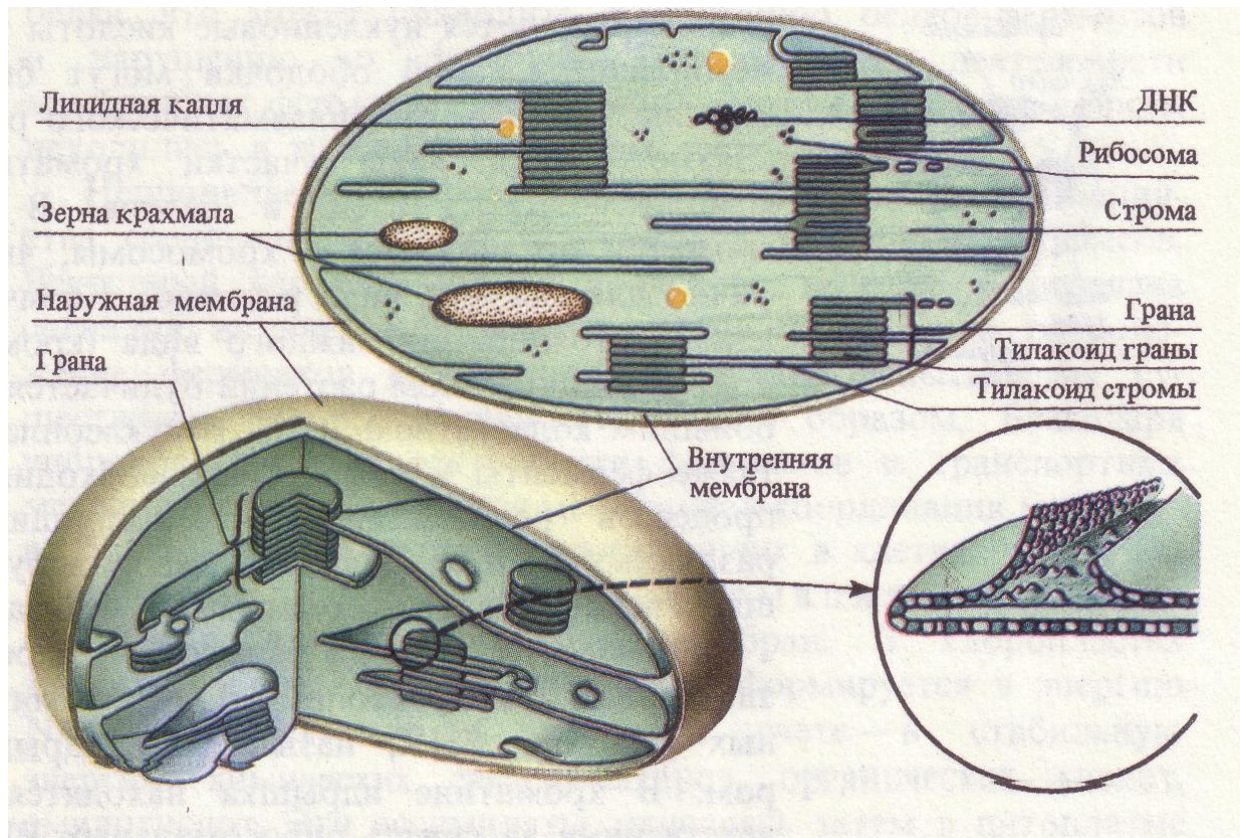


Рис.4.2 Строение хлоропласта

Внутренняя мембрана хлоропласта образует впячивания внутрь стромы — тилакоиды, или ламеллы, которые имеют форму уплощенных мешочков (цистерн). Несколько таких тилакоидов, лежащих друг над другом, образуют грану, и в этом случае они называются тилакоидами грани. Именно в мембранах тилакоидов локализованы светочувствительные пигменты, а также переносчики электронов и протонов, которые участвуют в поглощении и преобразовании энергии света. Хлоропласты в клетке осуществляют процесс фотосинтеза.

Лейкопласты — мелкие бесцветные пластиды различной формы. Они бывают шаровидными, эллипсоидными, гантелевидными, чашевидными и т. д. По сравнению с хлоропластами у них слабо развита внутренняя мембранная система. Лейкопласты в основном встречаются в клетках органов, скрытых от солнечного света (корней, корневищ, клубней, семян). Они осуществляют вторичный синтез и накопление запасных питательных веществ — крахмала, реже жиров и белков.

Хромопласты отличаются от других пластид своеобразной формой (дисковидной, зубчатой, серповидной, треугольной, ромбической и др.) и окраской (оранжевые, желтые, красные). Хромопласты лишены хлорофилла и поэтому не способны к фотосинтезу. Внутренняя мембранная структура их слабо выражена.

Хромопласты присутствуют в клетках лепестков многих растений (лютиков, калужниц, нарциссов, одуванчиков и др.), зрелых плодов (томаты, рябина, ландыш, шиповник) и корнеплодов (морковь, свекла), а также листьев в осеннюю пору. Яркий цвет этих органов обусловлен различными пигментами, относящимися к группе каротиноидов, которые сосредоточены в хромопластах.

### **Пигменты фотосинтеза.**

#### *Хлорофиллы*

У всех высших растений, водорослей и цианобактерий содержится хлорофилл *a*, хлорофилл *b* имеется у высших растений и зеленых водорослей. Хлорофилл *c*, лишенный фитола, содержится в бурых и диатомовых водорослях, хлорофилл *d* – в красных водорослях. Фотосинтезирующие зеленые бактерии имеют бактериохлорофиллы *c* и *d*, пурпурные бактерии – бактериохлорофиллы *a* и *b*.

У хлорофилла *a* четыре пиррольных кольца соединены между собой метиновыми мостиками ( $=CH-$ ), образуя порфириновое кольцо. Кроме того, атомы азота пиррольных колец связаны с атомом магния. С порфириновым ядром соединено цикlopентановое кольцо, образованное остатком кетопропионовой кислоты и содержащее активные карбонильную ( $C=O$ ) и метилированную карбоксильную ( $O=C-O-CH_3$ ) группы. Структура, состоящая из порфиринового ядра и цикlopентанового кольца, называется форбином. Боковая цепь, состоящая из пропионовой кислоты и непредельного спирта фитола, связана с атомом углерода IV пиррольного кольца (рис. 5.1). Хлорофилл, лишенный фитола, называется хлорофиллидом. Если атом магния замещен протоном, то такое соединение носит название феофитина. Активность хлорофиллов, также как и других пигментов, обусловлена наличием большого количества двойных связей с делокализованными электронами. Хлорофиллы хорошо растворимы в органических растворителях (этиловом эфире, бензоле, хлороформе, ацетоне, этиловом спирте) и нерастворимы в воде. Хлорофиллы имеют максимумы поглощения света в красной и синей частях спектра. Растворы хлорофиллов обладают флуоресценцией и фосфоресценцией.

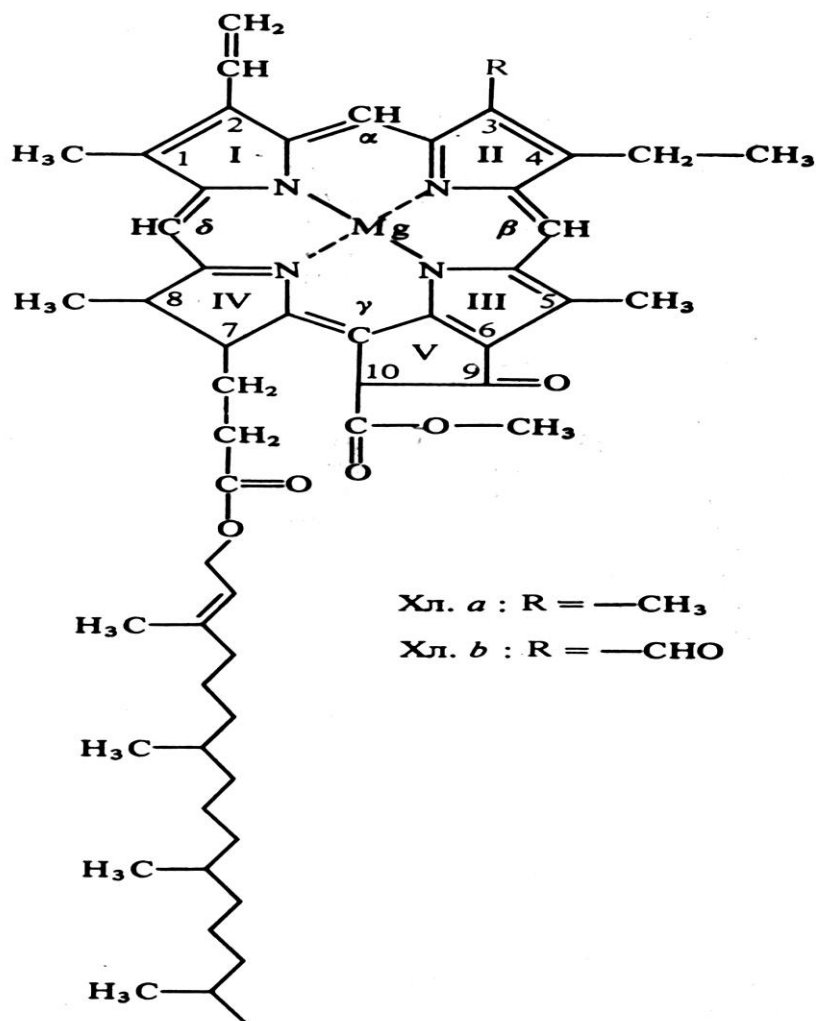


Рис. 4.3. Структурные формулы хлорофиллов *a* и *b* (по В. В. Полевому).

*Каротиноиды* – жирорастворимые пигменты, присутствующие в хлоропластах всех растений. Они входят в состав хромопластов в незеленых частях растений, например, корнеплодов моркови. К каротиноидам относят 3 группы соединений: 1) оранжевые или красные каротины, 2) желтые ксантофиллы, 3) каротиноидные кислоты. Каротины и ксантофиллы состоят из 8 остатков изопрена, которые образуют цепь конъюгированных двойных связей (рис. 4.4). Основные каротиноиды -  $\beta$ -каротин, лютеин, виолаксантин и неоксантин.

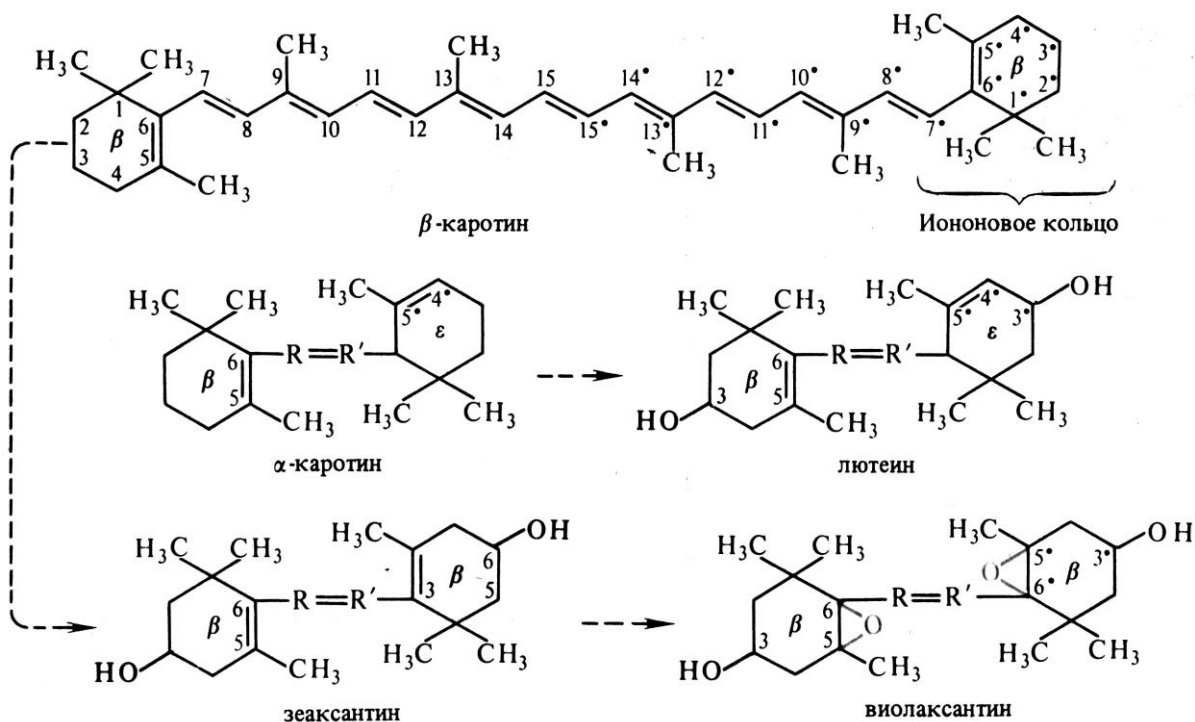


Рис. 4.4.. Структурные формулы каротиноидов и последовательность их превращений (по В. В. Полевому).

Каротины и ксантофиллы растворимы в хлороформе, бензоле, сероуглероде, ацетоне. Каротины хорошо растворяются в эфирах, но плохо в спиртах, а ксантофиллы наоборот. Каротиноиды имеют максимумы поглощения в фиолетово-синей и синей частях спектра света. Они не способны к флуоресценции.

Главные функции каротиноидов: поглощение света в качестве дополнительных пигментов, защита молекул хлорофиллов от необратимого фотоокисления, тушение активных радикалов, участие в фототропизме, так как способствуют определению направления роста побега.

#### Фикобилины

Сине-зеленые и красные водоросли помимо хлорофилла *a* и каротиноидов содержат пигменты фикобилины. Их молекула состоит из 4 последовательных пиррольных колец (рис. 4.5.). Фикобилины являются хромоформными группами глобулиновых белков фикобилипротеинов. Они делятся на 3 группы: 1) фикоэритрины – белки красного цвета, 2) фикоцианины – сине-голубые белки и 3) аллофикоцианины – синие белки. Все они обладают флуоресценцией и растворимы в воде. Фикобилины имеют максимумы поглощения в оранжевой, желтой и зеленой частях спектра света. Это позволяет водорослям полнее использовать свет, проникающий в воду. Вода обладает светопоглощающей способностью.

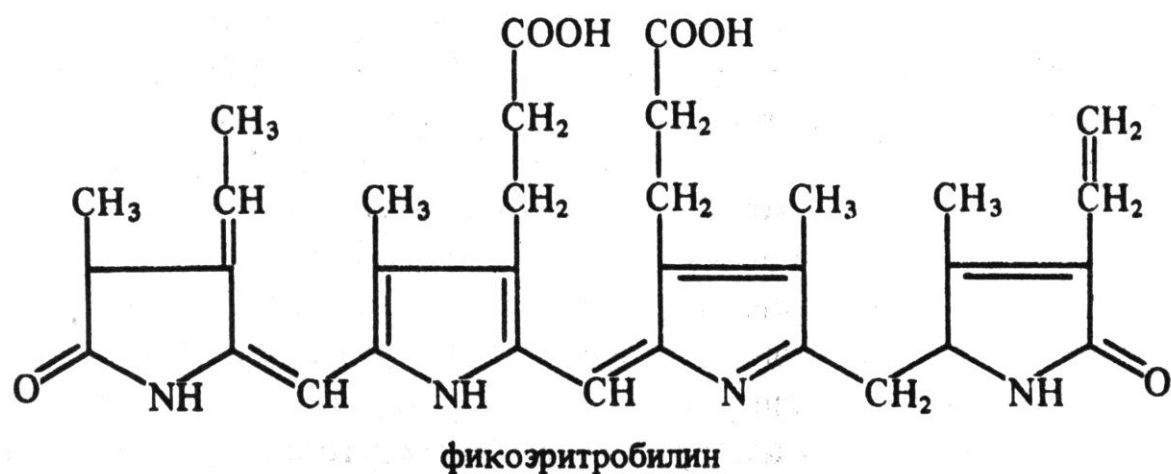
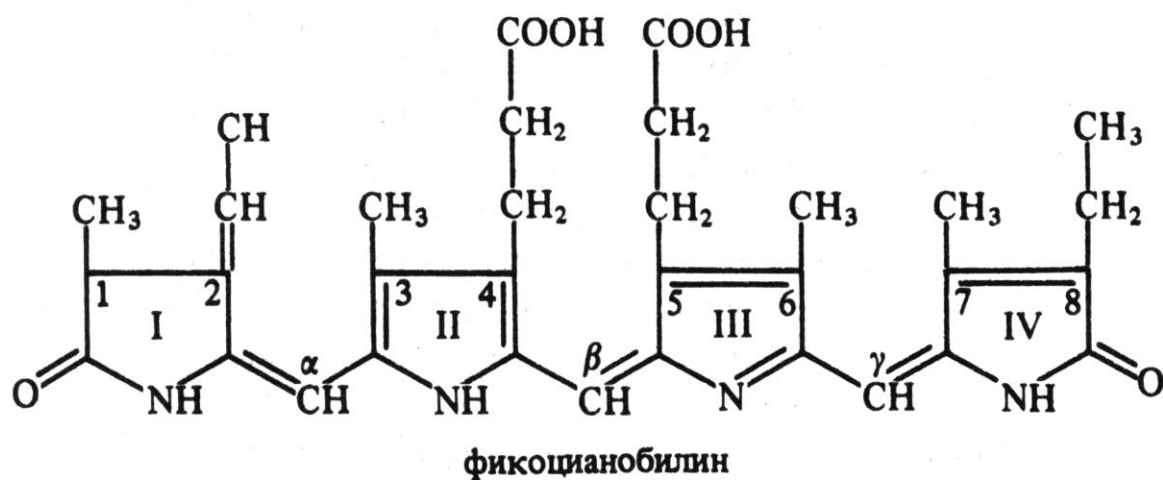


Рис. 4.5. Структурные формулы фикобилинов (по В. В. Полевому).

На глубине около 30 м полностью исчезают красные лучи, около 180 м – желтые, 320 м – зеленые, а на глубину более 500 м не проникают синие и фиолетовые лучи. Фикобилины – это дополнительные пигменты, участвующие в светособирающем комплексе. Около 90 % энергии света, поглощенного фикобилинами, передается на хлорофилл *a*.

У растений имеется фикобилин фитохром. Он не участвует в фотосинтезе, но является фоторецептором красного и дальнего красного света и выполняет регуляторные функции в клетках растений.

**Световая фаза фотосинтеза.** Фотосинтез имеет две фазы – световую и темновую. В световой фазе молекулы пигментов поглощают фотоны, передают поглощенную энергию молекулам хлорофилла *a*, происходит трансформация энергии света в химическую энергию АТФ и восстановленного НАДФН, выделяется кислород в результате фоторазложения воды. Все эти процессы происходят на мембранах хлоропластов. При темновой фазе фотосинтеза в строме хлоропластов восстанавливается поглощенный  $\text{CO}_2$  с образованием углеводов и других органических соединений.

Электрон представляет собой заряженную частицу, которая движется по орбите вокруг ядра атома. Электрон обладает вектором магнитного момента – спином, который отражает направление вращения электрона вокруг своей оси. В стабильном состоянии валентные электроны занимают самые низкие энергетические уровни и распределены по ним согласно принципу Паули: два электрона с антипараллельными спинами на каждой орбитали. Такое состояние молекулы называют основным синглетным состоянием  $S_0$ . При поглощении молекулой пигмента фотона электрон переходит на более высокую орбиталь за счет энергии фотона. Если у возбужденного электрона сохраняется направление спина, то считают, что молекула находится в синглетном возбужденном состоянии  $S^*$ . Если возбужденный электрон меняет спин, то такое возбужденное состояние называется триплетным  $T^*$ .

Поглощение молекулой хлорофилла кванта красного света приводит к синглетному возбужденному состоянию  $S^*_1$ . При поглощении кванта синего цвета с более высоким уровнем энергии электрон переходит на более высокую орбиталь  $S^*_2$ . Время жизни электрона на  $S^*_2$  составляет не более  $10^{-12}$  секунды. За такое короткое время энергия электронного возбуждения не может быть использована и электрон возвращается на  $S^*_1$ , потеряв немного энергии в виде тепла. Время жизни электрона в состоянии  $S^*_1$  равно  $10^{-9}$ . Если молекула пигмента не участвует в фотохимической реакции, то электрон возвращается в стабильное состояние. При этом часть энергии теряется в виде тепла и излучается квант света с большей по сравнению с поглощенным фотоном длиной волны – явление флуоресценции.

Время жизни электрона в состоянии  $T^*$  равно  $10^{-4}$ - $10^{-2}$  секунды. Из триплетного возбужденного состояния молекула может вернуться в стабильное состояние, излучив кроме тепла еще более длинноволновый, чем при флуоресценции, квант света. Это слабое свечение называют фосфоресценцией. Если молекула в возбужденном состоянии участвует в фотохимических реакциях с передачей электрона акцептору, то флуоресценции и фосфоресценции не происходит.

Для более полного использования падающего на листья света энергия фотонов улавливается 200-400 молекулами пигментов светособирающего (антенного) комплекса и передается к одной молекуле хлорофилла *a*, являющейся реакционным центром, которая и участвует в фотохимических реакциях. Передача энергии молекулами пигментов происходит по принципу индуктивного резонанса. Молекула пигмента, поглотившая фотон, создает переменное электрическое поле, которое усиливает колебания электрона в соседней молекуле. Это происходит из-за перекрытия частот колебаний и очень маленького расстояния между молекулами пигментов. Тем более, что при освещении листьев тилакоиды и граны сдвигаются и уплотняются, поэтому хлоропласты уменьшаются в объеме.

Передача энергии молекулами пигментов идет с большой эффективностью. Так, от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a* передается примерно 90 %, а от каротиноидов к хлорофиллу *a* – 40 % поглощенной энергии.

Совокупность молекул светособирающего комплекса и реакционного центра составляет фотосистему. Предположение о существовании в хлоропластах двух фотосистем высказал Р. Эмерсон в 1957 г, изучая влияние света на квантовый выход фотосинтеза у водоросли хлореллы. Квантовый выход фотосинтеза – это количество выделившегося кислорода или связанного углекислого газа на 1 квант поглощенной энергии. Он установил, что при одновременном освещении хлореллы коротковолновым (650 нм) и длинноволновым (700 нм) красным светом эффект выше, чем суммарный квантовый выход при воздействии красным светом этих длин в отдельности. Это явление получило название эффекта усиления Эмерсона. Позже предположение Р. Эмерсона о наличии двух фотосистем получило экспериментальное подтверждение.

В составе хлоропластов описаны две фотосистемы разного строения и состава: фотосистема I и фотосистема II. На рис. 4.6 приведена схема, упрощенно изображающая происходящие в этих двух фотосистемах процессы.

В фотосистеме II реакционный центр, состоящий из димера хлорофилла *a* с максимумом поглощения при 680 нм ( $P_{680}$ ), последовательно поглотив энергию, равную 2 квантам коротковолнового красного света, и перейдя в синглетное возбужденное состояние, передает 2 электрона феофитину. От феофитина электроны последовательно передаются на пластохиноны  $Q_A$  и  $Q_B$ , расположенные на другой стороне мембраны тилакоида, затем на две липидорастворимые молекулы пластохинона PQ. Он является переносчиком протонов и электронов, выполняющего в мембране роль челнока. Принимая 2 электрона и захватывая из стромы 2  $H^+$ , 2 молекулы  $PQH_2$  диффундируют через липидную фазу мембраны. Электроны от 2  $PQH_2$  поступают в цепь:

железосерный белок FeS<sub>2</sub> → цитохром *f* → Cu-содержащий белок пластоцианин →  $P_{700}$ ,  
а протоны попадают в полость тилакоида.



Рис. 4.6. Структура фотосистем фотосинтеза.

Вакантные места в  $P_{680}^+$  заполняются 2 электронами из содержащего Mn переносчика электронов, который восстанавливается с участием белкового комплекса S. Окисленный комплекс S связывает воду и восстанавливается за счет электронов воды. При фотоокислении воды комплексом S вторая пара протонов освобождается в полость тилакоида, а атом кислорода диффундирует из хлоропласта.

После возбуждения реакционного центра фотосистемы I - молекулы хлорофилла *a* с максимумом поглощения при 700 нм ( $P_{700}$ ), 2 квантами длинноволнового красного света 2 электрона передаются мономерной форме хлорофилла *a* –  $A_1$  и затем переносчикам электронов железосерным белкам  $A_2$  и  $A_B$ , ферредоксину на наружной стороне мембраны тилакоида, НАДФ-редуктазе. Этот фермент восстанавливает НАДФ в НАДФН. На вакантные места в  $P_{700}^+$  переходят электроны с пластоцианина и нециклическая цепь транспорта электронов замыкается.

### Циклический транспорт электронов

В мембранах хлоропластов может функционировать циклический транспорт электронов, когда действует только фотосистема I. Возбужденные молекулы  $P_{700}$  передают электроны на  $A_1$ , железосерные белки  $A_2$  и  $A_B$ , переносящие электроны на другую сторону мембраны, ферредоксин, пластохинон, цитохром  $b_6$ , железосерный белок FeS<sub>2</sub>, цитохром *f*, пластоцианин и  $P_{700}$  (рис. 4.7).

Энергия, освобождающаяся при транспорте электронов, используется для фосфорилирования АДФ. Механизм фотофосфорилирования АДФ объясняет теория П. Митчелла. Согласно этой теории, трансмембранный перенос пластохинонами электронов и протонов в одну сторону чередуется с переносом цитохромной системой в обратную сторону электронов. Поэтому по одну сторону мембраны накапливается избыток протонов и возникает

электрохимический мембранный потенциал. Его энергия используется для синтеза АТФ при разрядке мембраны в результате транспорта протонов через мембрану посредством  $H^+$ -АТФазы, которая действует как АТФсинтетаза. Этот фермент выглядит как грибовидная частица на поверхности мембраны тилакоидов. Его молекула состоит из двух частей: головки, выступающей с наружной стороны мембраны и содержащей активный центр фермента, и ножки, погруженной в мембрану и представляющей канал, через который передвигаются протоны.

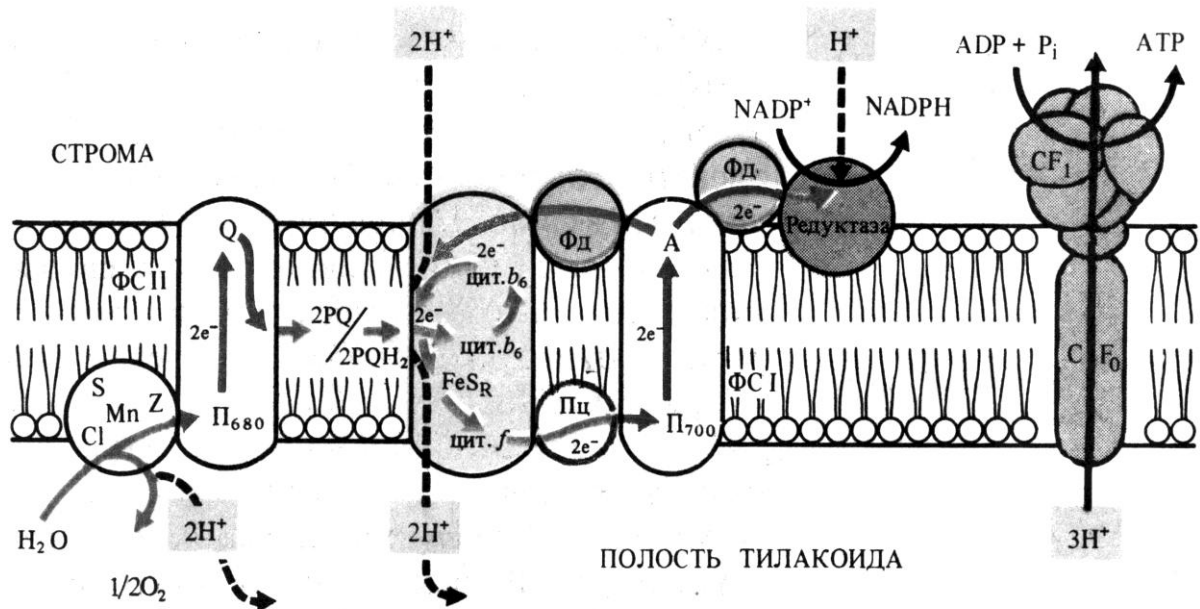


Рис. 4.7. Локализация электрон- и протонтранспортных реакций в тилакоидной мембране хлоропласта (по В. В. Полевому).

### Темновая фаза фотосинтеза.

#### $C_3$ -путь фотосинтеза или цикл Кальвина

Этот путь ассимиляции  $CO_2$  обнаружен у всех фотосинтезирующих растений. Он был назван циклом Кальвина в честь американского биохимика М. Кальвина, который с сотрудниками открыл и изучил его в 1946-1956 годах с помощью метода меченых атомов и хроматографии. Растения разное время подкармливали  $^{14}CO_2$  и хроматографировали экстракты. Радиоактивные изотопы по химическим свойствам не отличаются от стабильных. Принимая участие в реакциях, они помечают те соединения, в которые входят. Цикл состоит из трех этапов: карбоксилирования, восстановления, регенерации первичного акцептора  $CO_2$  и синтеза конечного продукта фотосинтеза (рис. 4.8).

**1. Карбоксилирование.** Фосфорибулокиназа фосфорилирует при участии АТФ рибулозо-5-фосфат с образованием АДФ и рибулозо-1,5-дифосфата. Последний является акцептором  $CO_2$  и под действием рибулозодифосфаткарбоксилазы присоединяет  $CO_2$ . В результате образуются 2 молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

**2. Восстановление.** Фосфоглицераткиназа при участии АТФ фосфорилирует 3-ФГК и образовавшаяся 1,3-дифосфоглицериновая кислота восстанавливается с помощью НАДФН и дегидрогеназы фосфоглицеринового альдегида до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА).

**3. Регенерация.** После фиксации трех молекул  $\text{CO}_2$  и образования шести молекул 3-ФГА пять из них используются для синтеза рибулозо-5-фосфата, а одна молекула 3-ФГА – для образования глюкозы.

Триозофосфатизомераза превращает 3-ФГА в фосфодиоксиацетон. Затем альдолаза образует из 3-ФГА и фосфодиоксиацетона фруктозо-1,6-дифосфат. Он теряет один остаток фосфорной кислоты под влиянием фруктозо-1,6-дифосфатазы и превращается во фруктозо-6-фосфат. Транскетолаза переносит гликолевый альдегид от фруктозо-6-фосфата на 3-ФГА с образованием эритрозо-4-фосфата и ксилулозо-5-фосфата. Альдолаза присоединяет фосфодиоксиацетон к эритрозо-4-фосфату с образованием седогептулозо-1,7-дифосфата. Он дефосфорилируется фосфатазой и под влиянием транскетолазы соединяется с 3-ФГА. Продуктами этой реакции являются ксилулозо-5-фосфат и рибозо-5-фосфат. Две молекулы ксилулозо-5-фосфата при участии рибулозофосфатэпимеразы и одна молекула рибозо-5-фосфата под действием рибозофосфатизомеразы превращаются в три молекулы рибулозо-5-фосфата.

Шестая молекула 3-ФГА используется для синтеза фруктозо-1,6-дифосфата при повторении цикла. Из двух молекул фруктозо-1,6-дифосфата образуются фруктозо-6-фосфат и глюкозо-1-фосфат. Последний, взаимодействуя с уридинтрифосфатом, дает уридинфосфоглюкозу. Она и фруктозо-6-фосфат образуют сахарозофосфат, который после дефосфорилирования превращается в сахарозу. Следовательно, для образования одной молекулы сахарозы необходимо прохождение четырех циклов Кальвина. Крахмал синтезируется из уридинфосфоглюкозы под влиянием амилосинтетазы.

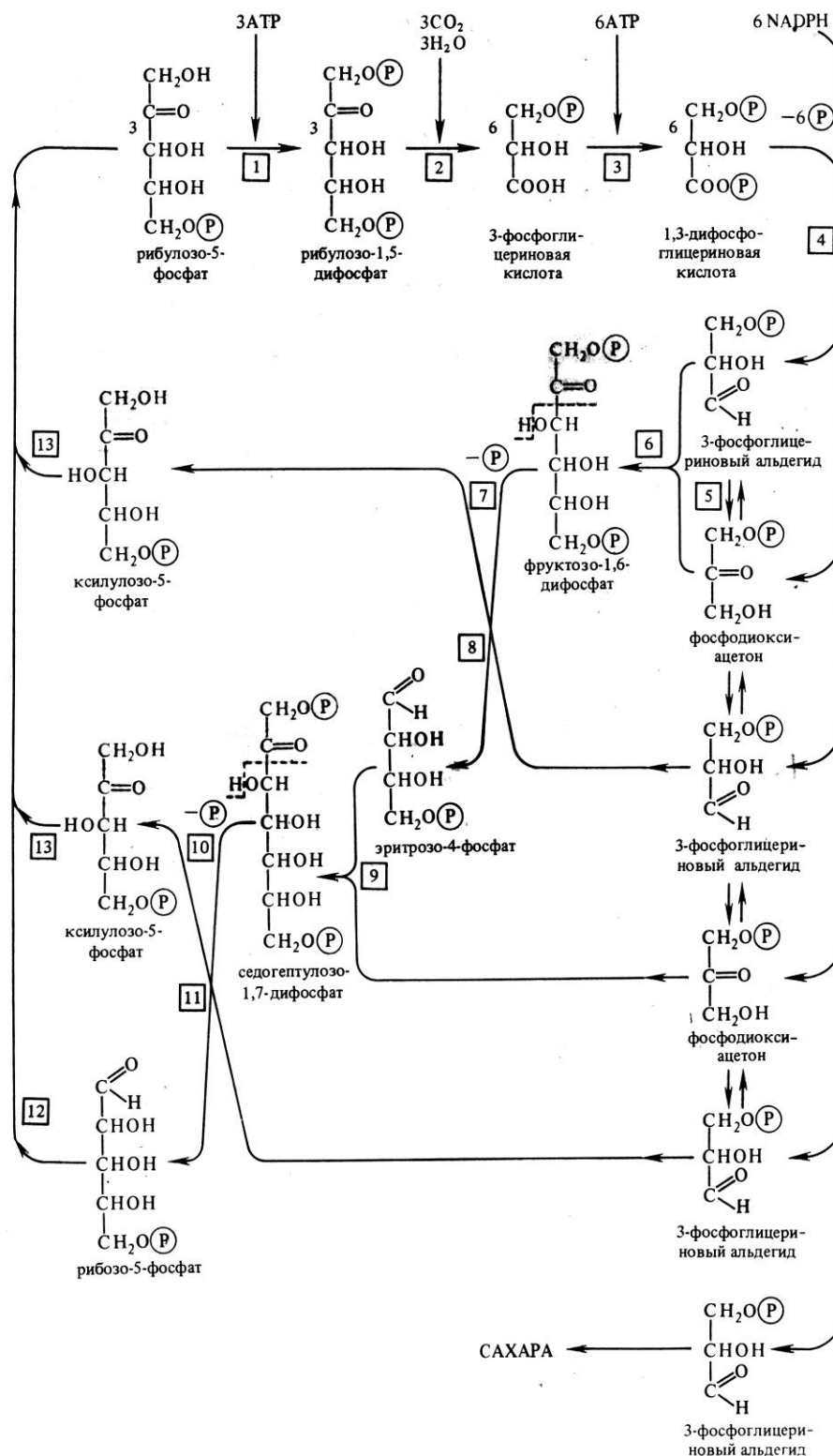


Рис. 4.8. Цикл Кальвина (C<sub>3</sub>-путь фотосинтеза).

1 – фосфорибулокиназа, 2 – рибулозодифосфаткарбоксилаза, 3 – фосфоглицераткиназа, 4 – триозофосфатдегидрогеназа, 5 – триозофосфатизомераза, 6 – альдолаза, 7 – фосфатаза, 8 – транскетолаза, 9 – альдолаза, 10 – фосфатаза, 11 – транскетолаза, 12 – рибозофосфатизомераза, 13 – фосфокетопентоэпимераза (по В. В. Полевому).

Среди продуктов фотосинтеза обнаружены аминокислоты. При недостатке НАДФН 3-ФГК превращается не в 3-ФГА, а в пировиноградную кислоту. Она, присоединяя аммиак, образует аланин. Из пировиноградной кислоты в цикле Кребса образуются органические кислоты, которые в ходе реакций аминирования и переаминирования дают аминокислоты.

#### С<sub>4</sub>-путь фотосинтеза или цикл Хэтча-Слэка

Австралийскими учеными М. Хетчем и К. Слэком был описан С<sub>4</sub>-путь фотосинтеза, характерный для тропических и субтропических растений (сахарный тростник, кукуруза и др.). Листья этих растений содержат хлоропласты двух типов: обычные в клетках мезофилла и крупные хлоропласты, не имеющие гран и фотосистемы II, в клетках обкладки, окружающих проводящие пучки.

В цитоплазме клеток мезофилла фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет СО<sub>2</sub> к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она транспортируется в хлоропласты, где восстанавливается до яблочной кислоты при участии НАДФН. В присутствии ионов аммония щавелевоуксусная кислота превращается в аспарагиновую кислоту. Яблочная и (или) аспарагиновая кислоты переходят в хлоропласты клеток обкладки, декарбоксилируются до пировиноградной кислоты и СО<sub>2</sub>. СО<sub>2</sub> включается в цикл Кальвина, а пировиноградная кислота переносится в клетки мезофилла, где превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту (рис. 4.9). Такой механизм позволяет растениям фотосинтезировать при закрытых из-за высокой температуры устьицах. Кроме того, продукты цикла Кальвина образуются в хлоропластах клеток обкладки, окружающих проводящие пучки. Это способствует быстрому оттоку фотоассимилятов и тем самым повышает интенсивность фотосинтеза.

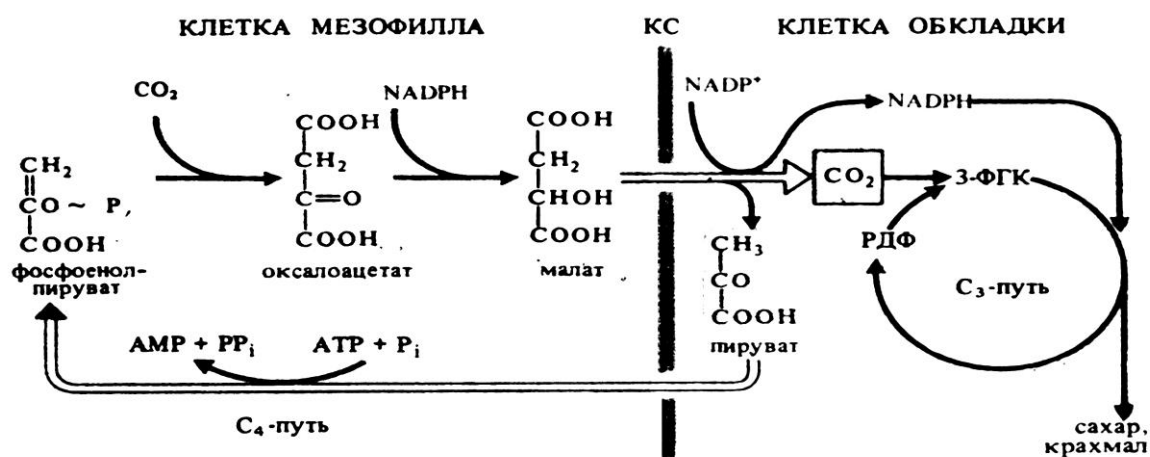


Рис. 4.9. Цикл Хэтча и Слэка (С<sub>4</sub>-путь фотосинтеза).

КС – клеточная стенка (по В. В. Полевому).

#### Фотосинтез по типу толстянковых (суккулентов)

У суккулентов (кактусов и растений сем.толстянковых (*Crassulaceae*) процессы фотосинтеза разделены не в пространстве, как у других С<sub>4</sub>-растений, а во времени. Этот тип

фотосинтеза получил название САМ (crassulacidmetabolism)-путь. Устьица днем обычно закрыты, что предотвращает потерю воды в ходе транспирации, и открыты ночью. В темноте  $\text{CO}_2$  поступает в листья, где фосфоэнолпироваткарбоксилаза присоединяет его к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она восстанавливается НАДФН-зависимой малатдегидрогеназой до яблочной кислоты, которая накапливается в вакуолях. Днем яблочная кислота переходит из вакуоли в цитоплазму, где декарбоксилируется с образованием  $\text{CO}_2$  и пировиноградной кислоты.  $\text{CO}_2$  диффундирует в хлоропласты и включается в цикл Кальвина (рис. 4.10).

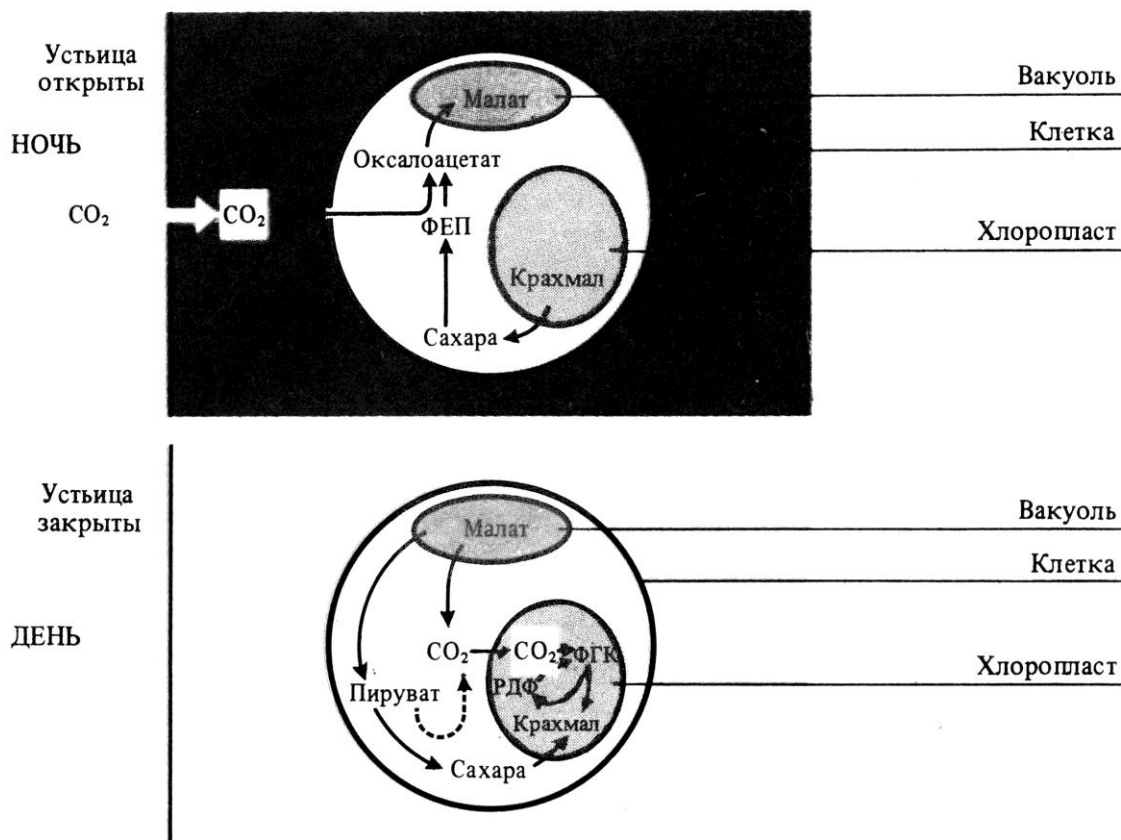


Рис. 4.10. Метаболизм органических кислот при фотосинтезе по типу толстянковых (САМ-метаболизм) (по В. В. Полевому).

#### Фотодыхание

Фотодыхание – это активируемый светом процесс выделения  $\text{CO}_2$  и поглощения  $\text{O}_2$ . Так как первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, оно еще называется гликолатным путем. Фотодыхание усиливается при низком содержании  $\text{CO}_2$  и высокой концентрации  $\text{O}_2$  в воздухе. В этих условиях рибулозодисфаткарбоксилаза хлоропластов катализирует не карбоксилирование рибулозо-1,5-дифосфата, а его расщепление на 3-фосфоглицериновую и 2-фосфогликолевую кислоты. Последняя дефосфорилируется с образованием гликолевой кислоты.

Гликолевая кислота из хлоропласта переходит в пероксисому, где окисляется гликолатоксидазой до глиоксиловой кислоты. Образующаяся при этом перекись водорода разла-

гается каталазой, присутствующей в пероксисоме. Глиоксильная кислота аминирована, превращаясь в глицин. Глицин транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина синтезируется серин и освобождается  $\text{CO}_2$ .

Серин может поступать в пероксисому и под действием аминотрансферазы передает аминогруппу на пировиноградную кислоту с образованием аланина, а сам превращается в гидроксипировиноградную кислоту. Последняя при участии НАДФН восстанавливается в глицериновую кислоту. Она переходит в хлоропласты, где включается в цикл Кальвина (рис. 4.11).

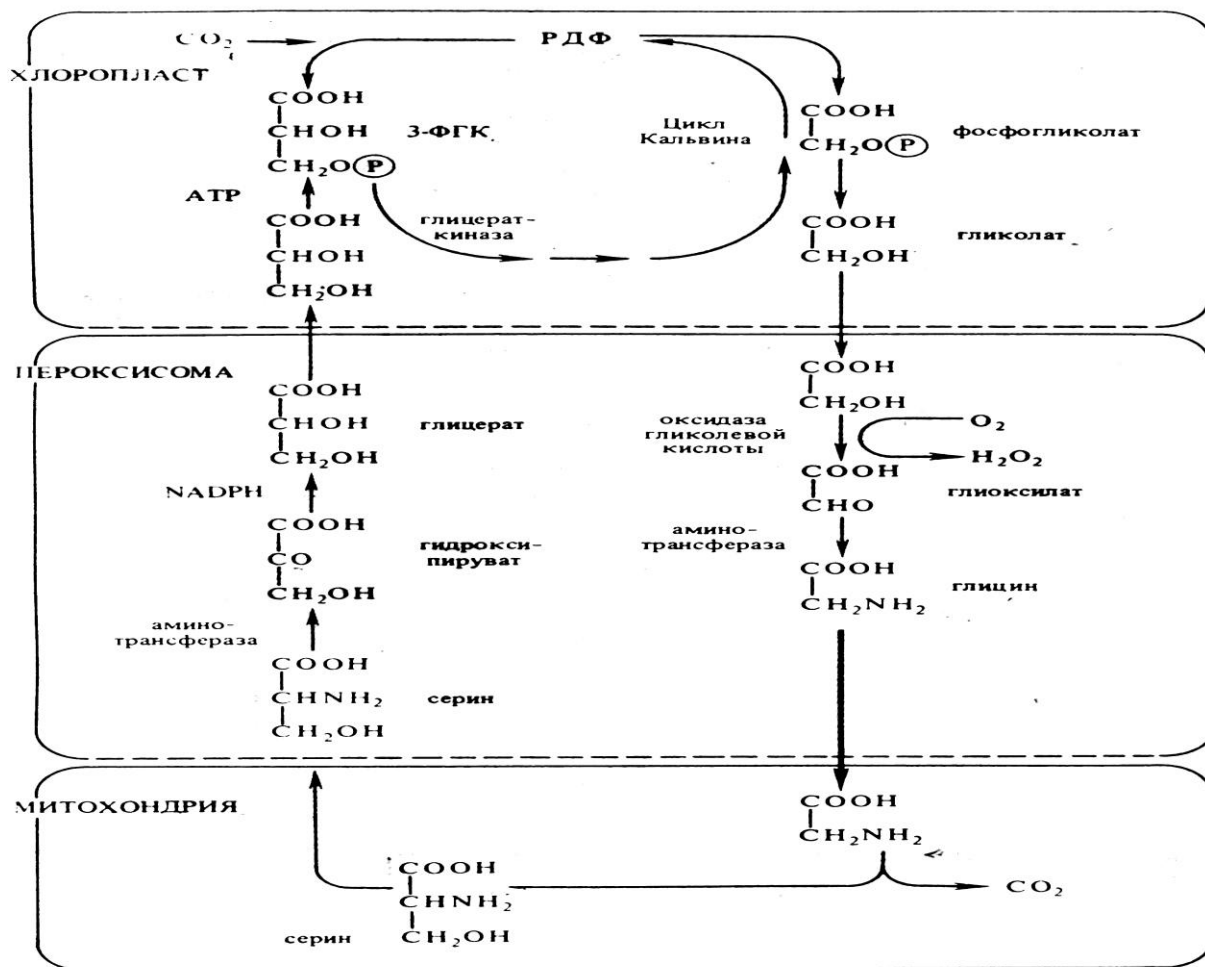


Рис. 4.11. Фотодыхание (по В. В. Полевому).

У растений  $\text{C}_4$ -типа выделяющийся при фотодыхании углекислый газ реагирует в клетках мезофилла с фосфоэнолпировиноградной кислотой с образованием щавелевоуксусной и яблочной кислот. Яблочная кислота переходит в клетки обкладки, где служит донором  $\text{CO}_2$ .

### Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез

Фотосинтез осуществляется в полуавтономных органеллах – хлоропластах. Однако он в значительной мере контролируется процессами, происходящими в растении, и факторами внешней среды.

**Отток ассимилятов.** Накопление фотоассимилятов в хлоропластах и в околопластидном пространстве приводит к ингибированию ферментов, участвующих в фотосинтезе.

**Содержание хлорофилла.** С увеличением содержания в клетке хлорофилла увеличивается интенсивность фотосинтеза.

**Возраст листа и растения.** В ходе роста листа интенсивность фотосинтеза увеличивается. После окончания роста листа она постепенно снижается. У многих однолетних растений интенсивность фотосинтеза достигает максимума в фазу бутонизации и цветения, а затем снижается.

**Свет.** Имеется нижний порог освещенности, при котором растения начинают фотосинтезировать. Затем зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности имеет логарифмический характер с последующим выходом на плато. Угол наклона кривой зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности зависит от влияния других факторов. Так, у светолюбивых растений она выходит на плато при значительно более высокой освещенности, чем у теневыносливых растений. Уровень освещения, при котором поглощение  $\text{CO}_2$  в ходе фотосинтеза равно выделению  $\text{CO}_2$  в процессе дыхания, называется компенсационным пунктом.

Важен и спектральный состав света. При освещении красным светом образуются преимущественно углеводы, синим - аминокислоты и органические кислоты.

**Температура.** При низкой освещенности фотосинтез идет с одинаковой скоростью при 15 и 25°C. Это объясняется тем, что при низкой освещенности интенсивность фотосинтеза зависит от скорости световых реакций. При высокой освещенности интенсивность фотосинтеза лимитируется скоростью темновых реакций и  $Q_{10}$  примерно равен 2. Для большинства растений  $\text{C}_3$ -типа оптимальная температура 20-25°C, для растений  $\text{C}_4$ -типа она равна 25-40°C. При температуре выше оптимальной интенсивность фотосинтеза снижается из-за инактивации хлоропластов и закрытия устьиц.

**Содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе.** Повышение содержания  $\text{CO}_2$  с 0,03 % до 0,3 % вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза. Дальнейшее возрастание концентрации  $\text{CO}_2$  до 1 % не сказывается на фотосинтезе, но более высокий уровень  $\text{CO}_2$  в воздухе приводит к депрессии фотосинтеза. Высокие концентрации  $\text{CO}_2$  особенно неблагоприятны при высокой освещенности, так как происходит ингибирование темновых реакций. Влияние содержания углекислого газа на фотосинтез зависит от вида растения.

**Снабжение водой.** При большом водном дефиците интенсивность фотосинтеза снижается из-за закрытия устьиц, что уменьшает поступление  $\text{CO}_2$  в листья, снижает транспирацию и приводит к повышению температуры листа. Кроме того, обезвоживание изменяет конформацию и, следовательно, активность ферментов.

**Содержание кислорода** в воздухе, в среднем, равно 21 %. Повышение концентрации или отсутствие кислорода для фотосинтеза неблагоприятны. Кислород снижает активность рибулозодифосфаткарбоксилазы.

**Минеральное питание.** Исключение любого элемента минерального питания отрицательно сказывается на фотосинтезе. Особенно важны такие элементы как фосфор, магний, железо, марганец, медь, калий и азот. На всех этапах фотосинтеза участвуют фосфорилированные соединения. Калий активирует процессы фосфорилирования и участвует в открывании устьиц. Магний входит в состав хлорофиллов, активирует реакции карбоксилирования и восстановления НАДФ. Железо необходимо для синтеза хлорофиллов. Марганец участвует в фоторазложении воды. Медь входит в состав пластоцианина. Азот необходим для формирования хлоропластов и образования пигментов.

## 5. БРОЖЕНИЕ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Первый этап, то есть гликолиз, одинаков при брожении и дыхании. Поворотным моментом является образование пировиноградной кислоты. Впервые Л. Пастер показал, что в присутствии кислорода брожение у дрожжей заменяется дыханием. Дело в том, что для брожения необходим НАДН, который в аэробных условиях окисляется. Это явление характерно и для высших растений и получило название эффекта Пастера.

В зависимости от конечного продукта различают разные типы брожения: спиртовое и молочнокислое. В присутствии кислорода может происходить уксуснокислое брожение.

Дыхание – это окислительный распад органических веществ при участии кислорода с образованием воды, углекислого газа и макроэргических соединений, которые используются клетками.

**Субстраты дыхания.** Дыхательный коэффициент – это объемное или молярное отношение  $\text{CO}_2$ , выделившегося в процессе дыхания, к поглощенному за это же время  $\text{O}_2$ . При нормальном доступе кислорода величина коэффициента зависит от субстрата дыхания. Если используются углеводы, то коэффициент равен 1. Если разложению подвергаются более окисленные соединения, например, органические кислоты, то поглощение кислорода уменьшается и коэффициент становится больше 1. Так, при использовании яблочной кислоты он равен 1,33. При окислении более восстановленных соединений (жиры, белки) требуется больше кислорода и коэффициент становится меньше 1. Например, при использовании жиров коэффициент равен 0,7.

При недостатке углеводов используются другие субстраты. Особенно это проявляется при прорастании семян, в которых запасными питательными веществами являются белки и жиры. Белки предварительно расщепляются до аминокислот. Затем аминокислоты окисляются до ацетилкоэнзима А и кетокислот, которые участвуют в цикле Кребса. Жиры

гидролизуются липазой до глицерина и жирных кислот. Глицерин фосфорилируется и затем окисляется до 3-фосфоглицеринового альдегида, который включается в обмен углеводов. Жирные кислоты окисляются с образованием ацетилкоэнзима А.

Окисление дыхательных субстратов в ходе дыхания осуществляется с участием ферментов. Они называются оксиредуктазами, так как окисление одного вещества (донора электронов и протонов) сопряжено с восстановлением другого вещества (акцептора). Различают следующие группы ферментов.

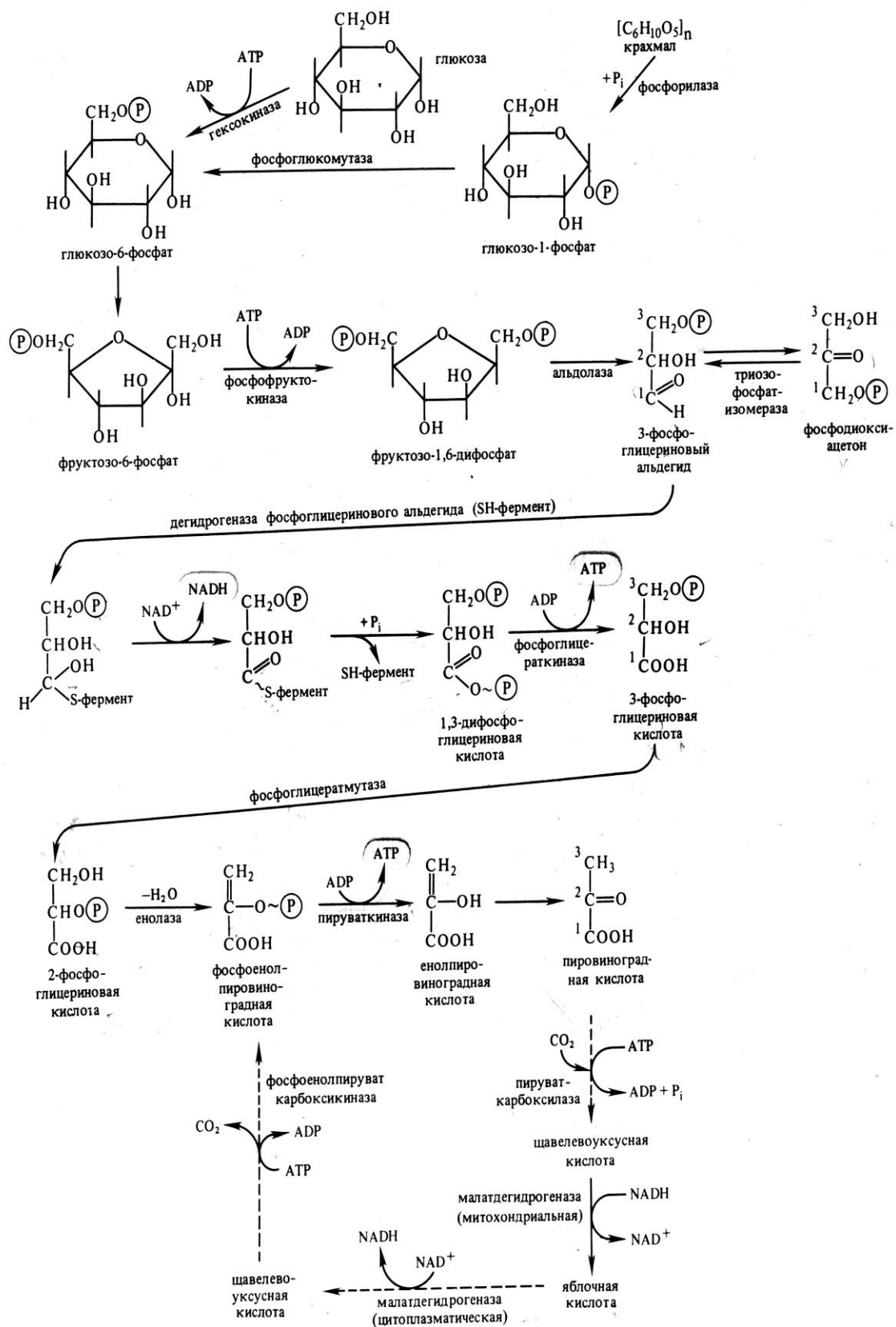
***Анаэробные или пиридиновые дегидрогеназы.*** Это двухкомпонентные ферменты, коферментом которых является НАД или НАДФ. Они передают электроны различным акцепторам, но не кислороду и отнимают два протона от субстрата. Один протон присоединяется к коферменту, а другой выделяется в среду. В зависимости от белковой части различают более 150 ферментов.

***Аэробные или флавиновые дегидрогеназы.*** Они катализируют отнятие двух протонов от субстратов и передают электроны от анаэробных дегидрогеназ разным акцепторам (хиноны, цитохромы), в том числе и кислороду. Простетической группой служат производные витамина В<sub>2</sub> – флавинадениндинуклеотид и флавинмонопнуклеотид.

***Оксидазы.*** Эти ферменты передают электроны от субстрата только на кислород. При этом образуются вода (переносится на О<sub>2</sub> 4 электрона), перекись водорода (Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub>) или супероксидный анион кислорода (О<sub>2</sub><sup>-</sup>). Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub> и О<sub>2</sub><sup>-</sup> весьма токсичны и поэтому быстро превращаются в воду и кислород под действием каталазы и супероксиддисмутазы, соответственно.

***Оксигеназы.*** Они активируют кислород и катализируют его присоединение к различным органическим соединениям (аминокислоты, фенолы, ненасыщенные жирные кислоты, ксенобиотики – чужеродные токсичные вещества).

**Гликолиз.** Реакции гликолиза идут в цитозоле и в хлоропластах. В результате гликолиза из одной молекулы глюкозы образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты и 4 молекулы АТФ (рис. 6.1). Поскольку макроэргическая связь формируется прямо на окисляемом субстрате, такой процесс образования АТФ получил название субстратного фосфорилирования. Две молекулы АТФ покрывают расход на первоначальное активирование субстрата за счет фосфорилирования. Следовательно, накапливаются 2 молекулы АТФ. Кроме того, в ходе гликолиза восстанавливаются 2 молекулы НАД до НАДН, окисление которых в электронтранспортной цепи митохондрий приводит к синтезу 6 молекул АТФ. Итого образуются 8 молекул АТФ. Образовавшиеся 2 молекулы пировиноградной кислоты вступают в аэробную фазу дыхания.



ди- и трикарбоновых кислот или цикла Кребса в честь английского биохимика Г. Кребса, описавшего этот путь (рис 5.2.). В этом цикле окисляется не сама пировиноградная кислота, а ее производное – ацетилкоэнзим А. Он образуется в результате окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты. Процесс этот состоит из ряда реакций и катализируется сложной мультиферментной системой, состоящей из трех ферментов и пяти коферментов, и названной пируваткарбоксилазой.

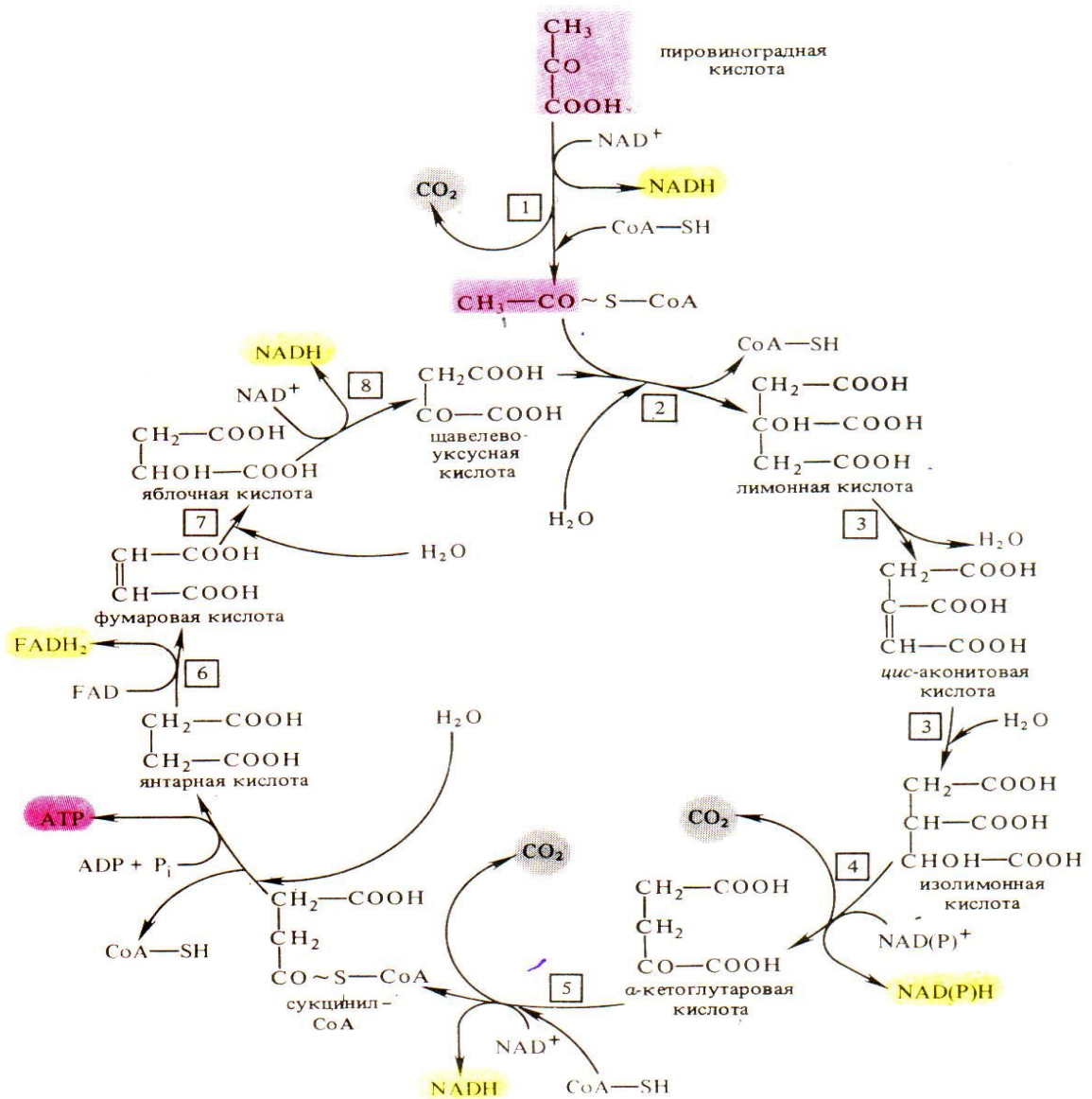


Рис. 5.2. Цикл Кребса (цикл ди- и трикарбоновых кислот).

1 – мультиэнзимный комплекс окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты, 2 – цитратсинтаза, 3 – аконитатгидратаза, 4 – изоцитратдегидрогеназа, 5 – мультиэнзимный комплекс окислительного декарбоксилирования  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты, 6 – сукцинатдегидрогеназа, 7 – фумаратгидратаза, 8 – малатдегидрогеназа (по В. В. Полевому).

При окислении одной молекулы пировиноградной кислоты образуется 3 молекулы НАДН, 1 молекула НАДФН и 1 молекула ФАДН<sub>2</sub>, при окислении которых в дыхательной

электронтранспортной цепи синтезируется 14 молекул АТФ. Кроме того, 1 молекула АТФ образуется в результате субстратного фосфорилирования.

### Глиоксилатный цикл

Он является модификацией цикла Кребса и локализован не в митохондриях, а в глиоксисомах. В этих органеллах образуется изолимонная кислота, как и в цикле Кребса. Затем она под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксилую и янтарную кислоты. Глиоксилловая кислота реагирует со второй молекулой ацетилкоэнзима А с образованием яблочной кислоты, которая затем окисляется до щавелевоуксусной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и превращается в щавелевоуксусную кислоту (рис. 6.3).

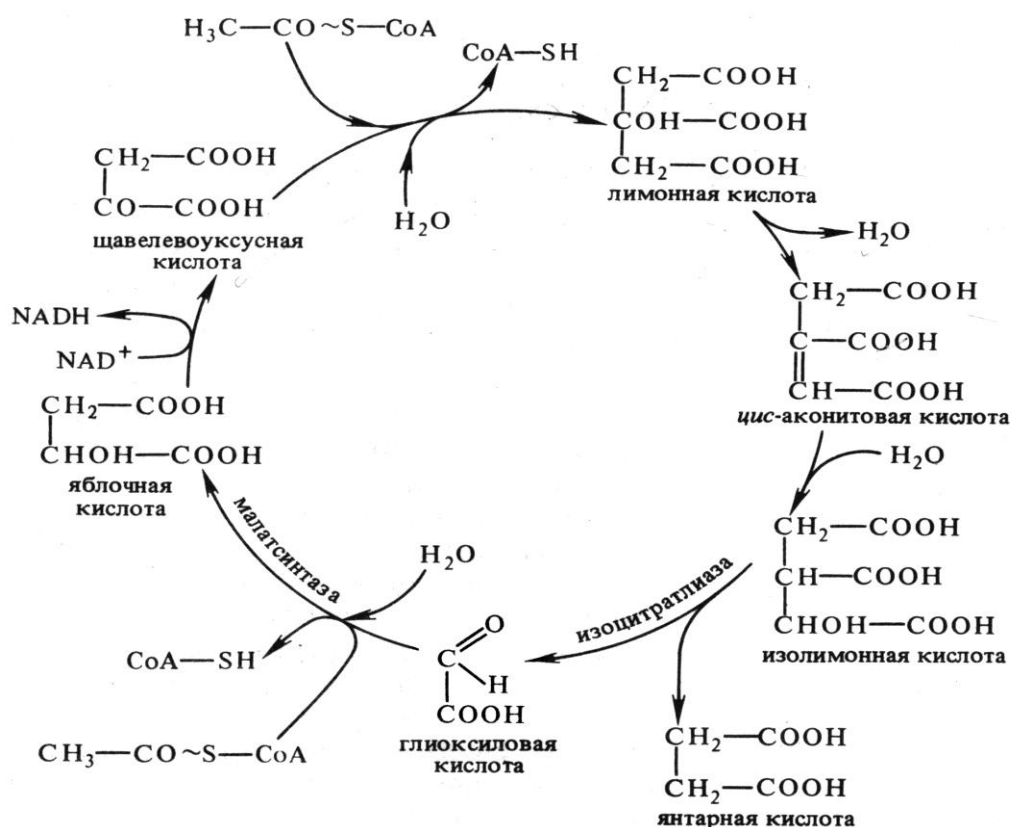


Рис. 5.3. Схема глиоксилатного цикла (по В. В. Полевому).

В ходе глиоксилатного цикла утилизируются две молекулы ацетилкоэнзима А, образовавшегося при распаде запасных жиров, и образуется одна молекула НАДН.

### Апотомический путь

Апотомический путь катаболизма гексоз (пентозофосфатный путь окисления глюкозы, гексозомонофосфатный цикл, пентозный шунт) происходит в цитоплазме и при отсутствии света в хлоропластах. Глюкоза фосфорилируется при участии гексокиназы до глюкозо-6-фосфата. Он окисляется глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой. При этом образуются восстановленный НАДФН и лактон фосфоглюконовой кислоты. Лактон произвольно или при участии глюконолактозы гидролизует до 6-фосфоглюконовой кислоты. Она под действием фосфоглюконатдегидрогеназы с коферментом НАДФ декарбоксилируется с образованием восстановленного НАДФН и пятиуглеродного сахара рибулозо-5-фосфата. Отсюда

и название апотомический путь (апотомия – усеменение). Последующие реакции представляют цикл регенерации исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Для прохождения полного цикла необходимы три молекулы глюкозо-6-фосфата. Как видно из рис. 6.4, из 6 молекул глюкозо-6-фосфата образуются 6 молекул  $\text{CO}_2$  и 6 молекул рибулозо-5-фосфата, из которых восстанавливается 5 молекул глюкозо-6-фосфата. При этом также образуется 12 молекул НАДФН, которые при окислении в дыхательной электронтранспортной цепи могут дать 36 молекул АТФ, что не уступает энергетическому выходу гликолитического пути. Продукты апотомического пути также участвуют в обмене веществ.

**Прямое окисление сахаров.** Некоторые бактерии, грибы и морские водоросли способны окислять нефосфорилированную глюкозу. Сначала  $\alpha$ -глюкоза превращается в  $\beta$ -форму при участии мутаротазы. Затем флавинзависимая глюкооксидаза отнимает 2 атома водорода от группировки  $\text{СНОН}$  1-го атома углерода глюкозы и переносит их на молекулярный кислород, образуя перекись водорода. Она разлагается каталазой и пероксидазой. Глюкоза при этом превращается в лактон глюконовой кислоты, который неферментативно гидратируется с образованием глюконовой кислоты. Глюконовая кислота после фосфорилирования распадается на пировиноградную кислоту и 3-фосфоглицериновый альдегид.

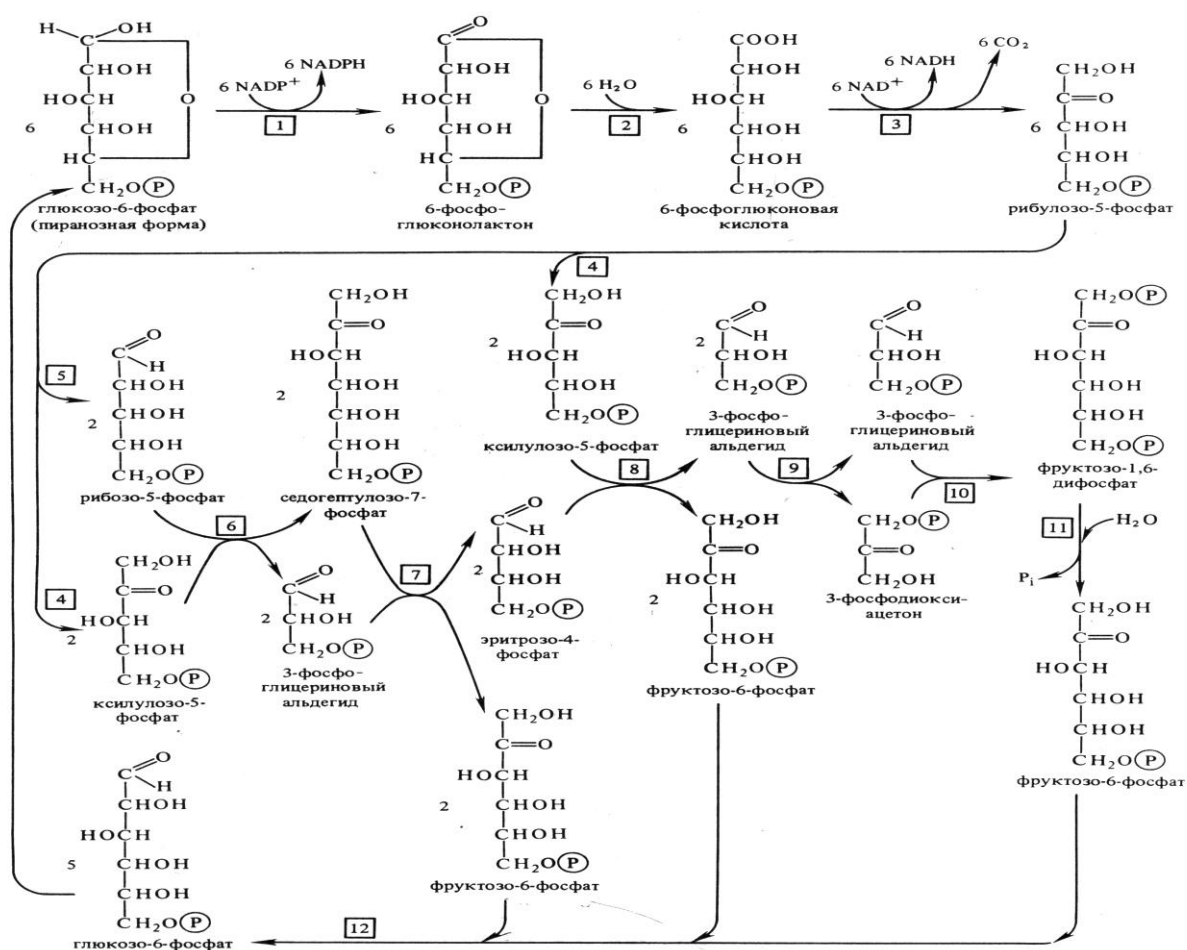


Рис. 5.4. Пентозофосфатный цикл.

1 – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 2 – глюконолактоназа, 3 – фосфоглюканатдегидрогеназа (декарбоксилирующая), 4 – фосфопентоэпимераза, 5 – фосфопентоизомераза, 6 – транскетолаза, 7 – трансальдолаза, 8 – транскетолаза, 9 – триозофосфатизомераза, 10 – альдолаза, 11 – фосфатаза, 12 – гексозофосфатизомераза (по В. В. Полевому).

**Дыхательная электронтранспортная цепи окислительное фосфорилирование.** Дыхательная электронтранспортная цепь состоит из переносчиков электронов, которые передают электроны от субстратов на кислород. Расположение переносчиков определяется величиной их окислительно-восстановительного потенциала. Цепь начинается с НАДН, имеющего потенциал  $-0,32$  В, и кончается кислородом с потенциалом  $+0,82$  В. Переносчики расположены по обеим сторонам внутренней мембраны митохондрий и пересекают ее. На внутренней стороне мембраны, расположенной к матриксу митохондрии, два протона и два электрона от НАДН переходят на флавинмоноклеотид и железосерные белки. Флавинмоноклеотид, получив протоны, восстанавливается и переносит их на внешнюю сторону мембраны, где отдает протоны в межмембранное пространство. Железосерные белки, находящиеся внутри мембраны, передают электроны от НАДН окисленному убихинону Q. Он, присоединив еще два протона, диффундирует в мембране к цитохромам. Цитохром  $b_{560}$  отдает два электрона убихинону, который, присоединив еще два протона из матрикса, передает два электрона цитохрому  $b_{556}$  и два электрона цитохрому  $c_1$ , а протоны выходят в межмембранное пространство. На наружной стороне мембраны цитохром  $c$ , получив два электрона от цитохрома  $c_1$ , передает их цитохрому  $a$ , который переносит их через мембрану на цитохром  $a_3$ . Цитохром  $a_3$ , связывая кислород, отдает ему электроны. Кислород присоединяет два протона с образованием воды (рис. 5.5).

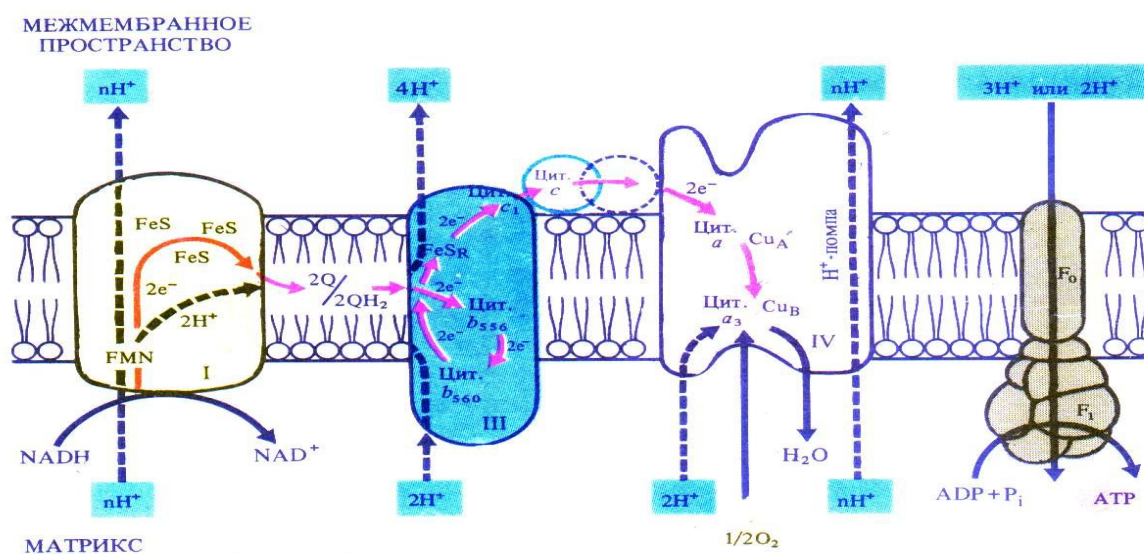


Рис. 5.5. Локализация электрон- и протонтранспортных реакций во внутренней мембране митохондрий (по В. В. Полевому).

Таким образом, транспорт электронов в дыхательной электронтранспортной цепи сопровождается трансмембранным переносом протонов. Возникающая разность потенциалов по обеим сторонам внутренней мемbrane митохондрий используется для синтеза АТФ (окислительное фосфорилирование), как это было показано в разделе 5.2.2. В результате прохождения двух электронов по цепи образуется 3 молекулы АТФ.

#### **Влияние внешних и внутренних факторов на дыхание.**

**Температура.** Дыхание у некоторых растений идет и при температуре ниже 0°C. Так, хвоя ели дышит при -25°C. Интенсивность дыхания, как всякой ферментативной реакции, возрастает при повышении температуры до определенного предела (35-40°C).

**Кислород** необходим для осуществления дыхания, так как он является конечным акцептором электронов в дыхательной электронтранспортной цепи. Увеличение содержания кислорода в воздухе до 8-10 % сопровождается повышением интенсивности дыхания. Дальнейшее увеличение концентрации кислорода существенно не влияет на дыхание. Однако в атмосфере чистого кислорода дыхание растений снижается, а при длительном его действии растение погибает. Гибель растения обусловлена усилением в клетках свободно-радикальных реакций и повреждением мембран вследствие окисления их липидов.

**Углекислый газ** является конечным продуктом дыхания. При высокой концентрации газа дыхание растений снижается по следующим причинам: 1) ингибируются дыхательные ферменты, 2) закрываются устьица, что препятствует доступу кислорода к клеткам.

**Содержание воды.** Водный дефицит растущих тканей увеличивает интенсивность дыхания из-за активации распада сложных углеводов (например, крахмала) на более простые, которые являются субстратом дыхания. Однако при этом нарушается сопряжение окисления и фосфорилирования. Дыхание в этом случае представляет бесполезную трату вещества. Иная закономерность характерна для органов, находящихся в состоянии покоя. Повышение содержания воды в семенах приводит к резкому увеличению интенсивности дыхания.

**Свет.** Трудно выявить влияние света на дыхание зеленых растений, так как одновременно с дыханием осуществляется противоположный процесс – фотосинтез. Освещенность, при которой интенсивность фотосинтеза равна интенсивности дыхания по уровню поглощенного и выделенного углекислого газа, называют компенсационным пунктом. Дыхание незеленых тканей активируется светом коротковолновой части спектра, так как максимумы поглощения флавинов и цитохромов расположены в области 380-600 нм.

**Минеральные вещества.** Такие элементы как фосфор, сера, железо, медь, марганец необходимы для дыхания, являясь составной частью ферментов или как фосфор промежуточным продуктом. При повышении концентрации солей в питательном растворе, на котором выращивают проростки, их дыхание активируется (эффект «солевого дыхания»).

**Механическое повреждение** усиливает дыхание из-за быстрого окисления фенольных и других соединений, которые выходят из поврежденных вакуолей и становятся доступными для оксидаз.

**Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе.** У светолюбивых растений более высокая интенсивность дыхания по сравнению с теневыносливыми. Растения северных широт дышат более интенсивно, чем южные, особенно при пониженной температуре. Наиболее высока интенсивность дыхания у молодых активно растущих тканей и органов. После окончания роста дыхание листьев снижается до уровня, равного половине максимального и затем долго не меняется. При пожелтении листьев и в период, предшествующий полному созреванию плодов, у этих органов наблюдается активация синтеза этилена с последующим кратковременным усилением дыхания, которое называют климактерическим подъемом дыхания. Этилен увеличивает проницаемость мембран и гидролиз белков, что приводит к повышению содержания субстратов дыхания. Однако это дыхание не сопровождается образованием АТФ.

**Взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена.** Для дыхания нужны в качестве субстратов углеводы, которые образуются в ходе фотосинтеза. Многие промежуточные продукты дыхания необходимы для биосинтеза важнейших соединений. Триозофосфат, превращаясь в глицерин, может использоваться при синтезе жиров. Пировиноградная, кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислоты путем аминирования превращаются в аланин, глутаминовую и аспарагиновую аминокислоты. Они используются при синтезе белков. Янтарная кислота дает основу для формирования порфиринового ядра хлорофилла. Ацетилкоэнзим А является исходным материалом для образования жирных кислот. Пентозы, образующиеся в ходе апопомического пути окисления, входят в состав нуклеотидов, нуклеиновых кислот, никотинамидных и флавиновых коферментов. Эритрозо-4-фосфат, реагируя с фосфоэнолпировиноградной кислотой, образует шикимовую кислоту, которая необходима для образования ароматических аминокислот, например, триптофана. Триптофан участвует в синтезе белков и является предшественником фитогормона 3-индолилуксусной кислоты.

## **6 ГЕТЕРОТРОФНЫЙ СПОСОБ ПИТАНИЯ У РАСТЕНИЙ**

Автотрофные организмы самостоятельно синтезируют органическое вещество из неорганического, гетеротрофные – питаются готовым органическим веществом. Среди растений имеются гетеротрофы – паразиты и насекомоядные растения. В жизни растения-автотрофа есть периоды, когда оно питается за счет запасенных ранее органических соединений: прорастание семян, клубней, рост побегов из корневищ.

Органическая пища переводится в легкоусвояемые соединения в ходе пищеварения. Различают три типа пищеварения: внутриклеточное, мембранное и внеклеточное. Внутриклеточное – происходит в цитоплазме, вакуолях, пластидах, сферосомах. Мембранное – осуществляется ферментами, расположенными в клеточных мембранах. Внеклеточное – происходит при выделении наружу гидролитических ферментов.

Паразиты – это растения, которые либо полностью (заразиха) либо в значительной мере (повилика) потеряли способность к фотосинтезу.

Одно из таких растений - **омела**. Для обеспечения своего существования омела пускает в глубь древесных тканей растения-хозяина, на котором она обосновалась, особые присоски.



Рис. 6.1. Куст омелы (*Viscum*) на груше (на разрезе ветви груши видны гребневидные присоски омелы)

Почти все виды омелы, паразитирующие на разных деревьях, имеют между собой много общего. Это небольшой густой кустик с короткими вильчатыми веточками и торчащими в разные стороны кожистыми листьями. В развилке веточек располагаются желто-зеленые цветки, на месте которых осенью созревают яркие липкие ягоды. У разных видов они разного цвета. Благодаря липким ягодам омела и попадает на другие деревья. А помогают ей в этом птицы. Они едят плоды, а семена выходят из кишечника птиц переваренными. Помет попадает на ветку дерева, и семечко вместе с ним присыхает к ней. Со временем семечко прорастает, и на ветке появляется новый кустик омелы. Один и тот же вид омелы может поселяться на различных деревьях, но существуют подвиды, приспособленные только к хвойным или только к лиственным породам. Стоит ростку сосновой оме-

лы начать свою разрушительную деятельность на груше, как ткани груши мертвеют и омела погибает. Но если на грушу попали семена грушевой омелы, то они приживутся. Живет омела на груше от двадцати до пятидесяти лет, иногда в конце концов груша гибнет, но далеко не всегда.

Омела, как уже говорилось, относится к полупаразитам, так как имеет хлорофилл и сама способна к фотосинтезу. Таким образом, она хотя бы некоторую часть пищи добывает себе самостоятельно. Но есть среди цветковых растений и настоящие паразиты, у которых нет ни хлорофилла, ни настоящих корней. Длинные, гибкие, выющиеся стебли некоторых из них, например, **повилики**, обвивают хозяина и внедряются в его стебель. При этом они плотно сплетаются вокруг растения, часто буквально иссушая его.



Рис. 6.2. Повилика льняная (*Cuscuta epilinum*) лишена нормальных корней и листьев, ее стебли обвиваются вокруг растений-хозяев и прикрепляются к ним гаусториями.

В европейской части России, а особенно в пустынях, встречается еще один паразит - **заразиха**. Пустынные виды заразихи паразитируют на корнях **саксаула**, вытягивая из его корней не только воду и минеральные соли, но и органические вещества. Оказавшись рядом с корнями будущего хозяина, миниатюрные семена заразихи прорастают и внедряются в них. Заразиха растет быстро, вытягиваясь над поверхностью почвы в виде жирных соцветий. Паразитирует заразиха (другие виды) и на сельскохозяйственных культурах - клевере, люцерне и многих других.



Рис. 6.3.Заразиха(*Orobanchе*).

Семена заразихи прорастают под влиянием корневых выделения растения-хозяина. Проростки заразихи растут по направлению к корню растения-хозяина и верхушка зародышевого корня заразихи внедряется в него, преобразуясь в гаусторию (присоску) и выделяя ферменты, растворяющие клеточные стенки. Заразиха получает от растения-хозяина все необходимые вещества. Повилика – вьющееся растение, у которого корневой конец засыхает, а стебель обвивается вокруг стебля растения-хозяина и присасывается к нему с помощью гаусторий в форме дисков, прилегающих к коре растения. Группа клеток из центральной части диска, прорастая, достигает проводящей системы хозяина, откуда повилика получает воду и питательные вещества.

Сейчас известно более 400 видов покрытосеменных растений, которые ловят мелких насекомых и используют их как дополнительный источник питания. На территории СНГ 18 видов из 4 родов, относящихся к 2 семействам: росянковые и пузырчатковые. Считается, что истинные насекомоядные растения эволюционировали независимо друг от друга в пяти различных группах цветковых растений.

Это преимущественно многолетние травянистые растения. Обитают на заболоченных лугах и болотах, в воде пресных водоёмов, т. е. на субстратах, используя животных как дополнительный источник фосфора, калия и др. Насекомых улавливают ими при помощи метаморфизованных листьев - ловчих органов. Привлекают насекомых окраской, запахом или сладкими выделениями. На поверхности листьев имеются желёзы, выделяющие пищеварительные ферменты: пепсин и органические кислоты (муравьиную, бензойную и др.), которые переваривают пойманную жертву, расщепляя животные белки. Образующиеся в результате такого внеклеточного пищеварения продукты, в основном аминокислоты, всасываются и усваиваются. Корневая система у наземных насекомоядных растений развита слабо, у водных обычно редуцирована. Однако все подобные растения могут существовать за счёт веществ, впитываемых из почвы или воды. Дополнительное питание животной пищей ускоряет развитие растений, способствует их переходу к цветению и плодоношению.

Насекомоядные растения встречаются во всех экосистемах, где могут произрастать цветковые растения – от Арктики до тропиков и от уровня моря до альпийского пояса гор. Они известны на всех обитаемых континентах, с преимущественным распространением в областях с теплым, умеренным и тропическим климатом. Растения используют четыре основных типов ловушек для ловли добычи:

- \* ловчие листья в форме кувшинов;

- \* листья, которые смыкаются в виде капканов;

- \* липкие ловушки;\*

- засасывающие ловушки;



Рис. 6.4....Непентесили кувшиночник (лат.*Nepenthes*).

Растения с ловушками-западнями. Саррацениевые из-за своих относительно крупных размеров и широкого распространения относятся к самым известным насекомоядным растениям. В США произрастают 10 их видов из двух родов. У гелиамфор цветки мелкие в соцветиях, а у остальных представителей семейства обычно крупные, одиночные, верхушечные с расширенными столбиками. Хорошо известны также непентесы из тропиков Восточного полушария, поскольку многих из них разводят из-за их необычного облика. У видов этого рода цветки мелкие, собранные в верхушечные кисти. Австралийский цефалотус крайне редок, но тоже встречается в оранжереях. Соцветиями мелких цветков он напоминает камнеломки, к которым таксономически очень близок.



Рис. 6.5.Росьянка.

Растения с ловушками-липучками. Этими приспособлениями пользуются библисы, росolist, росянки и жирянки. Их листья покрыты огромным количеством тонких волосков, на вершине которых находятся крошечные железы, выделяющие липкий секрет, способный удерживать мелких насекомых. Капельки этой жидкости блестят, как капли росы, привлекая добычу (отсюда названия – росянка и росolist). Более короткие железистые волоски у основания ловчих структур выделяют пищеварительный сок.

Растения с механическими капканами. Одни из самых сложных ловушек для насекомых известны у венериной мухоловки и альдрованды из семейства росянковых. Работают они по одному принципу, хотя первый вид – наземное растение, а второй – подводное. Несмотря на свой крайне ограниченный ареал, венерина мухоловка известна гораздо лучше, поскольку ее часто выращивают в оранжереях как ботанический курьез.



Рис. 6.6. Венерина мухоловка.

Самые сложные по устройству, хотя и самые мелкие по размеру, ловчие приспособления этого типа – у пузырчаток из того же, что и жирянки, семейства, наиболее эволюционно продвинутой группы насекомоядных растений. Цветки пузырчаток двугубые, часто броские. Самые распространенные виды – подводные растения без корней с тонко рассеченными листьями, несущими множество мелких ловчих пузырьков. Они редко пре-

вышают в диаметре 2 мм, овальные и снабжены круглым отверстием, которое закрыто клапаном, окруженным чувствительными щетинками. Система действует следующим образом. Внутренняя выстилка пузыревидного капкана покрыта волосками, непрерывно поглощающими находящуюся внутри него жидкость. В результате в его полости создается отрицательное давление. Когда мелкое животное прикасается к чувствительным щетинкам, клапан открывается и внутрь пузырька устремляется вода, увлекающая туда же жертву. Затем клапан возвращается в исходное положение, не позволяя добыче уйти. В конечном итоге жертва переваривается, и питательные вещества всасываются выстилающими ловушку тканями.

В зрелых зерновках злаков зародыш непосредственно не контактирует с тканями эндосперма, содержащими запасные питательные вещества. Для переваривания и поглощения запасных веществ служит видоизмененная семядоля – щиток. В эпителиальных клетках щитка действует протонная помпа, выделяющая в эндосперм протоны. Также из щитка в эндосперм транспортируются органические кислоты и кислые гидролазы: амилаза, протеаза, глюканаза и другие. На третьи сутки прорастания семян начинает функционировать слой живых клеток в эндосперме – периферический алевроновый слой. Эти клетки также выделяют в эндосперм органические кислоты и кислые гидролазы. В результате запасные вещества эндосперма растворяются и всасываются щитком, а затем попадают в проводящие пучки.

## 7. ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ ПО РАСТЕНИЮ

Различают ближний и дальний транспорт веществ по растению. Ближний транспорт – это передвижение ионов, метаболитов и воды между клетками по симпласту и апопласту. Дальний транспорт – передвижение веществ между органами в растении по проводящим пучкам и включает транспорт воды и ионов по ксилеме (восходящий ток от корней к органам побега) и транспорт метаболитов по флоэме (нисходящий и восходящий потоки от листьев к зонам потребления веществ или отложения их в запас).

Загрузка сосудов ксилемы наиболее интенсивно происходит в зоне корневых волосков. В паренхимных клетках проводящего пучка, примыкающих к трахеидам или сосудам, функционируют насосы, выделяющие ионы, которые через поры в стенках сосудов попадают в их полости. В сосудах результате накопления ионов увеличивается сосущая сила, которая притягивает воду. В сосудах развивается гидростатическое давление и происходит подача жидкости в надземные органы.

Разгрузка ксилемы, то есть выход воды и ионов через поры сосудов ксилемы в клеточные стенки и в цитоплазму клеток мезофилла листа или клеток обкладки, обусловлена гидростатическим давлением в сосудах, работой насосов в плазмалемме клеток и влиянием транспирации, повышающей сосущую силу клеток листа.

Ассимиляты из клеток листьев поступают во флоэму, состоящую из нескольких типов клеток. В ситовидных трубках флоэмы плазмалемма окружает протопласт, содержащий небольшое число митохондрий и пластид, а также агранулярный эндоплазматический ретикулум. Тонoplast разрушен. Зрелая ситовидная трубка лишена ядра. Поперечные клеточные стенки – ситовидные пластинки – имеют перфорации, выстланные плазмалеммой и заполненные полисахаридом каллозой и фибриллами актиноподобного Ф-белка, которые ориентированы продольно. Ситовидные трубки связаны с клетками-спутниками плазмодесмами. Клетки-спутники (сопровождающие клетки) – это небольшие вытянутые вдоль ситовидных клеток паренхимные клетки с крупными ядрами, цитоплазмой, с большим количеством рибосом, других органелл и, особенно, митохондрий. Число плазмодесм в этих клетках в 3-10 раз больше, чем в стенках соседних мезофильных клеток. В клеточных стенках клеток-спутников много инвагинаций, выстланных плазмалеммой, что значительно увеличивает ее поверхность. Самые мелкие проводящие пучки включают один-два ксилемных сосуда и одну ситовидную трубку с сопровождающей клеткой. У многих  $C_4$ -растений проводящие элементы листа окружены плотно сомкнутыми клетками обкладки, отделяющими пучки от мезофилла и от межклетников. Проводящая система листа представлена проводящими пучками, которые объединены в жилки разных размеров. Жилки расположены по листу так, чтобы обеспечить равномерный сбор ассимилятов по всей площади листа. Транспорт ассимилятов в листе строго ориентирован: ассимиляты пере-

двигаются из каждой микрозоны клеток мезофилла радиусом 70-130 мкм в сторону ближайшего к ней малого пучка и далее по клеткам флоэмы в более крупную жилку.

Основной транспортной формой ассимилятов у большинства растений является сахароза (до 85 % от общего сухого вещества). Активность инвертазы – фермента, расщепляющего сахарозу на глюкозу и фруктозу – в проводящих тканях очень низка. Также транспортируются олигосахара, азотистые вещества, органические кислоты, витамины, гормоны. Неорганические соли составляют 1-3 % от общего количества веществ сока, особенно много ионов калия.

В клетках мезофилла осмотическое давление ниже, чем в тонких проводящих пучках. По мере продвижения от тонких пучков к средней жилке содержание сахаров возрастает. Поэтому загрузка проводящей системы ассимилятами идет против градиента концентрации с затратой энергии. Источником АТФ служат клетки-спутники. В плазмалемме клеток-спутников функционирует протонная помпа, выводящая наружу протоны. Она активируется ауксином и блокируется абсцизовой кислотой. Закисление апопласта в результате работы этой помпы способствует отдаче ионов калия и сахарозы клетками листа и поступлению их в клетки флоэмных окончаний. Трансмембранный перенос протонов происходит по концентрационному градиенту, а сахарозы – против градиента с помощью белков-переносчиков. Поступившие в клетки протоны вновь выкачиваются протонной помпой, работа которой сопряжена с поглощением ионов калия. Сахароза и ионы калия по плазмодесмам переносятся в полости ситовидных трубок.

В 1926 г. Э. Мюнх предложил гипотезу тока ассимилятов по ситовидным элементам флоэмы под давлением. Согласно этой гипотезе между фотосинтезирующими клетками листа, где накапливается сахароза, и тканями, использующими ассимиляты, создается осмотический градиент и возникает ток жидкости во флоэме от донора к акцептору. Предполагается также, что движущей силой перемещения жидкости из одной ситовидной трубки в другую через поры в ситовидной пластинке может быть транспорт ионов калия. Ионы калия активно входят в ситовидную трубку выше ситовидной пластинки, проникают через нее в нижележащую ситовидную трубку и пассивно выходят из нее в апопласт. В результате на ситовидных пластинках возникает электрический потенциал, способствующий транспорту веществ. Кроме того, фибриллы актиноподобного Ф-белка в порах ситовидных пластинок обладают сократительными свойствами и периодическими сокращениями способствуют передвижению жидкости по флоэме.

Разгрузка флоэмы происходит из-за высокого гидростатического давления в ситовидных трубках и аттрагирующей (притягивающей) способности органа-акцептора. Его аттрагирующая способность зависит от интенсивности роста органа, в ходе которого используются транспортируемые ассимиляты и тем самым снижается их концентрация в

клетке. Следовательно, возникает градиент концентрации между элементом проводящей системы и клеткой акцептора. Интенсивность роста контролируется балансом регуляторов роста. В плазмалемме клеток акцептора функционирует протонная помпа, которая воздействует на ситовидные трубки и клетки-спутники, закисляя апопласт и тем самым способствует отдаче ими ионов калия и сахарозы в клеточные стенки. Затем сахароза поглощается клетками акцептора с участием мембранных переносчиков в симпорте с протонами, а ионы калия – по электрическому градиенту.

## 8. ВЫДЕЛЕНИЕ ВЕЩЕСТВ

Процессы выделения веществ выполняют разнообразные функции. Например, от повреждений и микроорганизмов клетки защищают клеточные стенки, которые образуются из выделяемых полисахаридов и других веществ, слизистые полисахаридные чехлы на поверхности корневых волосков, восковые выделения на поверхности листьев, летучие фитонциды. Выделение нектаров способствует опылению растений насекомыми и ловле добычи насекомоядными растениями.

Выделение веществ может быть пассивным и активным. Пассивное выделение по градиенту концентрации называется экскрецией, активное выведение веществ с затратой энергии – секрецией. У растений различают три типа секреции.

1. Мерокриновая может быть двух разновидностей: а) эккриновая (мономолекулярная) через мембраны, которая осуществляется переносчиками или ионными насосами, б) гранулокриновая – выделение веществ в везикулах (мембранных пузырьках, секрет которых освобождается наружу при взаимодействии везикул с плазмалеммой или переходит в вакуоль. Везикулы образуются в аппарате Гольджи.
2. Апокриновая – когда вместе с секретом выделяется часть цитоплазмы, например, вместе с отрывом головок у солевых волосков галофитов.
3. Голокриновая – когда вся клетка превращается в секрет, например, секреция слизи клетками корневого чехлика.

Процесс секреции у растений осуществляется специализированными клетками и тканями. К наружным секреторным структурам относятся железистые волоски (трихомы), железки, нектарники, осмофоры (железки, расположенные в цветках и вырабатывающие эфирные масла, от которых зависит аромат цветков) и гидатоды.

Наружные выделительные структуры выделяют секретлируемые вещества в окружающую среду. Железистые трихомы и железистые эмергенцы часто встречаются у растений. Трихомы являются производными эпидермы, в образовании эмергенцев принимают участие как эпидерма, так и глубже лежащие ткани. Те и другие имеют вид волосков или различных выростов. *Железистые волоски* обычно имеют хорошо заметную ножку из одной или нескольких клеток и одно- или многоклеточную головку (рис. 9.1). Клетки головки являются секреторными клетками, выделяющими секрет под кутикулу, которой покрыт волосок. При разрыве кутикулы вещество изливается наружу, после чего целостность кутикулы восстанавливается, и может накопиться новая капля секрета.

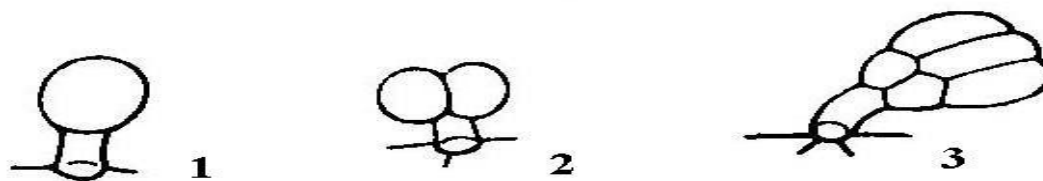


Рис. 8.1. Железистые волоски: 1 – с одноклеточной головкой; 2 – с двухклеточной головкой; 3 – с многоклеточной головкой. Железистые волоски на листьях пеларгонии выделяют эфирное масло; сидячие головчатые волоски, образующие мучнистый налет на листьях маревых, - воду и соли.

Железки отличаются от волосков отсутствием ножки или очень короткой ножкой и всегда многоклеточной головкой (рис. 8.2).

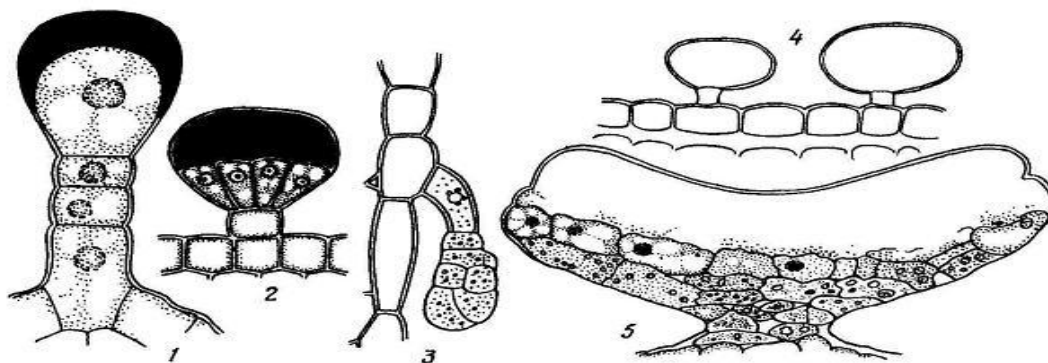


Рис. 8.2. Железистые волоски и железки : 1 – волосок пеларгонии с эфирным маслом, выделенным под кутикулу; 2 – железка розмарина; 3 – волосок картофеля; 4 – пузырчатые волоски лебеды с водой и солями в вакуолях; 5 – железка листа черной смородины.

Часто железки имеют характерное строение для определенных систематических групп. Так, у представителей семейства губоцветных секреторные клетки, вырабатывающие эфирное масло, располагаются в железке радиально, а у сложноцветных секреторные клетки в эфирномасличных железках располагаются в 2 ряда и 3-4 яруса (рис. 8.3).

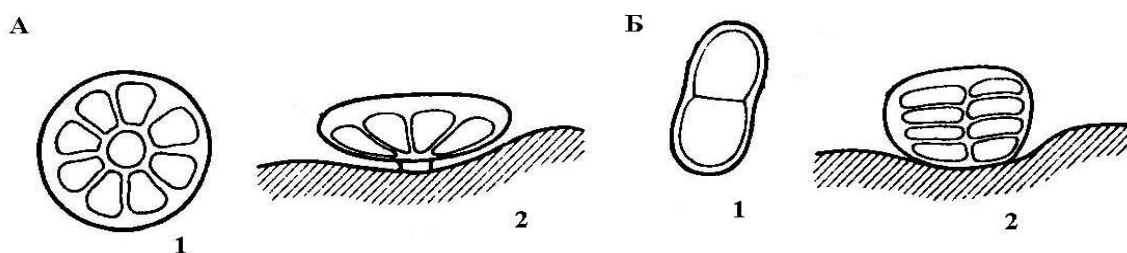


Рис. 8.3. Схема строения эфирномасличных железок губоцветных (А) и сложноцветных (Б): 1 – вид с поверхности; 2 – вид сбоку.

Примером железистых эмергенцев являются жгучие волоски крапивы (рис. 8.4). Они имеют расширенное многоклеточное основание и крупную конечную клетку с маленькой, закругленной, легко обламывающейся головкой. Стенки клетки пропитаны кремнеземом, и острые края после обламывания головки ранят кожу, впрыскивая ядовитый секрет,

подобношприцу.

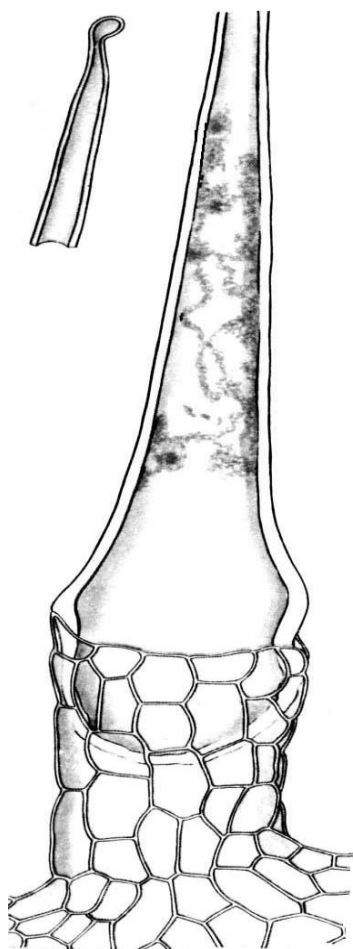


Рис. 8.4. Жгучий эмергонец крапивы.

**Нектарники** выделяют нектар, представляющий собой водный раствор сахаров с примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Они обычно образуются на частях цветка, но могут встречаться и на других надземных органах растения. Нектар служит пищей для насекомых, некоторых птиц и других животных, являющихся агентами перекрестного опыления растений. **Осмофоры** выделяют летучие эфирные масла, обуславливающие аромат цветка. **Гидатоды** выделяют капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли. Этот процесс называется *гуттация*. Гуттация характерна для растений, живущих при высокой влажности атмосферы, и для проростков с еще несформированной испаряющей листовой поверхностью. **Пищеварительные железки** насекомоядных растений (росянка, венерина мухоловка) выделяют жидкость, содержащую пищеварительные ферменты и кислые полисахариды. Они служат для улавливания и переваривания мелких насекомых, являющихся для этих растений дополнительным источником азота. **Внутренние выделительные структуры** выделяют и накапливают вещества, остающиеся внутри растения. **Выделительные (секреторные) клетки** накапливают различные вещества: эфирное масло, слизи, дубильные вещества, кристаллы кальция оксалата и др. Это могут быть отдельные клетки, рассеянные среди других тканей в качестве идиобластов,

например клетки с кристаллическим песком кальция оксалата в мезофилле листа красавки, клетки с эфирным маслом в корневище аира (рис. 8.5 ), или они могут образовывать слои.

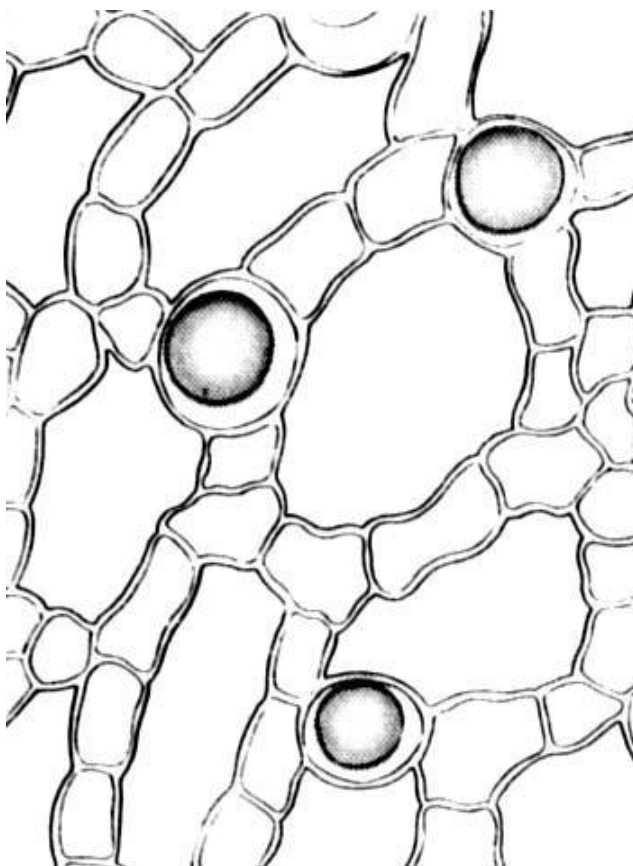


Рис. 8.5. Секреторные клетки с эфирным маслом в аэренхиме корневища аира. Секреторные вместилища (вместилища выделений) представляют собой полости внутри тела растения, заполненные секретом. Они очень разнообразны по форме и происхождению.

Схизогенные вместилища образуются вследствие расхождения клеток и формирования крупного межклетника, выстланного живыми *эпителиальными* клетками, которые образуют вещества, заполняющие полость вместилища (рис. 8.6 ). Схизогенные вместилища могут представлять собой длинные вытянутые каналы, образующие связную систему в теле растения (смоляные ходы хвойных, эфирномасличные каналы зонтичных, аралиевых). Встречаются и короткие вместилища схизогенного происхождения (эфирномасличные вместилища в листьях эвкалипта, слизевые вместилища).

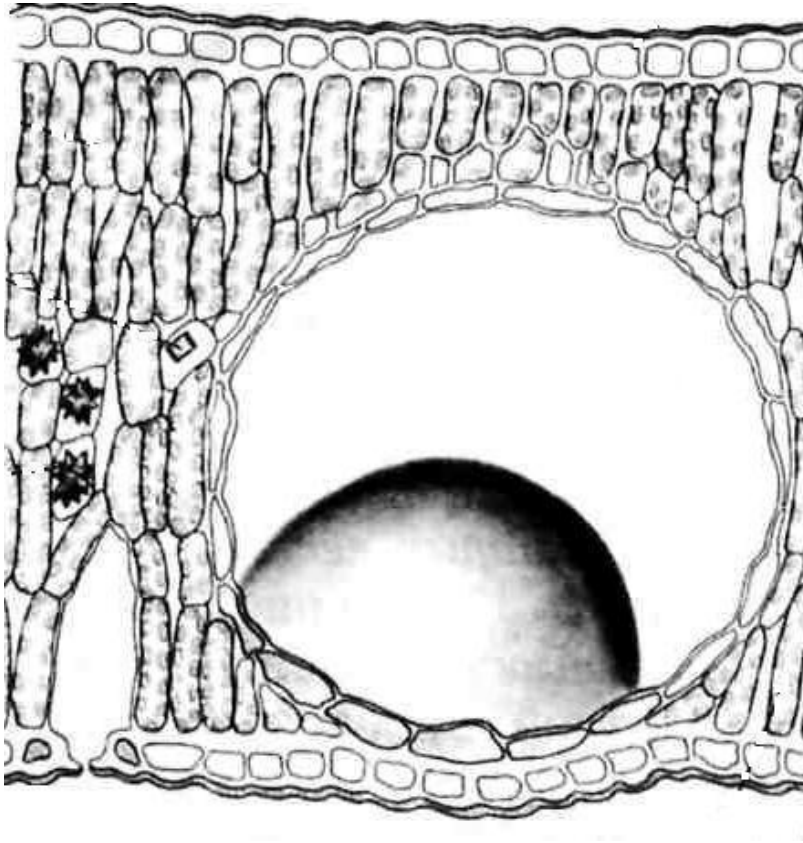


Рис. 8.6. Схизогенное вместилище в мезофилле листа эвкалипта .  
*Лизигенные* вместилища образуются в результате растворения группы клеток после накопления ими веществ (эфирномасличные вместилища в околоплоднике цитрусовых) (рис. 8.7).

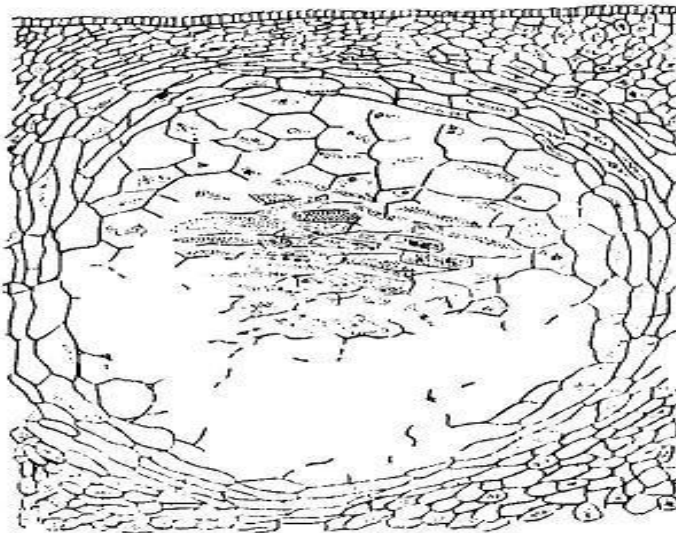


Рис. 8.7. Лизигенное вместилище в околоплоднике мандарина.

Часто встречаются вместилища смешанного происхождения - *схизолизигенные* (рис. 8.8).

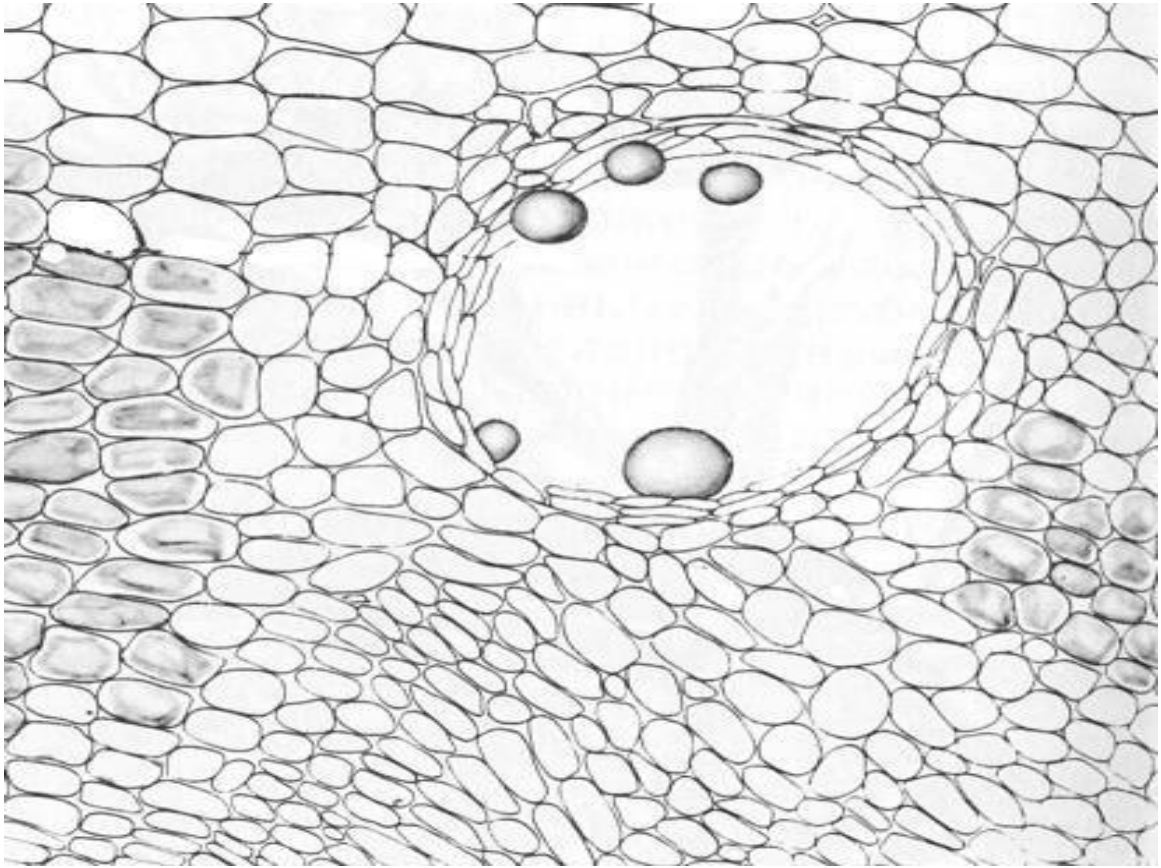


Рис. 8.8. Схизолизигенноеместилищесо смолой и эфирным маслом в корне девясила . Млечники (млечные трубки) – живые клетки, содержащие в вакуолях *млечный сок*, или *латекс*. Латекс представляет собой эмульсию белого, реже оранжевого или красного цвета. В состав млечного сока входят углеводы (крахмальные зерна у молочайных, сахара у сложноцветных), белки (у фикуса), жиры, слизи, дубильные вещества, эфирные масла, каучук. Среди каучуконосов промышленное использование имеет тропическая гевея бразильская, в млечном соке которой содержится 40-50% каучука. *Членистые* млечники состоят из многих клеток, протопласты и вакуоли которых слились в единую разветвленную систему (сложноцветные, маковые). *Нечленистые* млечники образованы одной гигантской клеткой, пронизывающей все растение (тутовые, молочайные) (рис.8.9).

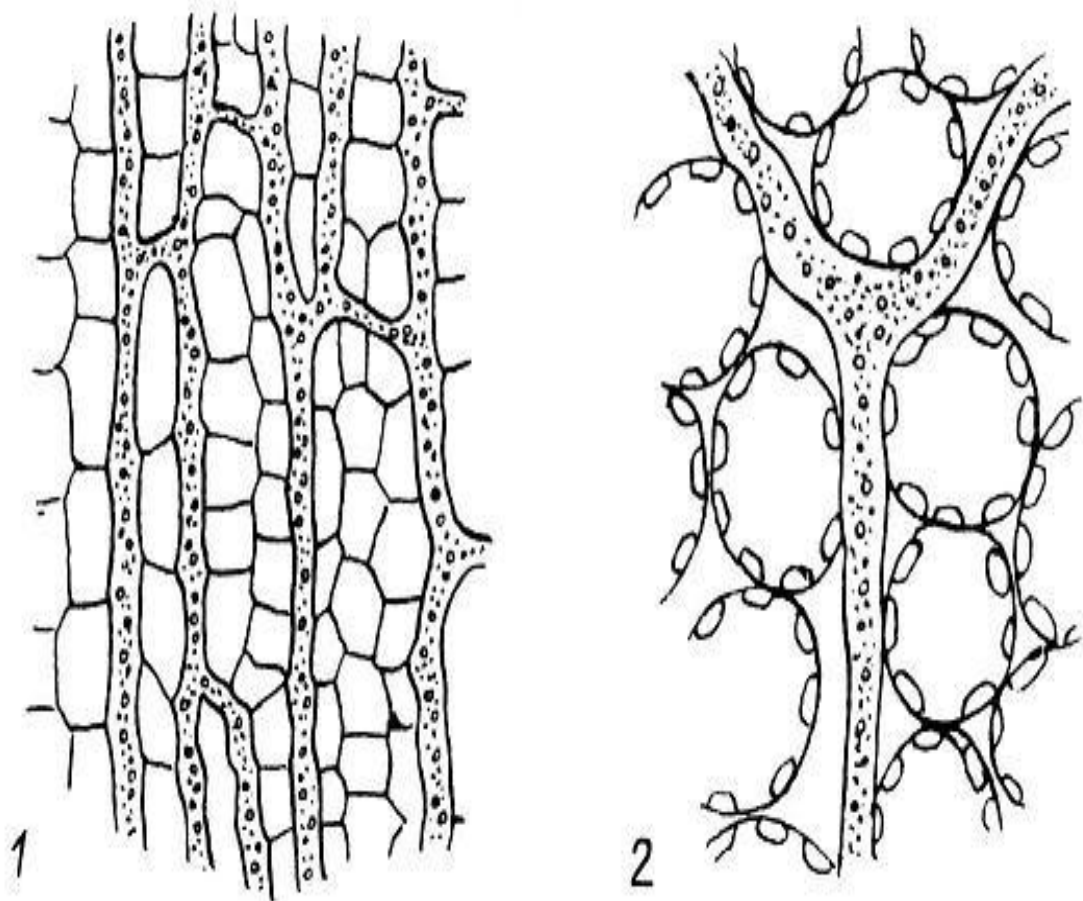


Рис. 8.9. Млечники : 1 – членистый млечник; 2 – нечленистый млечник.

## 9. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Несколько слов о терминах, применяемых при изучении роста и развития растений.

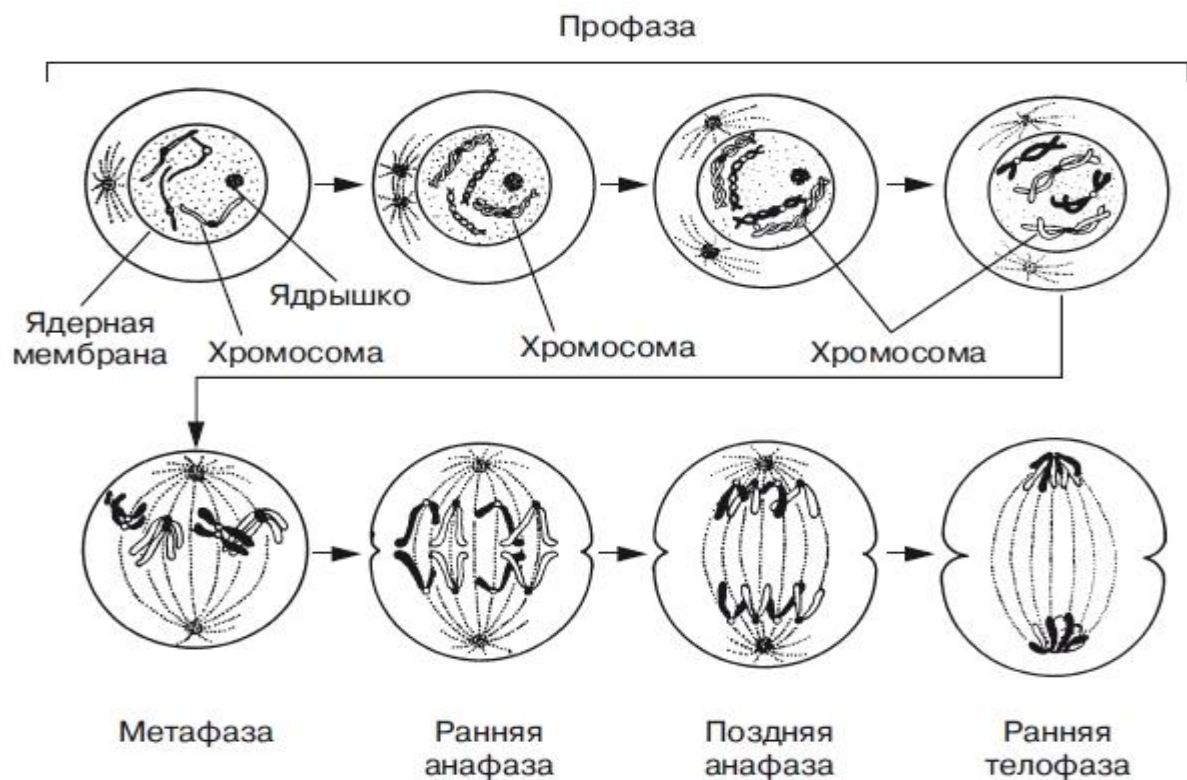
**Онтогенезом** называют индивидуальное развитие организма от зиготы или вегетативного зачатка до естественной смерти. В ходе онтогенеза реализуется наследственная информация организма – его **генотип** – в конкретных условиях окружающей среды, в результате чего формируется **фенотип**, то есть совокупность всех признаков и свойств данного индивидуального организма.

**Развитие** – это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название **дифференцировки**.

**Рост** – необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, обусловленное новообразованием элементов их структур.

### Особенности роста клеток

**Эмбриональная фаза** или **митотический цикл** клетки делится на два периода: собственно деление клетки (2-3 ч) и период между делениями – интерфаза (15-20 ч). Митоз – это такой способ деления клеток, при котором число хромосом удваивается, так что каждая дочерняя клетка получает набор хромосом, равный набору хромосом материнской клетки. В зависимости от биохимических особенностей различают следующие этапы интерфазы: пресинтетический –  $G_1$  (от англ. gap – интервал), синтетический - S и премитотический -  $G_2$ . В течение этапа  $G_1$  синтезируются нуклеотиды и ферменты, необходимые для синтеза ДНК. Происходит синтез РНК. В синтетический период происходит удвоение ДНК и образование гистонов. На этапе  $G_2$  продолжается синтез РНК и белков. Репликация митохондриальной и пластидной ДНК происходит на протяжении всей интерфазы.



**Рис. 9. 1.** Схема митоза в клетках корешка лука

**Фазарастяжения.** Прекратившие деление клетки переходят к росту растяжением. Под действием ауксина активируется транспорт протонов в клеточную стенку, она разрыхляется, ее упругость повышается и становится возможным дополнительное поступление воды в клетку. Происходит рост клеточной стенки из-за включения в ее состав пектиновых веществ и целлюлозы. Пектиновые вещества образуются из галактуроновой кислоты в везикулах аппарата Гольджи. Везикулы подходят к плазмалемме и их мембраны сливаются с ней, а содержимое включается в клеточную стенку. Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы. Увеличение размеров растущей клетки

происходит за счет образования большой центральной вакуоли и формирования органелл цитоплазмы.

В конце фазы растяжения усиливается лигнификация клеточных стенок, что снижает ее упругость и проницаемость, накапливаются ингибиторы роста, повышается активность оксидазы ИУК, снижающей содержание ауксина в клетке.

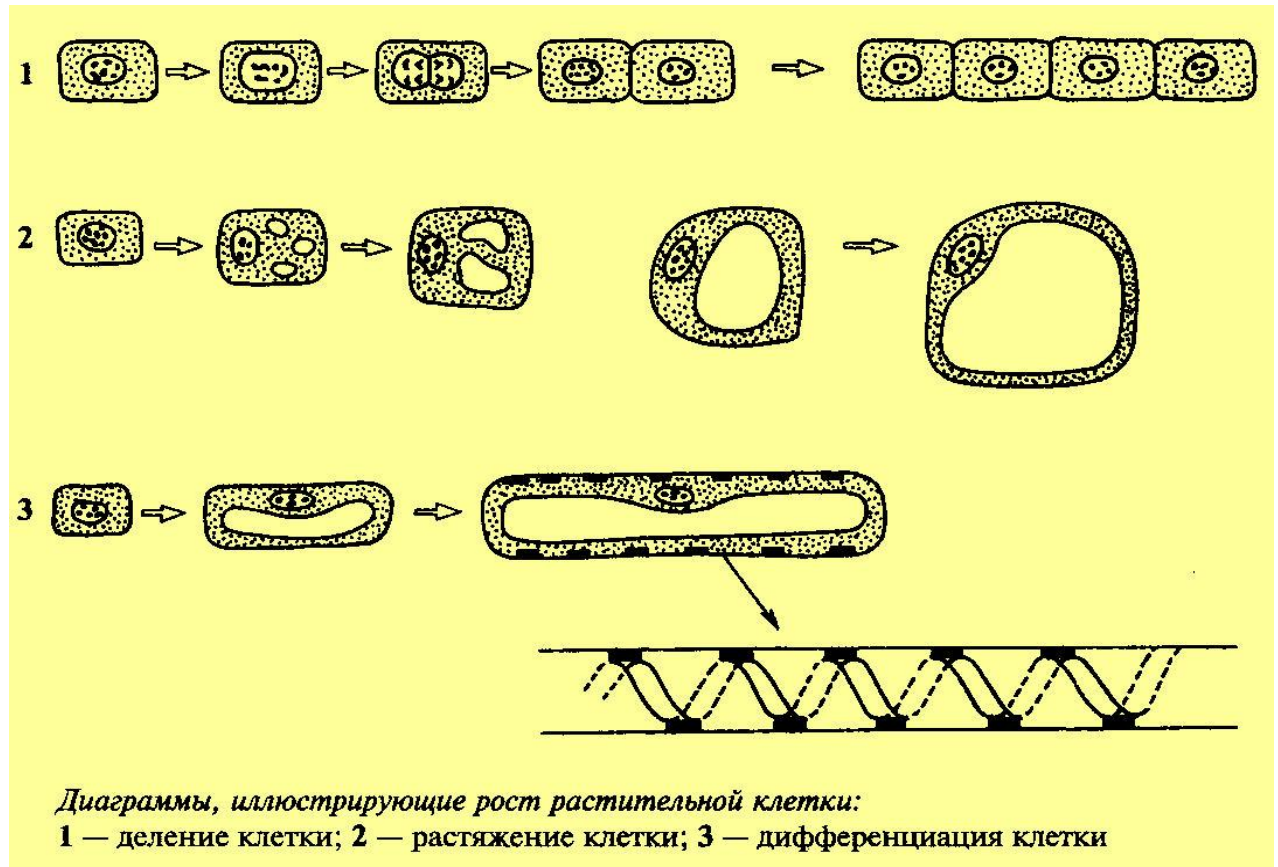


Рис. 9.2. Фазы роста клетки.

**Фаза дифференцировки клетки.** Каждая клетка растения содержит в своем геноме полную информацию о развитии всего организма и может дать начало формированию целого растения (свойство тотипотентности). Однако, находясь в составе организма, эта клетка будет реализовать только часть своей генетической информации. Сигналами для экспрессии только определенных генов служат сочетания фитогормонов, метаболитов и физико-химических факторов (например, давление соседних клеток).

**Фаза зрелости.** Клетка выполняет те функции, которые заложены в ходе ее дифференцировки.

**Старение и смерть клетки.** При старении клеток происходит ослабление синтетических и усиление гидролитических процессов. В органеллах и цитоплазме образуются автофагические вакуоли, разрушаются хлорофилл и хлоропласты, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, ядрышко, набухают митохондрии, в них снижается число крист, вакуолизируется ядро. Гибель клетки становится необратимой после разрушения

клеточных мембран, в том числе и тонопласта, выхода содержимого вакуоли и лизосом в цитоплазму.

Старение и смерть клетки происходит в результате накопления повреждений в генетическом аппарате, клеточных мембранах и включения генетической запрограммированной клеточной смерти – PCD (programmed cell death), аналогичной апоптозу у клеток животных.

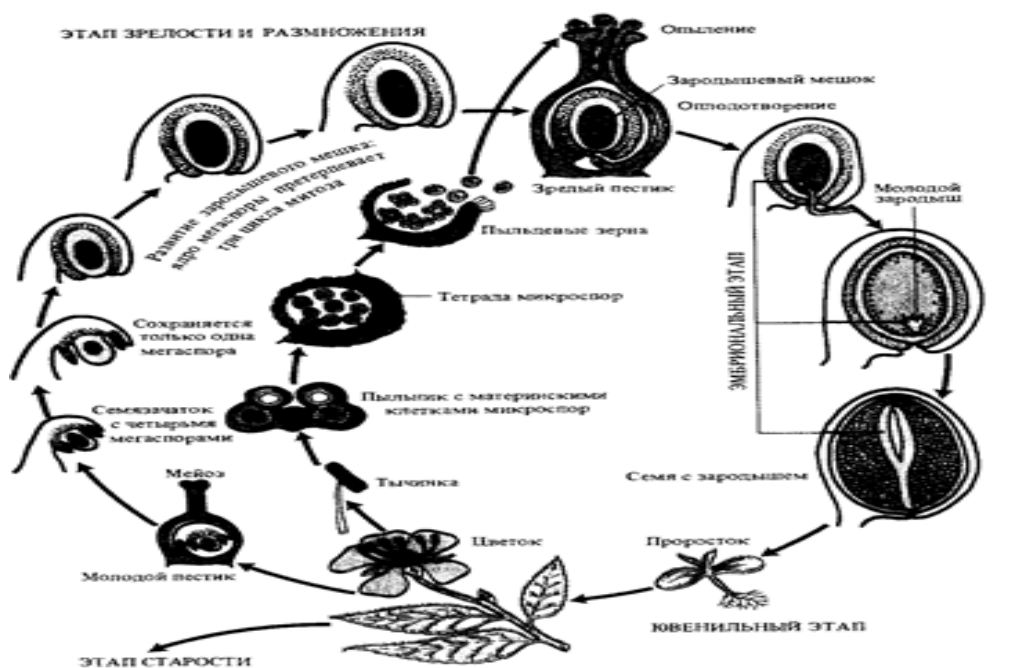
#### Этапы онтогенеза высших растений

Все растения делят на монокарпические (плодоносящие один раз) и поликарпические (плодоносящие многократно). К монокарпическим относятся все однолетние растения, некоторые двулетние и многолетние. Большинство многолетних растений поликарпические.

Каждый растительный организм в своем развитии проходит ряд этапов, характеризующихся морфологическими и физиологическими особенностями.

**Ювенильный этап** начинается с прорастания семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы. Растения на этом этапе не способны к половому размножению.

**Этап зрелости и размножения.** Происходит формирование генеративных органов и образование плодов. У растений выделяют половое, бесполое и вегетативное размножение. При половом размножении новый организм появляется в результате слияния половых клеток – гамет. Бесполое размножение характерно для споровых растений, у которых чередуются два поколения – бесполое диплоидное и половое гаплоидное. При бесполом размножении новый организм развивается из спор. Вегетативным размножением называют воспроизведение растений из вегетативных частей растения (клубней, луковиц, отводок).



### Рисунок 9.3. Этапы онтогенеза и фазы развития покрытосеменных растений

Инициация перехода к цветению осуществляется под действием температуры (яровизация), чередования дня и ночи (фотопериодизм) или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. Растения, нуждающиеся в яровизации, называют озимыми, а развивающиеся без нее – яровыми. Яровизация – это неизвестный пока процесс, протекающий в растениях под действием низких положительных температур и способствующий последующему ускорению развития растений. Различия между озимыми и яровыми формами зерновых культур обусловлены генетически. Так, озимая и яровая рожь различаются по одному гену.

В зависимости от реакции на длину дня, растения делятся на короткодневные, переходящие к цветению только тогда, когда день короче ночи (рис, соя), длиннодневные (хлебные злаки, крестоцветные, укроп), растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, а также нейтральные по отношению к длине дня (гречиха, горох). Длиннодневные растения распространены, в основном, в умеренных и приполярных широтах, короткодневные – в субтропиках.

У большинства растений наибольшей чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что закончившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода играет фитохром. Показано участие в переходе к цветению стимулятора роста гиббереллина. В условиях неблагоприятного фотопериода в листья обнаруживаются ингибиторы цветения.

Цветки как органы полового размножения могут быть обоеполыми или раздельнополыми. Они формируются на одних и тех же (однодомность) или на разных (двудомность) растениях. Факторы внешней среды, приводящие к увеличению содержания цитокининов и ауксинов, усиливают женскую сексуализацию, а повышающие концентрацию гиббереллинов – мужскую.

Оплодотворение делят на три фазы: а) опыление, б) прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки в тканях пестика, в) собственно оплодотворение, то есть образование зиготы. Зигота образуется при слиянии спермия пыльцевой трубки (мужской гаметофит) с яйцеклеткой зародышевого мешка (женский гаметофит). В зародышевом мешке происходит двойное оплодотворение, так как второй спермий соединяется с вторичным диплоидным ядром центральной клетки зародышевого мешка. Зародыши проходят ряд последовательных фаз развития. На последнем этапе созревания семена теряют значительное количество воды и переходят в состояние покоя, когда в тканях уменьшается содержание стимуляторов роста и увеличивается количество ингибитора роста абсцизовой кислоты.

Плод развивается из завязи цветка и, как правило, содержит семена. Плоды могут формироваться без оплодотворения и образования семян. Это явление называют партенокарпией. Образование партенокарпических (бессемянных) плодов может происходить при

обработке растений ауксинами и гиббереллинами. Однако обычно цветки без опыления и оплодотворения опадают.

**Этап старости и отмирания** включает в себя период от полного прекращения плодоношения до смерти организма. Для него характерно прогрессирующее ослабление жизнедеятельности. Однолетние растения погибают целиком. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система остается жизнеспособной. У многих растений стареют и опадают ранее образовавшиеся листья. У листопадных деревьев осенью одновременно стареют и опадают все листья. Перед опадением листа или плода в основании черешка листа или плодоножки образуется отделительный слой, где размягчаются и частично растворяются клеточные стенки и срединные пластинки. Этот процесс индуцируется этиленом, продуцируемым стареющими листьями и созревающими плодами.

#### Дифференцировка и рост растений

Растения растут в течение всей своей жизни, образуя новые ткани и органы, которые начинают формироваться в эмбриональных зонах – меристемах. Существование меристем поддерживается инициальными клетками (инициалами), длительное время способными приступить к делению. Апикальные (верхушечные) меристемы расположены на концах побегов и корней. Апикальные меристемы побега и корня представляют собой не только образовательные ткани, но и главные координирующие центры, влияющие на морфогенетические процессы в целом растении. Латеральные (боковые) меристемы образуют слои клеток вдоль побега и корня. В основании междоузлий и листьев локализованы интеркалярные (вставочные) меристемы.

Морфогенез, то есть формообразование у растений включает в себя процессы заложения, роста и развития клеток (цитогенез), тканей (гистогенез) и органов (органогенез), которые генетически запрограммированы и скоординированы между собой. Межклеточные системы регуляции включают гормональные, электрические и трофические факторы, которые влияют на генетическую, мембранную и метаболическую регуляторные системы в каждой клетке. Включение и выключение генетических программ в клетке зависит от поступления сигналов, особенно фитогормонов, из других клеток. Ауксин необходим для включения генетической программы корнеобразования, а цитокинин в присутствии ауксина вызывает экспрессию генов, ответственных за программу побегообразования.

Поляризация биологических структур – это ориентация процессов и структур в пространстве, то есть физиолого-биохимические и анатомо-морфологические свойства изменяются в определенном направлении. Поляризация вызывается градиентами осмотического давления, pH, концентрации кислорода, углекислого газа, гормональными, электрическими и трофическими контактами с соседними клетками, механическим давлением. В

результате в клетках реализуются именно те потенции, которые соответствуют окружающим условиям («эффект положения»). У растительных клеток найдены рецепторы фитогормонов, позволяющие клеткам оценивать их состав и количество в окружающей среде. При культивировании клеток в искусственной среде установлен "эффект массы". Единичная изолированная клетка редко переходит к делению. Чем гуще суспензия клеток, тем большее их число начинает делиться. Для дифференциации большое значение имеет наличие в клеточной стенке белков лектинов, участвующих в узнавании и взаимодействии клеток.

Ростовые корреляции – это зависимость роста и развития одних органов от других. Самый простой тип корреляции связан с питанием. Развитие побега зависит от корня, поставляющего минеральные вещества и воду. В свою очередь, побег поставляет в корень органические соединения. Основную роль играют гормональные взаимодействия между частями растения. Примером гормональной регуляции служит явление апикального доминирования – торможения верхушкой побега или корня развития соответственно пазушных почек или боковых корней. Апикальное доминирование обусловлено тем, что точка роста побега, содержащая большое количество ауксина, является мощным аттрагирующим центром, притягивающим питательные вещества и цитокинин, синтезированный в корне. Кроме того, ауксин задерживает образование проводящих пучков, соединяющих боковые почки с центральной проводящей системой. Удаление верхушки побега стимулирует этот процесс, а приток цитокинина к пазушным почкам усиливает в них клеточные деления. Формирующиеся в боковых почках листовые зачатки начинают синтезировать ауксин, необходимый для дальнейшего развития боковых побегов.

Ростовые корреляции используются в растениеводстве для получения большего количества продукции. Например, пасынкование – удаление боковых побегов у томатов – способствует образованию более крупных плодов, пикировка – обрывание кончиков корней при пересадке рассады овощей – увеличивает число боковых корней.

Процессам роста, как и другим физиологическим явлениям, свойственна периодичность, которая вызывается как особенностями самих процессов, так и факторами внешней среды. Наиболее распространены процессы с периодичностью около суток: изменения митотической активности в меристемах, фотосинтез, дыхание, открытие и закрытие цветков и так далее. Суточные ритмы связаны с суточными колебаниями освещенности и температуры. Сложившаяся периодичность физиологических процессов сохраняется у растений некоторое время после изменения условий среды. Поэтому эти ритмы названы эндогенными. Кроме суточной для растений характерна сезонная периодичность.

В жизни растения имеется период покоя. Различают вынужденный покой, обусловленный факторами внешней среды, препятствующими прорастанию, и физиологический или

глубокий покой, который регулируется балансом стимуляторов и ингибиторов роста. При вступлении в период покоя происходят процессы, повышающие устойчивость клеток к неблагоприятным факторам среды: возрастает вязкость цитоплазмы, она отходит от клеточных стенок, что нарушает связь между клетками, снижается интенсивность процессов обмена. Сухие семена не прорастают до тех пор, пока не будет достаточного количества воды. Весной почки не распускаются, пока не поднимется до определенного уровня температура. Растения, находящиеся в физиологическом покое, не переходят к росту даже при благоприятных условиях среды. Регулирование состояния покоя имеет значение для растениеводства. Для выхода семян из глубокого покоя их подвергают стратификации – выдерживанию влажных семян при пониженной температуре.

### **Регенерация у растений**

Регенерация – это восстановление организмом поврежденной или утраченной части тела, что является одним из способов вегетативного размножения и защиты растений от повреждений. Различают следующие виды регенерации.

#### **I. Физиологическая регенерация.**

Части восстанавливаются при их естественном изнашивании, например, постоянное восполнение слущивающихся клеток корневого чехлика.

#### **II. Травматическая регенерация.**

1. Регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток:

а) заживление ран.

Эпидермис и первичная кора дедифференцируются, их клетки начинают делиться и образуют вторичную меристему, которая превращается в пробку.

б) органогенез, связанный с образованием каллуса.

Клетки дедифференцируются и переходят к неорганизованному делению, образуя каллусную ткань из рыхло соединенных друг с другом паренхимных клеток. Иногда отдельные клетки дают начало адвентивным, то есть возникшим не из эмбриональных тканей, органам: корням, побегам, листьям.

в) соматический эмбриогенез.

На раневой поверхности образуется каллус. Из отдельных клеток каллуса, начинающих делиться, формируются соматические зародыши (эмбриониды), из которых при определенных условиях развивается целый организм.

г) восстановление частей без образования каллуса.

Паренхимные клетки коры под влиянием ауксина, индуцирующего генетическую программу ксилемообразования, превращаются в клетки ксилемы при образовании обходного участка проводящего пучка вокруг места его прерывания.

2). Регенерация на уровне меристем:

а) восстановление апикальных меристем.

При продольном рассечении конуса нарастания из каждой половины могут регенерировать отдельные апексы.

б) органогенез из предсуществующих зачатков.

Восстановление надземных органов у высших растений происходит за счет отрастания пазушных почек при устранении доминирующего влияния апекса побега.

### **Кинетика ростовых процессов**

Кривую, описывающую скорость роста, можно разделить на 4 участка: 1) лаг-период, когда рост почти не заметен и идут процессы, подготавливающие организм к видимому росту, 2) лог-фаза, когда скорость роста изменяется логарифмически, 3) фаза замедления роста, 4) стационарная фаза (рис. 9.4).

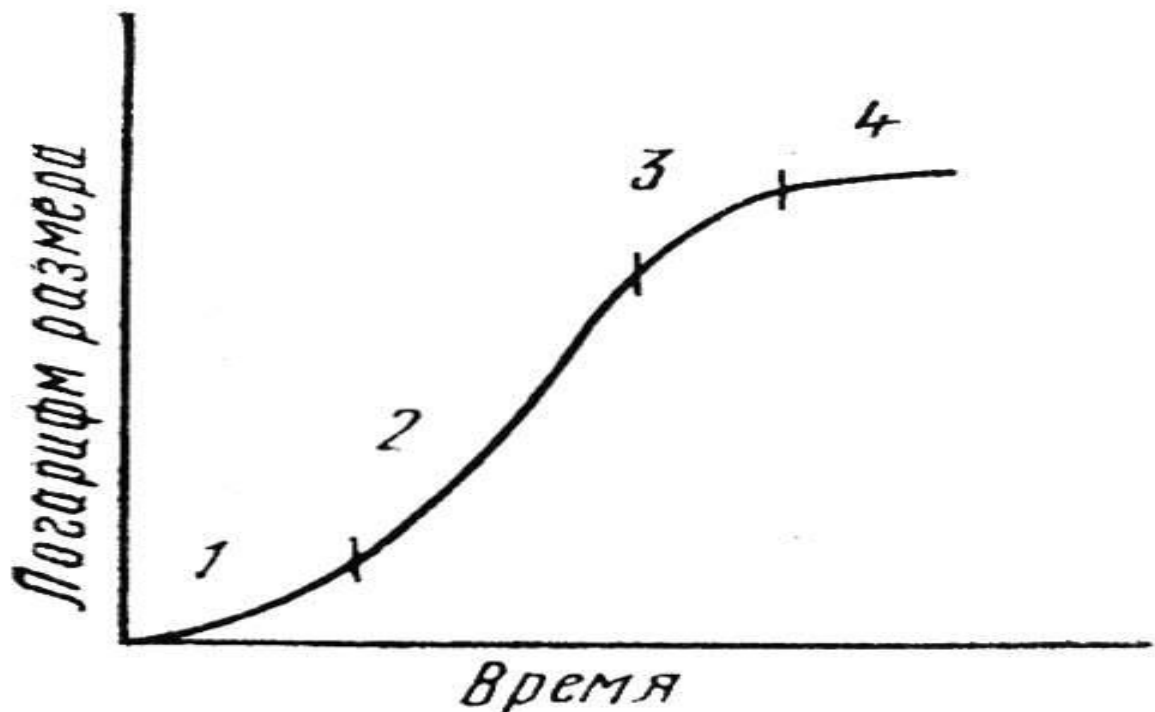


Рис. 9.4. Кривая роста.

1 — лаг-период, 2 — логарифмическая фаза, 3 — фаза замедленного роста, 4 — фаза стационарного состояния (по С. И. Лебедеву).

Для измерения скорости роста используются следующие показатели.

**Удельная скорость роста  $r$**  — прирост массы растения или отдельного его органа в единицу времени.

**Относительный или процентный рост  $R$**  — прирост, вычисленный в процентах от исходного веса растения или органа.

**Абсолютная скорость роста  $K$**  — величина прироста за промежуток времени, отнесенная к единице времени.

Влияние факторов внешней среды на рост растений

На рост растений оказывают влияние продукты жизнедеятельности других растений (явление аллелопатии), микроорганизмов (антибиотики, регуляторы роста) и факторы внешней среды.

**Свет.** Растения воспринимают свет не только как источник энергии, но и в качестве сигнала, характеризующего условия среды. В клетках имеются рецепторные молекулы фитохрома, опосредующие действие света на морфогенез. Фитохром состоит из двух белковых субъединиц и хромофора – незамкнутого тетрапиррола, относящегося к группе фикобилинов. Фитохром синтезируется в форме  $\Phi_{660}$ , поглощающей красный свет. Под действием красного света он переходит в активную форму  $\Phi_{730}$ , поглощающей дальний красный свет. Под действием дальнего красного света и в темноте  $\Phi_{730}$  превращается в  $\Phi_{660}$ . Фитохром изменяет проницаемость клеточных мембран, регулирует движение хлоропластов и влияет на синтез ферментов и стимуляторов роста гиббереллинов и цитокининов.

**Температура.** Различают три основные температурные точки: минимальная температура, при которой начинается рост, оптимальная – наиболее благоприятная для роста и максимальная, при которой рост прекращается. В зависимости от приспособленности к температурному режиму различают теплолюбивые (минимальная температура выше  $10^{\circ}\text{C}$ , оптимальная  $30-40^{\circ}\text{C}$ ) и холодостойкие (минимальная температура  $0-5^{\circ}\text{C}$ , оптимальная  $25-30^{\circ}\text{C}$ ).

**Газовый состав.** Необходим кислород, так как дыхание поставляет энергию для ростовых процессов, и углекислый газ, который в ходе фотосинтеза восстанавливается до органических веществ. Избыток углекислого газа на короткое время повышает растяжимость клеточных стенок и стимулирует рост клеток (эффект «кислого роста»).

**Водный режим.** Недостаточное снабжение растений водой задерживает рост побегов и кратковременно стимулирует с последующим торможением рост корней.

**Минеральное питание.** Для нормального роста необходимо достаточное снабжение всеми питательными элементами. Избыток азота стимулирует рост вегетативной массы, но замедляет процессы дифференцировки и формирование цветков.

### **Фитогормоны**

Они образуются в процессе обмена веществ растений и оказывают в очень малых количествах регуляторное и координирующее влияние на физиологические процессы в разных органах растения. Различают стимуляторы и ингибиторы роста. Стимуляторы роста, применяемые в сверхоптимальных дозах, способны подавлять ростовые процессы.

#### **Ауксины**

Главным представителем ауксинов в растениях является индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Она синтезируется из триптофана в верхушке побега. Разрушается ИУК ферментом ИУК-оксидазой. Ауксин стимулирует деление и растяжение клеток, необходим для

образования проводящих пучков и корней. ИУК активирует протонную помпу в плазмалемме, что приводит к закислению и разрыхлению клеточной стенки и тем самым способствует росту клеток растяжением. Комплекс ИУК с рецептором транспортируется в ядро и активирует синтез РНК, что в свою очередь приводит к усилению синтеза белков.

#### Цитокинины

Цитокинины образуются путем конденсации аденозин-5-монофосфата и изопентенилпирофосфата в апикальной меристеме корня. Много цитокининов в развивающихся семенах и плодах. Цитокинины индуцируют в присутствии ауксина деление клеток, активируют дифференциацию пластид, повышают активность АТФ-синтетазы, способствуют выходу почек, семян и клубней из состояния покоя, предотвращают распад хлорофилла и деградацию клеточных органелл. Ткани, обогащенные цитокининами, обладают высокой аттрагирующей способностью. Комплекс цитокининов с белковым рецептором повышает активность РНКполимеразы и экспрессию генов. При этом увеличивается число полисом и активируется синтез белка.

#### Гиббереллины

В настоящее время известно более 70 гиббереллинов кислой и нейтральной природы. Наиболее известным и распространенным гиббереллином является гибберелловая кислота. Гиббереллины синтезируются из ацетилкоэнзима А в листьях и корнях. Гиббереллины способствуют удлинению стебля, выходу семян из состояния покоя, формированию гранулярного эндоплазматического ретикулума, образованию цветоноса и цветению, активируют деление клеток в апикальных и интеркалярных меристемах, повышают активность ферментов синтеза фосфолипидов. Комплекс гиббереллина с белковым цитоплазматическим рецептором стимулирует синтез нуклеиновых кислот и белка.

#### Абсцизовая кислота

Она синтезируется в листьях и корневом чехлике двумя путями: из мевалоновой кислоты или путем распада каротиноидов. Абсцизовая кислота (АБК) тормозит рост растений и является антагонистом стимуляторов роста. Однако АБК активирует удлинение гипокотыла огурца, образование корней у черенков фасоли. АБК ускоряет распад нуклеиновых кислот, белков, хлорофилла, ингибирует мембранную протонную помпу. АБК накапливается в клетках при неблагоприятных условиях внешней среды, стареющих листьях, покоящихся семенах, в отделительном слое черешков листьев и плодоножек.

#### Этилен

Газ этилен синтезируется из метионина или путем восстановления ацетилен. Много его накапливается в стареющих листьях и созревающих плодах. Он ингибирует рост стеблей и листьев. Удлинение стебля тормозится из-за изменения направления роста клеток с продольного на поперечное, что приводит к утолщению стебля. Обработка этиленом ин-

дуцирует корнеобразование, ускоряет созревание плодов, прорастание пыльцы, семян, клубней и луковиц.

#### Брассиностероиды

Брассиностероиды содержатся в разных органах растений, но особенно много их в пыльце. Они стимулируют рост в длину и толщину проростков, усиливая как деление, так и растяжение клеток.

#### Синтетические регуляторы роста

**Ретарданты** ингибируют рост стебля благодаря торможению растяжения клеток и подавлению синтеза гиббереллинов. Стебли становятся более короткими и утолщаются, в результате повышается устойчивость растения к полеганию.

**Морфактины** препятствуют прорастанию семян, образованию и росту побегов, ослабляют апикальное доминирование у побегов и усиливают его у корней.

**Гербициды** служат для уничтожения растительности. Есть гербициды общего действия, когда погибают все растения, и селективные для избирательного уничтожения определенных классов растений. Они могут подавлять фотосинтетическое или окислительное фосфорилирование.

**Дефолианты** ускоряют листопад у растений, что активизирует созревание семян и плодов и облегчает механизированную уборку урожая.

**Десиканты** вызывают ускоренное высушивание листьев и стеблей, что позволяет вести сбор семенников бобовых культур и уборку картофеля комбайнами.

**Сениканты** – смесь физиологически активных веществ, вызывающих ускорение созревания и старения сельскохозяйственных растений.

## 10. ДВИЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Движение – это перемещение организма или его частей в пространстве. Движение необходимо для питания, защиты и размножения растений.

#### Верхушечный рост

Перемещение корневых волосков и гиф грибов происходит за счет верхушечного роста. В кончиках клеток содержится много везикул, производных аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума, которые доставляют материалы для формирования клеточной стенки, а также синтазы и гидролазы. Гидролазы разрыхляют стенку, которая растягивается под давлением протопласта. Микрофибриллы целлюлозы раздвигаются и в стенку встраиваются новые компоненты.

#### Ростовые движения

В процессе эволюции у растений возник специфический способ движения за счет необратимого роста клеток растяжением.

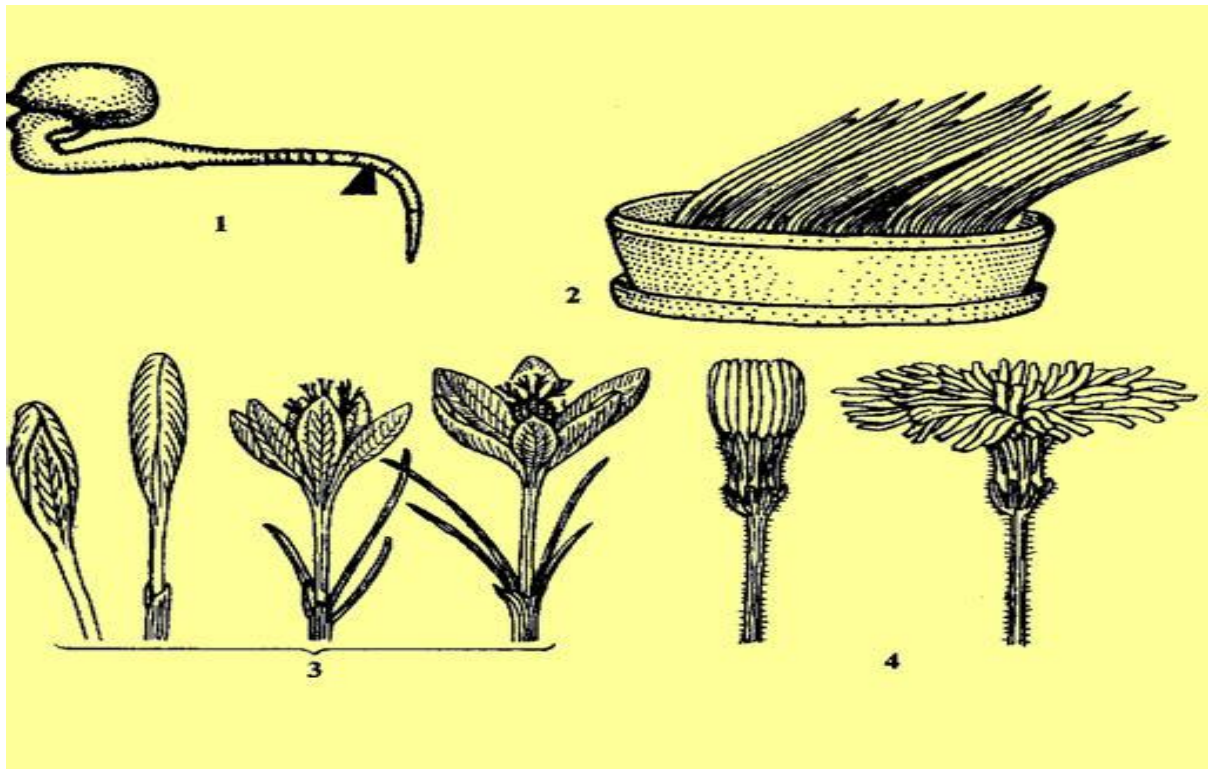
### Тропизмы

Это движения растений, обусловленные односторонне действующими факторами среды. Они являются следствием более быстрого роста клеток растяжением на одной стороне побега, корня, листа. В зависимости от природы фактора различают гео-, фото-, тигмо-, термо-, электро- и хемотропизмы. При положительных тропизмах движение направлено в сторону раздражителя, при отрицательных – от него. Рассмотрим несколько видов тропизма.

**Геотропизм** – изгибание под действием гравитационного поля Земли вследствие разной скорости роста клеток противоположных сторон органа. Восприятие силы тяжести связано с воздействием на плазмалемму и эндоплазматический ретикулум статолитов (амилопласты, хлоропласты, отложения солей). Давление статолитов на мембраны приводит к изменению мембранного транспорта, поляризации клеток. При этом нижняя часть стеблей и корней, приведенных в горизонтальное положение, приобретает суммарный электроположительный заряд. Активируется транспорт ауксина как отрицательно заряженного аниона к нижней стороне органа. У стебля это приводит к усилению роста нижней части горизонтально расположенного стебля и его изгибу вверх. У клеток корней выше чувствительность к ауксину, поэтому повышенная концентрация ИУК в нижней части корня ингибирует ее рост и верхняя половина растет быстрее, что приводит к изгибу корня вниз.

**Фототропизм** – изгибы растений под влиянием одностороннего освещения. Затененная сторона этиолированных проростков растет более быстро, так как туда перемещается ауксин. В зеленых проростках ауксин не транспортируется на затененную часть побега, но у них в клетках освещенной стороны накапливается ингибитор роста ксантоксин.

**Хемотропизм** – ростовая реакция на химические соединения. Он наблюдается у корней, пыльцевых трубок, железистых волосков насекомоядного растения росянки. Большую роль при этом играет не только природа вещества, но и его концентрация: при низкой концентрации хемотропизм положителен, а при сверхоптимальной – отрицателен.



10. 1. Тропизмы и настии: 1 — геотропизм; 2 — фототропизм; 3 — термонастии; 4 — фотонастии.

#### Ростовые настии

Это движения растений, обусловленные диффузно действующими факторами среды и происходят в результате неравномерного роста клеток растяжением. При росте верхней стороны орган изгибается книзу (эпинастия), нижней стороны – кверху (гипонастия).

**Фотонастия** вызвана сменой света и темноты. У многих растений цветки закрываются при наступлении темноты и открываются утром. Эти движения можно вызвать, искусственно затеняя и освещая растения. Движения цветков происходят из-за разной скорости роста верхней и нижней сторон лепестков при изменении освещенности.

**Тигмонастия** характерна для лазающих растений, когда усик в ответ на прикосновение закручивается. Он реагирует только при создании эффекта трения. В темноте усик не закручивается, но освещение растения даже через 90 мин после прикосновения вызывает закручивание усика. Движение происходит при участии этилена и ауксина, так как обработка ими вызывает закручивание усика без механического раздражения. После прикосновения нижняя сторона усика теряет тургор и становится вогнутой. Затем начинает расти верхняя сторона усика, что приводит к его закручиванию.

#### Круговые нутации

Это круговые или колебательные движения органов растения, характерные, в основном, для растущих побегов и корней. Они происходят за счет идущих по кругу ускорений роста клеток в результате геотропической корректировки в гравитационном поле.

#### Тургорные обратимые движения

Сюда относят движения замыкающих клеток устьиц, которые мы уже изучали. Такие же движения характерны для растений, чьи листья имеют специализированные образования в сочленениях между стеблем и черешком, между черешком и пластинкой листа. В этих образованиях паренхимные клетки коры, изменяя свой тургор, приводят к складыванию и разгибанию листьев. Различают флексорные и экстензорные клетки. Повышение тургора во флексорных клетках приводит к складыванию листьев, в экстензорных – к их разгибанию. Изменения тургора в этих клетках связано с изменениями транспорта сахарозы, ионов калия и хлора в результате деятельности протонных помп. Эти движения могут происходить медленно при смене условий освещения (никтинастические или движения сна), при механическом и химическом воздействиях у росянки или с большой скоростью при сотрясении у мимозы, кислицы и других растений.

## 11. МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

### Физиология стресса

Неблагоприятные факторы внешней среды называют стрессорами, а реакцию организма на отклонения от нормы стрессом (напряжением). Для растений характерны три фазы стресса: 1) первичная стрессовая реакция, 2) адаптация, 3) истощение. Действие стрессора зависит от величины повреждающего фактора, длительности его воздействия и сопротивляемости растения. Устойчивость растений к стрессору зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в состоянии покоя. Наиболее чувствительны растения в молодом возрасте.

К первичным неспецифическим процессам, происходящим в клетках растений при действии любых стрессоров, относятся следующие:

1. Повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы.
2. Вход ионов кальция в цитоплазму из клеточных стенок и внутриклеточных компарментов (вакуоль, эндоплазматическая сеть, митохондрии).
3. Сдвиг pH цитоплазмы в кислую сторону.
4. Активация сборки актиновых микрофиламентов цитоскелета, в результате чего возрастает вязкость и светорассеяние цитоплазмы.
5. Усиление поглощения кислорода, ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных процессов.
6. Повышение содержания аминокислоты пролина, которая может образовывать агрегаты, ведущие себя как гидрофильные коллоиды и способствующие удержанию воды в клетке. Проллин может связываться с белковыми молекулами, защищая их от денатурации.
7. Активация синтеза стрессовых белков.
8. Усиление активности протонной помпы в плазмалемме и, возможно, в тонопласте, препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза.
9. Усиление синтеза этилена и абсцизовой кислоты, торможение деления и роста, поглочительной активности клеток и других физиологических процессов, осуществляющихся в обычных условиях.

Кроме того, стрессоры оказывают и специфическое воздействие на клетки. В невысоких дозах повторяющиеся стрессы приводят к закаливанию организма, причем закаливание к одному стрессору способствует повышению устойчивости организма и другим повреждающим факторам.

На организменном уровне сохраняются все клеточные механизмы адаптации и дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. Прежде всего, это конкурентные отношения за физиологически активные вещества и пищу. Это позволя-

ет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум генеративных органов, которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для созревания. При неблагоприятных условиях ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, а продукты гидролиза их органических соединений используются для питания молодых листьев и формирования генеративных органов. Растения способны замещать поврежденные или утраченные органы путем регенерации и роста пазушных почек. Во всех этих процессах коррелятивного роста участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая и электрофизиологическая).

В условиях длительного и сильного стресса в первую очередь гибнут неустойчивые растения. Они устраняются из популяции, а семенное потомство образуют более устойчивые растения. В результате общий уровень устойчивости в популяции возрастает. Таким образом, на популяционном уровне включается отбор, приводящий к появлению более приспособленных организмов и новых видов.

#### . Засухоустойчивость и устойчивость к перегреву

Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что влияет на гидратные оболочки белков и функционирование ферментов. При длительном завядании активируются гидролитические процессы, что ведет к увеличению содержания в клетках низкомолекулярных белков и углеводов. Под влиянием засухи в листьях снижается количество РНК вследствие уменьшения ее синтеза и активации рибонуклеаз. В цитоплазме наблюдается распад полисом. Изменения, касающиеся ДНК, происходят лишь при длительной засухе. Из-за уменьшения свободной воды возрастает концентрация вакуолярного сока. При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, значительно усиливается интенсивность дыхания, а затем снижается. У засухоустойчивых растений в этих условиях существенных изменений дыхания не наблюдается.

В условиях водного дефицита быстро тормозятся клеточное деление и растяжение, что приводит к образованию мелких клеток и замедлению роста растений. Скорость роста корней в начале засухи увеличивается и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. При засухе в корнях ускоряется дифференцировка клеток и происходит опробкование и суберинизация экзодермы.

Во время засухи наряду с обезвоживанием происходит перегрев растений. Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеточных мембран. В результате выхода веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температуре выше 35°C осмотическое давление повышается из-за усиления гидролиза крахмала и белков, что приводит к увеличению содержания моносахаров, аминокислот и аммиака. Аммиак токсичен для клеток неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается рост содержания ор-

ганических кислот, связывающих избыточный аммиак. При действии высоких температур в клетках растений индуцируется синтез стрессовых белков теплового шока. В ядре эти белки образуют гранулы, связывая ДНК и блокируя экспрессию генов. После прекращения стресса гранулы распадаются и экспрессия генов восстанавливается. Один из белков теплового шока стабилизирует плазмалемму.

Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений повышается в результате предпосевного закаливания семян, которые перед посевом после однократного намачивания вновь высушиваются.

**Адаптация растений к недостатку воды.** Способность растений переносить водный дефицит может служить определением *засухоустойчивости* –это способность растений в течение онтогенеза переносить засуху и осуществлять в этих условиях рост и развитие благодаря наличию ряда приспособительных свойств. Условно ее механизмы разделяют на следующие основные три типа:

- избегание засухи; способность растения вырасти и завершить свой жизненный цикл до наступления повреждающего водного дефицита;
- выносливость к засухе при высоком водном потенциале тканей: способность растения выносить засушливые периоды, поддерживая при этом в тканях высокий водный потенциал;
- засуховыносливость при низком водном потенциале тканей: способность растения выдерживать засуху при низком водном потенциале тканей.

Механизмы засухоустойчивости можно обобщить в следующем виде:

1. Избегание засухи: быстрое фенологическое развитие; пластичность развития.
2. Засуховыносливость при высоком водном потенциале тканей: поддержание поглощения воды; увеличение корнеобразования; увеличение гидравлической проводимости.
3. Уменьшение потери воды: уменьшение эпидермальной проводимости; уменьшение абсорбции радиации; уменьшение поверхности испарения.
4. Засуховыносливость при низком водном потенциале тканей: поддержание тургора (аккумуляция осмотика, увеличение эластичности); толерантность к высушиванию (протоплазмная устойчивость) (Пахомова, 1999).

По отношению к воде все растения делятся на четыре экологические группы: 1) водные растения, которые погружены в воду целиком или частично, - *гидрофиты*; 2) растения увлажненных местообитаний - *гигрофиты*, 3) растения, обитающие в среде со средним уровнем обеспеченности водой, не имеющие ясно выраженных приспособлений к избытку или недостатку воды, - *мезофиты*; 4) растения, обитающие в среде, характеризующейся резким недостатком воды, - *ксерофиты*.

Различают следующие типы ксерофитов:

1. Растения, запасающие влагу (ложные ксерофиты, по Н.А. Максиму). К этой группе растений относятся *суккуленты*, прежде все кактусы, а также растения, принадлежащие к семейству толстянковых (*Crassulaceae* - *Sedum*, *Sempervivum*). Эти растения накапливают влагу в толстых, мясистых стеблях или в утолщенных листьях. Листовыми суккулентами являются агавы, алоэ, очиток, молодило. К стеблевым суккулентам относятся кактусы, молочаи. Испаряющая поверхность сильно сокращена. Листья часто редуцированы, вся поверхность покрыта толстым слоем кутикулы, благодаря этому они являются ограничено транспирирующими растениями. Суккуленты обладают неглубокой, но широко распространяющейся корневой системой. Клетки корня характеризуются сравнительно низкой концентрацией клеточного сока. Эта группа растений произрастает в районах, где резко засушливые периоды сменяются периодами дождей, их корневая система приспособлена к поглощению этой дождевой воды. В остальное время они живут за счет воды, запасаемой в мясистых органах, причем эта вода тратится чрезвычайно медленно. По мере уменьшения содержания воды в клетках интенсивность транспирации падает.

Суккуленты обладают своеобразным обменом веществ, получившим название САМ-метаболизм. У растений с этим типом обмена днем устьица закрыты, а ночью они открываются, что обеспечивает резкое уменьшение расходования воды в процессе транспирации. Углекислый газ накапливается в ночной период в виде органических кислот. В дневные часы акцептированный  $\text{CO}_2$  высвобождается и используется в процессе фотосинтеза. Указанная особенность позволяет этим растениям осуществлять фотосинтез при закрытых днем устьицах. Все же фотосинтез у таких растений идет чрезвычайно медленно. Поэтому для них характерно крайне медленное накопление сухого вещества и низкие темпы роста. Следствием специфического обмена веществ является большое содержание связанной воды и высокая вязкость цитоплазмы.

Растения этой группы не являются устойчивыми к засухе, к водному стрессу. Так, кактусы обезвоживание переносят сравнительно плохо (следствие невысокой эластичности цитоплазмы), начинают страдать и погибают. Вместе с тем они устойчивы к высоким температурам. Таким образом, это растения, запасающие воду и экономно ее расходующие в процессе медленного роста.

2. *Эксерофиты* (настоящие ксерофиты) – растения, обладающие способностью резко сокращать транспирацию в условиях недостатка воды. Для этой группы растений характерен ряд приспособлений к сокращению потери воды: высокая эластичность цитоплазмы, низкая оводненность, высокая водоудерживающая способность и вязкость. Низкий осмотический потенциал клеточного сока позволяет поглощать воду из почвы.

В ряде случаев подземные органы этих растений, особенно в верхних частях, покрыты толстым слоем пробки. Иногда пробкой покрываются и стебли. Листья покрыты толстым слоем кутикулы, многие имеют волоски. Некоторые представители этой группы растений имеют различные типы дополнительной защиты устьиц. К ним можно отнести расположение устьиц в ямках, закупоривание устьичных щелей восковыми и смолистыми пробочками. Соприкосновение устьичных щелей с окружающей средой уменьшается также у некоторых растений путем свертывания листьев в трубку. Вместе с тем для этой группы растений характерна в высокой степени способность переносить обезвоживание, состояние длительного завядания. Особенно хорошо переносят потерю воды растения с жесткими листьями (склерофиты), которые и в состоянии тургора имеют сравнительно мало воды. Эти растения характеризуются большим развитием механических тканей. Листья у них жесткие, что позволяет при потере тургора избежать механических повреждений. К этой группе растений относится саксаул, песчаная акация, аристида, некоторые полыни и др.

3. *Гемиксерофиты* (полуксерофиты) – это растения, у которых сильно развиты приспособления к добыванию воды. У них глубоко идущая, сильно разветвленная корневая система. Клетки корня обладают, как правило, высокой концентрацией клеточного сока, низким (очень отрицательным) водным потенциалом. Благодаря указанным особенностям эти растения могут использовать для сбора воды очень большие объемы почвы. Их корневые системы достигают даже грунтовых вод, если последние лежат не слишком глубоко. Растения данного типа обладают хорошо развитой проводящей системой. Листья у них тонкие, с очень густой сетью жилок, что сокращает путь передвижения воды к живым клеткам листа до минимума. Это растения с очень высокой интенсивностью транспирации. Даже в очень жаркие, сухие дни они держат устьица открытыми. Благодаря высокой интенсивности транспирации температура листьев значительно понижается, что позволяет осуществлять процесс фотосинтеза при высоких дневных температурах. К таким тонколиственным, высокотранспирирующим ксерофитам принадлежат степная люцерна, дикий арбуз, шалфей, резак. Листья некоторых из них покрыты волосками. Волоски создают как бы экран, который дополнительно защищает листья от перегрева.

4. Растения, избегающие засуху (*псевдоксерофиты*). Эти растения не обладают признаками засухоустойчивости, но имеют короткий вегетационный период, приурочивая весь жизненный цикл к периоду дождей. Эфемеры переносят засуху в виде семян (маки), а эфемероиды - в виде луковиц, корневищ, клубней (нарцисс, ревень и др.).

5. *Пойкилоксерофиты* - растения, не регулирующие своего водного режима. В период засухи эти растения впадают в состояние анабиоза (согласно П.А. Генкелю –

криптобиоза). *Криптобиоз* - это состояние, при котором обмен веществ либо прекращается, либо резко тормозится, однако вся организация жизни сохраняется. К этой группе растений относится большинство лишайников, некоторые водоросли, папоротники и небольшое число покрытосеменных. Отличительной особенностью пойкилоксерофитов является способность протопласта при сильном обезвоживании переходить в гель. Эта группа растений может, не теряя жизнеспособности, доходить до воздушно-сухого состояния и в таком виде переносить периоды засух. После дождей растения этого типа быстро переходят к нормальной жизнедеятельности. Таким образом, обезвоживание для них является не патологией, а нормальным физиологическим состоянием.

6. *Эпифиты* – эти растения поселяются на стволах и побегах других растений, используя их только для прикрепления. Несмотря на то, что эпифиты наиболее широко распространены во влажных тропических лесах, они часто попадают в условия недостатка воды, потому что могут использовать только стекающую по стволам воду, поглощать ее из влажного воздуха и собирать ее во время дождя в специальные органы (бульбусы). Поэтому их и относят к ксерофитам. Воду они тоже расходуют экономно.

Таковы основные типы ксерофитов. Естественно, что в природе нет строгого разграничения и существует много переходных типов. В узком смысле слова устойчивыми к засухе являются лишь эксксерофиты и пойкилоксерофиты, которые действительно способны переносить обезвоживание.

В процессе длительной эволюции растения-ксерофиты сформировали разные механизмы выживания в условиях засушливых местообитаний. Это эволюционные адаптации, которые передаются по наследству, постоянны и проявляются на уровне целого организма (Пахомова, 1999; Кузнецов, 2005).

**Повышение засухоустойчивости растений.** Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений повышается в результате предпосевного закаливания (Генкедь, 1982). Адаптация к обезвоживанию происходит в семенах, которые перед посевом после однократного намачивания вновь высушиваются. Для растений, выращенных из таких семян, характерны морфологические признаки ксероморфности, коррелирующие с их большей засухоустойчивостью.

В ряде исследований показано увеличение устойчивости растений к засухе при намачивании семян в растворах микроэлементов, например, бора, меди (М.Я. Школьник). Имеются также данные, что улучшение условий питания путем внесения удобрений (например, калийных) способствует более экономному расходованию воды, снижает транспирационный коэффициент. Повышению засухоустойчивости растений способствует обработка растений гормональными веществами, в частности абсцизовой кисло-

той. С этой целью также используют аналоги цитокининов (картолин) и ретарданты (хлорхолинхлорид).

В настоящее время делаются попытки получения трансгенных растений, у которых в геном вводятся гены, кодирующие ферменты синтеза протекторных соединений, например, пролина.

Важными мерами борьбы с засухой являются агротехнические меры, направленные на сбережение влаги (черные пары, весеннее боронование, прикатывание почвы и др.). Большое значение для создания благоприятных климатических условий имеет культивирование лесных полос. Показано, что лесные полосы повышают влажность воздуха на прилегающих плантациях, уменьшают силу ветра, что, в свою очередь, снижает потерю воды растениями в процессе транспирации.

Диапазон температур, действующих в природе на растения, достаточно широк: от  $-77^{\circ}\text{C}$  до  $+55^{\circ}\text{C}$ , т.е. составляет  $132^{\circ}\text{C}$ . Наиболее благоприятными для жизни большинства наземных организмов являются температуры  $+15 - +30^{\circ}\text{C}$ . Из цветковых растений особенно устойчивы суккуленты. Некоторые кактусы и представители семейства толстянковых (*Crassulaceae*) могут выдерживать нагревание солнечными лучами до  $+55 - +65^{\circ}\text{C}$ . Из культурных растений жароустойчивостью обладают теплолюбивые растения южных широт - сорго, рис, хлопчатник, клещевина. Наиболее устойчивы к высоким температурам некоторые сине-зеленые водоросли и бактерии, живущие в горячих источниках при температуре  $+70^{\circ}\text{C}$  и выше. Для каждого вида имеется интервал температур, когда интенсивность физиологических процессов максимальна. Большинство растений повреждается при температуре  $35-40^{\circ}\text{C}$ . В покоящемся состоянии клетки могут переносить экстремально высокие температуры.

Растения относят к **пойкилотермным** (греч. *poikilos* - разный, *therme* - жар) организмам, у которых температура тела меняется в зависимости от температуры окружающей среды. Однако в действительности растения являются **ограниченными пойкилотермами**, поскольку способны частично регулировать температуру своих тканей за счет транспирации. Иногда температура тканей растения может быть выше температуры окружающего воздуха. Например, днем при нагревании солнечными лучами температура листьев при безветренной погоде обычно бывает выше температуры воздуха на  $4-7^{\circ}\text{C}$ . Некоторые кактусы могут нагреваться в солнечные летние дни до температуры  $+50 - +57^{\circ}\text{C}$ . Температура сочных плодов растений, освещенных ярким солнцем, может достигать  $+50^{\circ}\text{C}$ .

Организмы в зависимости от их температурного оптимума можно разделить на *термофильные* (выше  $50^{\circ}\text{C}$ ), *теплолюбивые* ( $25-50^{\circ}\text{C}$ ), *умеренно теплолюбивые* ( $15-$

25°C) и *холодолюбивые* (5-15°C). Среди высших растений термофильных организмов нет.

Устойчивость растений к высоким температурам называют **жароустойчивостью**, или **термотолерантностью**. Жароустойчивость, особенно в южных районах, означает устойчивость к двум факторам: к высокой температуре и прямой солнечной радиации. Повышенная температура особенно опасна для растений при сильной освещенности. Существует определенная связь между условиями жизни растений и их жароустойчивостью. Чем суше местообитание и чем выше температура воздуха, тем больше жароустойчивость организма.

По жароустойчивости растения можно разделить на 3 группы (Лосева, 1988):

1) жаростойкие – главным образом низшие растения, например, термофильные бактерии и сине-зеленые водоросли. Эта группа организмов способна выдерживать повышение температуры до 75-90°C;

2) жаровыносливые – растения сухих мест обитания: суккуленты (выдерживают повышение температуры до 60°C) и ксерофиты (до 54°C);

3) нежаростойкие – мезофиты и водные растения. Мезофиты солнечных мест обитания могут переносить +40-47°C, затененных – приблизительно +40-42°C; водные растения, кроме сине-зеленых водорослей, выдерживают повышение температуры до 38-42°C.

**Влияние высоких температур на физиологические процессы растений.** Температура влияет на скорость диффузии и, как следствие, на скорость химических реакций (**прямое** влияние). Кроме того, она вызывает изменение структуры белковых макромолекул (**косвенное** влияние). Это приводит не только к изменению активности ферментов, но и к увеличению проницаемости мембран, нарушению гомеостаза, изменению взаимодействия между липидами, комплементарными цепями нуклеиновых кислот, нуклеиновыми кислотами и белками, гормонами и рецепторами. Денатурация белков и нарушения структуры мембран являются первыми звеньями повреждения клеток при высокой температуре.

Непосредственной реакцией на температурное воздействие является изменение текучести мембран. Под влиянием высокой температуры в мембранах увеличивается количество ненасыщенных фосфолипидов. В результате состав и структура мембраны изменяются и, как следствие, происходит увеличение проницаемости мембраны выделение из клетки водорастворимых веществ. Повышенная текучесть мембранных липидов при высокой температуре может сопровождаться потерей активности связанных с мембранами ферментов и нарушением работы переносчиков электронов.

От состояния липидов в тилакоидах хлоропластов в значительной степени зависят фотохимические реакции и фотофосфорилирование. Нагрев хлоропластов, например, шпината, до +30°C вызывает снижение интенсивности фотофосфорилирования, а при температуре около +40 °C подавляется циклическое фотофосфорилирование. Наиболее чувствительна к повышенной температуре фотосистема II, а главный фермент С<sub>3</sub>-цикла — Рубискокарбоксилаза — устойчив к высокой температуре.

Дыхание также ингибируется при высоких температурах. Однако оптимальные температуры фотосинтеза ниже оптимальных температур дыхания. Это означает, что при перегреве, когда интенсивность фотосинтеза резко падает, интенсивность дыхания еще продолжает расти. В этих условиях дыхание может быть поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций. Дальнейшее повышение температуры до +45-52°C, особенно если она действует 3-6 ч, приводит к разобщению окисления и фосфорилирования и снижению образования молекул АТФ. При таких высоких температурах клетка не имеет энергии для синтеза макромолекул и сохранения структуры мембран и органелл. Правда, энергетические потребности растения в этих условиях тоже снижаются, так как заторможены рост и отток веществ.

При действии высокой температуры (гипертермия) изменяется вязкость цитоплазмы: чаще увеличивается, реже уменьшается, но этот процесс обратим даже при действии температуры +51°C в течение 5 мин. В основе изменения вязкости цитоплазмы при повышении температуры лежит изменение цитоскелета.

Температура существенно влияет на водный статус растения. Одной из самых быстрых реакций на действие высокой температуры является повышение интенсивности транспирации, что сопровождается возникновением у растения водного дефицита.

Высокая температура нарушает также опыление и оплодотворение, что приводит к недоразвитию семян. У злаков высокие температуры в период заложения колосков и цветков приводят к уменьшению их числа. У многих растений высокие температуры в период цветения вызывают стерильность цветков и опадание завязей (Кузнецов, 2005).

**Адаптация растений к высоким температурам.** В процессе эволюции формировались и закреплялись различные механизмы адаптации, делающие растение более устойчивым к высоким температурам. Выработка таких механизмов шла в нескольких направлениях: уменьшение перегрева за счет транспирации; защита от тепловых повреждений (опушение листьев, толстая кутикула); стабилизация метаболических процессов (более жесткая структура мембран, низкое содержание воды в клетке); высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания. В случаях, если повреждающее действие высокой температуры превышает защитные возможности морфо-анатомических и физиологических приспособлений, включается следующий механизм защиты: образуются так

называемые *белки теплового шока* (БТШ). БТШ – это последний «рубеж обороны» живой клетки, который запускается в ответ на повреждающее действие высоких температур. Они были открыты в 1962 г. у дрозофилы, потом у человека, затем у растений (1980 г.) и микроорганизмов. БТШ помогают клетке выжить при действии температурного стрессора и восстановить физиологические процессы после его прекращения. БТШ образуются в результате экспрессии определенных генов. Некоторые из этих БТШ синтезируются не только при повышенной температуре, но и при других стресс-факторах, например, при недостатке воды, низких температурах, действии солей. Показано, что после действия одного стрессора клетки становятся устойчивыми к другим. Так, томаты после 48-часового действия 38°C выдерживали температуру 2°C 21 сутки.

БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер. Длительный синтез БТШ невозможен из-за крайне высокой потребности в энергии.

Транзитный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при нелетальном повышении температуры. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации.

В настоящее время выделяют 5 групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофиллы и человека идентичны на 75%. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы белков теплового шока растений по сравнению с другими организмами является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15-30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. БТШ локализуются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах и функционируют в клетках в виде высокомолекулярных комплексов. Также имеются индивидуальные БТШ, обладающие протеолитическими свойствами, что свидетельствует о важности данной системы для выживания организма в экстремальных ус-

ловиях и создают условия для формирования более совершенных долговременных механизмов адаптации (Лозовская, 1982; Кузнецов, 2005).

### **Устойчивость растений к низким температурам**

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозостойкость. Выделяют также понятие зимостойкость растений.

**Холодостойкость растений** – способность теплолюбивых растений переносить низкие положительные температуры. Теплолюбивые растения сильно страдают при положительных пониженных температурах. Внешними симптомами страдания растений являются завядание листьев, появление некротических пятен.

Причины повреждения и гибели этих растений под действием пониженных температур: увеличение проницаемости мембран, разобщение окислительного фосфорилирования и дыхания, фотосинтетического фосфорилирования и темновой фазы фотосинтеза, нарушение белкового синтеза и накопление токсичных веществ. Основной причиной повреждения теплолюбивых растений при охлаждении является переход мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в гель. Изменение физического состояния мембран влияет на активность  $H^+$ -АТФаз, переносчиков белков ионных каналов и многих ферментов. Мембраны теряют свою эластичность. В результате увеличивается проницаемость мембран и через плазмалемму и тонопласт интенсивно выделяются водорастворимые соединения. Органические кислоты из вакуоли поступают в хлоропласт, и хлорофилл превращается в феофитин.

Низкие температуры (+4°C) вызывают у теплолюбивых растений (огурцы, томаты) уменьшение интенсивности дыхания. Однако в первые часы понижения температуры в клетках иногда увеличивается количество АТФ, поскольку ростовые процессы, требующие большого количества энергии, в первые часы охлаждения тормозятся. Если пониженные температуры действуют долго, то количество АТФ потом падает. Дефицит АТФ становится причиной слабого поглощения солей корневой системой, в результате нарушается поступление воды из почвы.

Нарушается согласованность в работе ферментов, катализирующих ход различных реакций, следствием чего является резкое увеличение количества эндогенных токсинов (ацетальдегид, этанол и др.). При пониженной температуре почвы у большинства растений подавляется поглощение нитратов и уменьшается их транспорт из корней в листья. Уменьшение скорости оттока еще больше ухудшает поглощение нитратного азота.

При длительном действии пониженных температур увеличивается продолжительность всех фаз митотического цикла и снижается скорость роста клеток в фазе растяже-

ния. Раньше начинается синтез лигнина, поэтому клетки, не достигнув своего окончательного размера, переходят к дифференцировке.

**Адаптация теплолюбивых растений к низким положительным температурам.** Защитное значение при действии низких положительных температур на теплолюбивые растения имеет ряд приспособлений. Прежде всего, это поддержание стабильности мембран и предотвращение утечки ионов. Устойчивые растения отличаются большей долей ненасыщенных жирных кислот в составе фосфолипидов мембран. Это позволяет поддерживать подвижность мембран и предохраняет от разрушений. В этой связи большую роль выполняют ферменты ацетилтрансферазы и десатуразы. Последние приводят к образованию двойных связей в насыщенных жирных кислотах.

Приспособительные реакции к низким положительным температурам проявляются в способности поддерживать метаболизм при ее снижении. Это достигается более широким температурным диапазоном работы ферментов, синтезом протекторных соединений. У устойчивых растений возрастает роль пентозофосфатного пути дыхания, эффективность работы антиоксидантной системы, синтезируются стрессовые белки. Показано, что при действии низких положительных температур индуцируется синтез низкомолекулярных белков.

Для повышения холодостойкости используется предпосевное замачивание семян. Для этого наклюнувшиеся семена теплолюбивых культур в течение нескольких суток выдерживают в условиях чередующихся температур: 12 ч при 1-5°C, 12ч при 15-22°C. Эффективным является и использование микроэлементов (Zn, Mn, Cu, B, Mo). Так, замачивание семян в растворах борной кислоты, сульфата цинка или сульфата меди повышает холодоустойчивость растений. Есть данные о положительном влиянии АБК, цитокининов, хлорхолинхлорида на холодоустойчивость.

**Морозоустойчивость растений** – способность растений переносить отрицательные температуры. Двулетние и многолетние растения, растущие в умеренной полосе, периодически подвергаются воздействию низких отрицательных температур. Разные растения обладают неодинаковой устойчивостью к этому воздействию.

Причины гибели растений от мороза:

1. Действие низких отрицательных температур находится в зависимости от состояния растений и, в частности, от оводненности тканей организма. Так, сухие семена могут выносить понижение температуры до -196°C (температура жидкого азота). Основное повреждающее влияние на растительный организм оказывает льдообразование. При этом лед может образовываться как в самой клетке, так и вне клетки. При быстром понижении температуры образование льда происходит внутри клетки (в цитоплазме, вакуолях). При постепенном снижении температуры кристаллы льда образуются в пер-

вую очередь в межклетниках. Плазмалемма препятствует проникновению кристаллов льда внутрь клетки. Содержимое клетки находится в переохлажденном состоянии. Гибель клетки и организма в целом может происходить в результате того, что образовавшиеся в межклетниках кристаллы льда, оттягивая воду из клетки, вызывают ее обезвоживание и одновременно оказывают на цитоплазму механическое давление, повреждающее клеточные структуры. Это вызывает ряд последствий – потерю тургора, повышение концентрации клеточного сока, резкое уменьшение объема клеток, сдвиг значений pH в неблагоприятную сторону.

2. Одной из наиболее ранних реакций на охлаждение является окислительный стресс. Усиление перекисного окисления липидов происходит благодаря накоплению активных форм кислорода. Изменяется соотношение ненасыщенных и насыщенных жирных кислот. Возможно, именно это является началом холодового повреждения плазмалеммы, мембран митохондрий и хлоропластов, повышения их проницаемости. Происходит повышение вязкости липидной фазы мембран, нарушаются функции мембранных белков, работа транспортных систем клетки. Плазмалемма теряет полупроницаемость. Нарушается работа ферментов, локализованных на мембранах хлоропластов и митохондрий, и связанные с ними процессы окислительного и фотосинтетического фосфорилирования. Интенсивность фотосинтеза снижается, уменьшается отток ассимилятов. Именно изменение свойств мембран является первой причиной повреждения клеток. В некоторых случаях повреждение мембран наступает при оттаивании. Таким образом, если клетка не прошла процесса закаливания, цитоплазма свертывается из-за совместного влияния обезвоживания и механического давления образовавшихся в межклетниках кристаллов льда.

**Адаптации растений к отрицательным температурам.** Существуют два типа приспособлений к действию отрицательных температур: уход от повреждающего действия фактора (пассивная адаптация) и повышение выживаемости (активная адаптация).

Уход от повреждающего действия низких температур достигается, прежде всего, за счет короткого онтогенеза – это уход *во времени*. У однолетних растений жизненный цикл заканчивается до наступления отрицательных температур. Эти растения до наступления осенних холодов успевают дать семена.

Большая часть многолетников теряет свои надземные органы и перезимовывает в виде луковиц, клубней или корневищ, хорошо защищенных от мороза слоем почвы и снега – это уход *в пространстве* от повреждающего действия низких температур.

**Закаливание** – это обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям, происходящее под влиянием определенных внешних условий, отно-

сится к активной адаптации. Физиологическая природа процесса закаливания к отрицательным температурам была раскрыта благодаря работам И.И. Туманова и его школы.

В результате процесса закаливания морозоустойчивость организма резко повышается. Способностью к закаливанию обладают не все растительные организмы, она зависит от вида растения, его происхождения. Растения южного происхождения к закаливанию не способны. У растений северных широт процесс закаливания приурочен лишь к определенным этапам развития.

Для приобретения способности к закаливанию растения должны закончить процессы роста. Сигналом к прекращению роста и стимулом для изменений в гормональной системе для растений является сокращение фотопериода и снижение температуры. Ослабляется синтез ИУК и гиббереллинов, усиливается. Другим условием для приобретения способности к закаливанию является завершение оттока веществ. Если в течение лета у растений процессы роста не успели закончиться, то это может вызвать массовую гибель растений зимой. Происходит образование АБК и этилена. Это и приводит к торможению ростовых процессов.

Закаливание растений проходит в две фазы:

**Первая фаза** закаливания проходит на свету при несколько пониженных плюсовых температурах (днем около 10°C, ночью около 2°C) и умеренной влажности. В эту фазу продолжается дальнейшее замедление, и даже полная остановка ростовых процессов.

Особенное значение в развитии устойчивости растений к морозу в эту фазу имеет накопление веществ-криопротекторов, выполняющих защитную функцию: сахарозы, моносахаридов, растворимых белков и др. Накапливаясь в клетках, сахара повышают концентрацию клеточного сока, снижают водный потенциал. Чем выше концентрация раствора, тем ниже его точка замерзания, поэтому накопление сахаров стабилизирует клеточные структуры, в частности хлоропласты, благодаря чему они продолжают функционировать. Процесс фотофосфорилирования продолжается даже при отрицательных температурах.

В первую фазу закаливания происходит также уменьшение содержания свободной воды. Излишняя влажность почвы (дождливая осень) препятствует прохождению процесса закаливания. Чем меньше в клетках и тканях содержание воды, тем меньше образуется льда и тем меньше опасность повреждения. В составе мембран возрастает уровень и изменяется структура фосфолипидов. Повышается содержание ненасыщенных жирных кислот. Это позволяет поддерживать высокую проницаемость мембран, необходимую для транспорта воды. Происходит перестройка ферментных систем процесса дыхания, возрастает альтернативный путь дыхания, что усиливает рассеивание энергии в виде тепла.

Среди механизмов адаптации к действию пониженных температур – синтез ряда стрессовых белков, к которым относят десатуразы, дегидрины – *LEA-белки*, а также белки холодового шока – БХШ. Эти гидрофильные белки синтезируются в цитоплазме под действием низких температур и выделяются в клеточную стенку. БХШ располагаются на поверхности кристаллов льда, препятствуют их росту, тормозят образование межклеточного льда. БХШ разобщают окислительное фосфорилирование, что позволяет использовать энергию окисления на повышение температуры органов растений на 4–7°C выше окружающего воздуха.

К концу первой фазы закаливания клетки растений переходят в покоящееся состояние. Происходит процесс обособления цитоплазмы, что, в свою очередь, снижает возможность ее повреждения образующимися в межклетниках кристаллами льда. Особенно интенсивно перестройка обмена веществ протекает в период второй фазы закаливания.

**Вторая фаза** закаливания протекает при дальнейшем понижении температуры (около 0°C) и не требует света. В связи с этим для травянистых растений она может протекать и под снегом. В эту фазу происходит отток воды из клеток, а также перестройка структуры протопласта. Продолжается новообразование специфических, устойчивых к обезвоживанию белков. Важное значение имеет изменение межмолекулярных связей белков цитоплазмы. При обезвоживании, происходящем под влиянием льдообразования, происходит сближение белковых молекул. Связи между ними рвутся и не восстанавливаются в прежнем виде из-за слишком сильного сближения и деформации белковых молекул. В связи с этим большое значение имеет наличие сульфгидрильных и других гидрофильных группировок, которые способствуют удержанию воды и препятствуют сближению молекул белка. Перестройка цитоплазмы способствует увеличению ее проницаемости для воды. Благодаря более быстрому оттоку воды уменьшается опасность внутриклеточного льдообразования. Не для всех растений необходимо протекание процессов закаливания в две фазы. У древесных растений, обладающих достаточным количеством сахаров, сразу протекают изменения, соответствующие второй.

Морозоустойчивость – комплексный признак, запрограммированный генетически, однако он проявляется в определенных условиях среды. Повышение температуры весной сопровождается противоположными изменениями. Поэтому весной растения часто гибнут даже от небольших заморозков.

Повышение морозоустойчивости растений имеет большое практическое значение. Для предохранения растений от повреждения морозом важно правильно организовать их питание в осенний период. Усиление фосфорного питания повышает устойчивость

растений к морозу, тогда как азотные удобрения, способствуя процессам роста, делают растения более чувствительными. Благоприятное влияние на морозоустойчивость оказывает обработка такими микроэлементами как цинк, молибден, кобальт. Очень большое значение имеет также выведение морозоустойчивых сортов растений. Делаются попытки создания морозоустойчивых трансгенных растений путем введения генов, кодирующих ферменты синтеза веществ-криопротекторов, например, пролина и бетаина.

**Зимостойкость растений.** В зимний период растительный организм, помимо прямого влияния мороза, подвергается еще ряду неблагоприятных воздействий. Особенно многочисленные неблагоприятные воздействия испытывают травянистые многолетние и однолетние растения. Так, озимые растения могут погибать от слишком большого снежного покрова – *выпревание растений*. Это связано с тем, что под снегом температура несколько повышается (около 0°C) и процесс дыхания идет довольно интенсивно. В результате происходит такая сильная трата сахаров, что растения могут погибнуть от истощения. Кроме того, такие растения легко поражаются снежной плесенью, что также приводит к гибели.

Частой причиной зимней гибели растений является повреждение, связанное с образованием ледяной корки – *выпирание растений*. Образованию ледяной корки способствует наступление морозов при отсутствии снежного покрова. При образовании в почве льда происходит оттягивание воды из нижних слоев почвы, корни растения разрываются, что, естественно, приводит к их гибели. В этом случае важно, чтобы растения обладали большой устойчивостью корневых систем, большой способностью их к растяжению.

В весенний период растения погибают прежде всего *от возврата холодов*. Растения, перенесшие в зимний период температуру –30°C, могут погибнуть весной при небольших заморозках. Кроме того, весной в пониженных местах в период таяния снега накапливается вода, и растения могут пострадать от *вымокания*. В этом случае причиной гибели растений служит резкий недостаток кислорода. При недостатке кислорода в клетках растений начинается процесс брожения, что может вызвать прямое отравление организма продуктами брожения, в частности спиртом.

Деревья и кустарники, зимующие побеги которых располагаются выше снежного покрова, зимой могут сильно высохнуть (*зимняя засуха*). Хотя они теряют листья, наиболее сильно транспирирующие органы, вода, тем не менее, испаряется с поверхности ветвей и стволов через чечевички, однако поступление воды в корни из замерзшей почвы прекращается. Поэтому при сильных и продолжительных ветрах, а также при значительном нагревании солнечными лучами, особенно в ясные дни, к концу зимы побеги могут потерять до 50% имеющейся воды и погибнуть от высыхания.

В районах с солнечной зимой на южной стороне ветвей и молодых стволах появляются *ожоги*. У неопробковевших частей растений клетки под влиянием солнечных лучей нагреваются, теряют в зимнее время морозостойкость и не выдерживают ночных морозов. В образующиеся раны попадает инфекция.

Таким образом, причины зимних повреждений и даже гибели растений очень разнообразны (Кузнецов, 2005; Якушина, 2005).

#### . Солеустойчивость

Растения, устойчивые к засолению, называют галофитами (от греч. galos - соль, Phytos - растение). Они отличаются от гликофитов - растений незасоленных водоемов и почв - рядом анатомических и метаболических особенностей. У гликофитов при засолении снижается рост клеток растяжением, нарушается азотный обмен и накапливается токсичный аммиак.

Все галофиты делят на три группы:

1. Настоящие галофиты (эугалофиты) - наиболее устойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительное количество солей. Поэтому они обладают большой сосущей силой, позволяющей поглощать воду из сильно засоленной почвы. Для растений этой группы характерна мясистость листьев, которая исчезает при выращивании их на незасоленных почвах.

2. Солевыделяющие галофиты (криногалофиты), поглощая соли, не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток на поверхность листьев с помощью секреторных железок. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств воды. Соли удаляются с опадающими листьями. У некоторых растений избавление от избытка солей происходит без поглощения больших количеств воды, так как соль выделяется в вакуоль клетки-головки листового волоска с последующим ее обламыванием и восстановлением.

3. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Высокое осмотическое давление в их клетках поддерживается за счет продуктов фотосинтеза, а клетки малопроницаемы для солей.

Солеустойчивость растений увеличивается после предпосевного закаливания семян. Семена замачивают один час в 3 % растворе NaCl с последующим промыванием водой в течение 1,5 часа. Этот прием повышает устойчивость растений к хлоридному засолению. Для закалки к сульфатному засолению семена в течение суток вымачивают в 0,2 %-ном растворе сульфата магния.

Около  $9 \cdot 10^8$  га всех земель планеты имеют повышенное содержание солей, количество засоленных почв с каждым годом возрастает. Особую тревогу вызывает увеличе-

ние в почвах содержания солей, которое происходит в результате их искусственного орошения.

Существуют разные типы засоления: хлоридное ( $\text{NaCl}$ ), сульфатное ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), карбонатное ( $\text{NaHCO}_3$ ) и смешанное. Преобладающим катионом в таких почвах является натрий, но встречаются также карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. Высокая концентрация солей в почвах не только затрудняет поступление воды, но может прямо повреждать растения и даже нарушать структуру почвы, снижая ее пористость и ухудшая водопоглотительные свойства. Во влажных районах преобладает хлоридное засоление, в степях и пустынях – сульфатное и карбонатное.

**Влияние засоления на физиологические процессы.** Главными причинами гибели растений при засолении являются нарушение ионного гомеостаза и токсичное действие солей, а также гиперосмотический стресс.

Высокие концентрации солей влияют на структуру органелл. По степени устойчивости к избытку солей, например хлорида натрия, органеллы можно расположить в такой последовательности: митохондрии – ядро – хлоропласты – рибосомы. В хлоропластах при засолении накапливается много ионов натрия и хлора, что приводит к разрушению гран. Избыток в цитоплазме этих ионов вызывает набухание не только хлоропластов, но и митохондрий. Процесс фотосинтетического транспорта электронов достаточно солеустойчив, однако восстановление углерода и фосфорилирование нарушаются при избыточном содержании ионов в клетках.

В условиях засоления в почвенных растворах преобладают одновалентные ионы, например хлор, натрий, вызывающие увеличение проницаемости мембран, в частности тонопласта. В результате кислоты клеточного сока проникают в хлоропласты, действуют на хлорофилл, превращая его в феофитин.

При слабом засолении у растений-галиофитов тормозится *рост*, резко снижается прирост сухой массы и обесцвечиваются листья. Обычно соли сильнее угнетают рост корней, чем надземных органов, возможно, потому, что корни в отличие от побегов постоянно находятся в контакте с засоленной почвой. Соли повреждают клетки зоны растяжения и зоны корневых волосков – главных зон поглощения солей и поступления воды. Повреждение этих зон увеличивает водный дефицит в тканях, несмотря на снижение интенсивности транспирации. Повреждение клеток в зоне корневых волосков является причиной плохого поглощения элементов минерального питания, прежде всего азота, фосфора и калия. В результате растения голодают. Засоление приводит к нарушению соотношения между поглощением натрия, калия и магния: интенсивное поглощение натрия уменьшает поглощение калия и магния.

В клетках корней снижается проницаемость мембран для воды – это одно из приспособлений растения к водному режиму засоленной почвы.

Избыток солей в почве может вызвать асинхронные деления меристематических клеток, но всего сильнее оно подавляет растяжение клеток. В результате возникает ксероморфная структура.

Кратковременное засоление повышает интенсивность дыхания, длительное – приводит к снижению его интенсивности. При засолении нарушается сопряженность дыхания и синтеза АТФ.

**Механизмы адаптации растений-галофитов к избыточному засолению.** На засоленных почвах развивается особая солевыносливая растительность. **Солеустойчивость** (галотолерантность) – это устойчивость растений к повышенной концентрации солей в почве или в воде.

Растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности, называются **галофитами** (греч. *galas*– соль, *phyton*– растение). В природе солончаковые почвы имеют довольно богатую и разнообразную растительность. Растения пресных местообитаний, обладающие в отличие от галофитов весьма ограниченными способностями приспосабливаться в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в почве, называют **гликофитами** (греч. *glykys* – сладкий и *phyton* – растение). Для них уже вредно содержание соли в почве, равное 0,5%. В природе четкой границы между галофитами и гликофитами нет. Например, хлопчатник развивается при отсутствии засоления, но легко к нему адаптируется. Такие растения называют **факультативными галофитами**.

Известны **три основных механизма** адаптации галофитов к избыточным концентрациям солей:

- 1) поглощение большого количества солей и аккумуляирование их в вакуолях, что приводит к понижению водного потенциала клеточного сока и поступлению воды;
- 2) выделение поглощаемых растением солей с помощью специальных клеток и удаление избытка солей с опавшими листьями;
- 3) ограничение поглощения солей клетками корней.

Галофиты делят на три группы: соленакапливающие, солевыводящие и соленепроницаемые.

**Соленакапливающие галофиты** (эвгалофиты) обладают наибольшей устойчивостью к солям, хорошо растут и развиваются на наиболее засоленных почвах, поглощают из почвы большое количество солей. Некоторые солянки накапливают до 7% солей от массы клеточного сока, в результате чего водный потенциал клеток сильно уменьшается и вода поступает в них даже из засоленной почвы. Соль накапливается в вакуо-

лях, поэтому ее высокое содержание не влияет на цитоплазматические ферменты. К этой группе относятся преимущественно так называемые солянки (семейство маревых или лебедовых – *Chenopodiaceae*), растущие на мокрых солончаках, по берегам морей, соленых озер. Примерами таких растений могут служить солерос, сведа морская, сарсазан, некоторые виды тамарикса и др.

Одновременно с солями эти растения накапливают в тканях и воду. У одних растений в стеблях, у других в листьях развиваются водозапасающие ткани, поэтому у этих растений мясистые стебли и листья, что делает их похожими на кактусы или толстянковые, поэтому их иногда называют галосуккулентами. Эта «мясистость» (суккулентность) органов является наследственной, растения сохраняют ее и на незасоленных почвах; однако по мере увеличения концентрации почвенного раствора суккулентность возрастает. Для этих растений характерна пониженная интенсивность дыхания.

**Солевывделяющие галофиты** (криптогалофиты) – растения, как и солянки, поглощающие значительное количество солей, но не накапливающие их в клеточном соке, а выделяющие наружу. Солевывделяющие галофиты освобождаются от поступающих солей за счет выделения ионов против градиента концентрации. Эти функции выполняют мембраны специализированных клеток. Они поддерживают концентрацию натрия и хлора в цитозоле на низком уровне.

У видов лебеды поглощенные соли с транспирационным током доставляются сначала по сосудам, а потом по симпласту в живые пузыревидные клетки – трихомы, имеющиеся в эпидерме стеблей и листьев. В пузыревидной клетке ионы секретируются в крупную центральную вакуоль. Когда солей становится много, трихомы лопаются, и соль выходит на поверхность листа или стебля. На месте лопнувших образуются новые клетки. Поскольку от мезофилла до пузыревидных клеток имеется значительный градиент концентрации солей, перенос ионов в их вакуоли является активным процессом, т.е. требующим затраты энергии.

У видов тамарикса (гребенщик) имеются железки, которые секретируют соль наружу. Такая железка представляет собой комплекс из 8 клеток, из которых 6 являются секреторными, а две – базальными, собирательными. Из клеток мезофилла соль поступает в железку через собирательные клетки и движется по железке от клетки к клетке по плазмодесмам. Она накапливается в везикулах, которые потом сливаются с плазмалеммой. В результате соль выходит сначала в клеточную стенку, а потом через поры наружу. В сухую погоду растение покрывается сплошным слоем выделившихся из их клеток солей, часть которых сдувается ветром, часть смывается дождями.

К этой группе галофитов относятся распространенные в степях и пустынях виды лебеды, тамарикс и другие растения.

***Соленепроницаемые галофиты*** (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Для этих растений накопление солей в клетках так же опасно, как и для гликофитов. Мембраны клеток корней растений этой группы малопроницаемы для солей.

Низкий водный потенциал в клетках корней, необходимый для поступления воды из засоленного почвенного раствора, создается благодаря накоплению в клетках Сахаров, свободных аминокислот и других совместимых осмолитов. Осмотический потенциал в клетках этих растений иногда достигает очень низких значений. Для растений этой группы характерна высокая интенсивность фотосинтеза – как обязательное условие для накопления Сахаров. Типичными представителями этой группы являются различные виды полыни, например полынь соляная, и кохии (Кузнецов, 2005; Якушина, 2005).

**Борьба с засолением почв и повышение солеустойчивости растений.** В сельском хозяйстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация почв: орошение, создание хорошего дренажа и промывка почв после сбора урожая.

Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. На солонцах (почвы, содержащие много натрия) мелиорацию осуществляют с помощью гипсования, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного поглощающего комплекса и замещению его кальцием.

Одновременно с изучением действия солей на растения разрабатываются селекционные методы повышения их устойчивости к засолению. Опыты показали, что специальные линии некоторых растений-гликофитов могут обладать значительной устойчивостью к засолению. Например, солеустойчивая линия ячменя, выведенная Э. Эпштейном (США), дает урожай в условиях такой засоленности, при которой обычный ячмень погибает. Дальнейшая селекция этой линии может дать сорт для выращивания на засоленных почвах.

На Кубе в 80-е годы повысили соле- и засухоустойчивость картофеля и сахарного тростника, используя методы клеточной селекции. Каллусы, полученные из стеблей этих растений, последовательно выращивали на питательных средах, содержавших все большие концентрации NaCl. Выжившие в этих условиях клетки использовали для получения солеустойчивых растений.

В настоящее время наряду с выведением солеустойчивых сортов культурных растений методами классической генетики и клеточной селекции интенсивно развиваются методы геной инженерии, которые позволяют повысить устойчивость растений к избыточному засолению путем переноса в их геном чужеродных генов. Получаемые таким способом растения называют трансгенными. Эти чужеродные гены кодируют ферменты синтеза осмолитов, регуляторных белков и компонентов ионтранспортных сис-

тем. В настоящее время уже получено достаточно много трансгенных растений, обладающих повышенной солеустойчивостью (Кузнецов, 2005).

### **Устойчивость к недостатку кислорода**

Кислородная недостаточность (гипоксия) возникает при временном или постоянном переувлажнении, при заболачивании почвы, при образовании ледяной корки на озимых посевах и хранении сельскохозяйственной продукции. У растений, корни которых постоянно испытывают недостаток кислорода, в процессе длительной эволюции появились изменения в морфолого-анатомическом строении тканей: разрастание основания стебля, образование дополнительной поверхностной корневой системы и вентиляционных систем межклетников, необходимых для транспорта кислорода из надземной части растения в корни.

У некоторых растений для защиты от гипоксии активируется пентозофосфатный и гликолитический пути дыхания. В устойчивых к кислородному дефициту растениях не накапливаются токсичные продукты анаэробного распада. При недостатке кислорода как конечного акцептора электронов приспособительными оказываются процессы так называемого аноксического эндогенного окисления, в ходе которого электроны переносятся на такие вещества как нитраты, двойные связи ненасыщенных соединений (жирные кислоты, каротиноиды).

Для повышения устойчивости к гипоксии замачивают семена в растворах хлорхолин-хлорида, никотиновой кислоты или сульфата марганца.

Переувлажнение и даже затопление почв связано преимущественно с обильными поливами и сильными дождями. Особенно часто такое явление наблюдается на глинистых почвах. Быстрое таяние снегов и разлив рек тоже приводят к затоплению. В неблагоприятных условиях находятся растения прибрежных зон и болотных местообитаний. В условиях переувлажнения вода заполняет почвенное поровое пространство и практически вытесняет воздух. Корни растений, почвенные микроорганизмы и животные быстро используют весь имеющийся кислород, особенно при относительно высокой температуре. При этом растения испытывают недостаток кислорода – **гипоксию** (греч. *hupo* - под - приставка, указывающая на понижение против нормы; *axis* - кислород) или даже его полное отсутствие – **аноксию** (греч. *an* - частица отрицания; *oxis* - кислород), что отрицательно влияет на физиологические процессы и часто приводит к гибели. Растения могут пережить длительное затопление (2-3 нед.), если вода движется, как это бывает при разливе рек, так как движущаяся вода содержит достаточное количество кислорода для поддержания дыхания корней.

**Влияние недостатка кислорода на физиологические процессы растений.** Вред от затопления, даже временного, заключается прежде всего в том, что нарушается аэра-

ция почвы: замедляется диффузия газов к корням, исчезает кислород, увеличивается концентрация  $\text{CO}_2$  и корни попадают в условия аноксии. В результате в клетках прекращается транспорт электронов и окислительное фосфорилирование, не происходят реакции цикла трикарбоновых кислот, а идут лишь гликолиз, спиртовое и молочнокислое брожение. В результате из каждой молекулы гексозы образуется лишь 2, а не 36 молекул АТФ как при кислородном дыхании. Растение испытывает дефицит энергии для поддержания метаболических процессов. Одновременно накапливаются продукты неполного окисления дыхательного субстрата – органические кислоты и спирты. Они увеличивают проницаемость клеточных мембран, из клеток выделяются водорастворимые вещества, нарушается гомеостаз.

Аккумуляция лактата при остром дефиците кислорода способствует закислению внутриклеточной среды, а недостаток АТФ и нарушение работы  $\text{H}^+$ -АТФазы сопровождается интенсивным выходом протонов из вакуоли. Падение величины pH цитоплазмы называют **клеточным ацидозом**, наступление которого совпадает с необратимым нарушением метаболизма и гибелью клеток.

Уменьшение количества АТФ приводит к ухудшению поглощения солей, следовательно, в клетки поступает меньше воды. Недостаточно эффективное поглощение корнями минеральных элементов и их слабый транспорт в побеги сопровождается реутилизацией азота, фосфора и калия из более старых листьев в более молодые. Следствием этого является быстрое старение и гибель закончивших рост листьев. Недостаточное поглощение минеральных элементов, особенно азота, приводит к тому, что на болотах встречается много насекомоядных растений. Дефицит воды и минеральных элементов становится причиной торможения роста, снижения водного потенциала листьев и их увядания. Уменьшается интенсивность транспирации и газообмена.

Кроме прямого, недостаток кислорода оказывает на корни и косвенное влияние. В этих условиях в почве прекращаются нормальные окислительные процессы, вызываемые деятельностью аэробных бактерий, и развиваются анаэробные процессы, при этом накапливаются  $\text{CO}_2$ , органические кислоты и другие органические и неорганические вещества, многие из которых очень вредны для корней, поэтому их называют болотными токсинами. Корни начинают отмирать. Загнивание корней при затоплении приводит к гибели побегов.

**Адаптация растений к недостатку кислорода.** Обычные растения не могут жить на затопляемых и болотных почвах. Здесь растут только специально приспособленные растения – гидрофиты. Основная особенность строения гидрофитов – наличие аэренхимы. Аэренхима – основная ткань, содержащая очень крупные межклетники. Межклетники и воздушные полости в корнях, стеблях и черешках листьев сообщаются между

собой и служат резервуаром для кислорода, необходимого для дыхания всех тканей. Полости погруженных в воду частей растения сообщаются с устьицами не погруженных в нее листьев, что помогает поступлению атмосферного кислорода в органы, расположенные в воде. Кроме того, кислород, образующийся в процессе фотосинтеза, расширяясь при нагревании листьев солнечными лучами, накачивается по этим полостям в корни и поддерживает их дыхание. Развитие аэренхимы и воздушных полостей в листовой пластинке и черешке позволяет листьям плавать.

У гидрофитов не развивается механическая ткань. Отсутствие механических тканей компенсируется плавучестью отдельных органов, в частности листьев. У погруженных в воду органов не образуются кутины и суберин, благодаря чему они могут поглощать питательные вещества всей своей поверхностью дополнительно к тому, что поглощает корневая система.

У погруженных в воду листьев отсутствует транспирация, а у плавающих она интенсивна. Восходящий ток воды поддерживается у этих растений благодаря корневому давлению и выделению воды через гидатоды – водяные устьица. Эти растения не выносят даже небольшого обезвоживания.

Некоторые тропические болотные и прибрежные растения имеют дыхательные корни (пневматофоры), которые растут вертикально вверх и поднимаются над поверхностью почвы. Корневые чечевички у них настолько мелкие, что пропускают только воздух, но не воду. Во время прилива, когда пневматофоры полностью покрываются водой, кислород, содержащийся в межклетниках, расходуется на дыхание, а  $\text{CO}_2$  улетучивается; создается пониженное давление. Как только при отливе корни появляются над водой, в них начинает засасываться воздух. Таким образом, в пневматофорах происходит периодическое изменение содержания кислорода, синхронное ритму приливов и отливов. При отливе содержание кислорода почти равно 20%, а во время прилива падает до 10% и ниже.

Из культурных растений лишь очень немногие способны расти на переувлажненных почвах. Важнейшим из таких растений является рис. Первичная кора корня и стебля дифференцируется у риса в аэренхиму. По ее межклетникам происходит транспорт кислорода во все ткани. В воздушные полости корней риса кислород непрерывно поступает из надземных органов, в том числе это может быть и кислород, образующийся при фотосинтезе. Днем, когда идет фотосинтез, содержание кислорода в воздушных полостях листьев всегда больше, чем в атмосфере. Благодаря передвигающемуся из листьев воздуху в воздушных полостях корней поддерживается высокая концентрация кислорода. Некоторая часть кислорода диффундирует из корня в почву и, очевидно,

способствует улучшению почвенных условий, участвуя, например, в окислении токсичных веществ.

Для растений-мезофитов избыток воды в почве может быть так же губителен, как и ее недостаток. Непродолжительное затопление почвы вызывает повреждение и задержку роста растений, а длительное застаивание воды приводит к полной гибели растений.

У растений-мезофитов аэренхима в норме отсутствует. Она формируется в основании стебля и во вновь развивающихся корнях лишь в ответ на недостаток в тканях кислорода. Формирование этой ткани в стебле вызывает *этилен*. Образование этилена является сигналом для гибели клеток первичной коры корня и стебля, вместо них образуются полости, используемые для транспорта кислорода из надземных органов в корневую систему. Помимо этилена в запуске гибели клеток участвуют ионы кальция. Подобный процесс гибели клеток называют **апоптозом**, или программируемой смертью клеток. Биологический смысл апоптоза заключается в том, чтобы ценой гибели части клеток спасти жизнь всего организма.

У растений, растущих в условиях переувлажнения, корневая система располагается в поверхностных слоях почвы, ее масса и поглощающая поверхность могут уменьшиться на 50% и более из-за плохого развития корней второго порядка и корневых волосков, что также влияет на поглощение веществ и поступление воды. Выживаемость некоторых растений, например сахарного тростника, при затоплении связывают с их способностью образовывать придаточные корни на узлах, расположенных выше уровня воды. Образование придаточных корней стимулирует этилен. Придаточные корни снабжают побеги цитокининами.

Конечным результатом недостаточного снабжения водой надземных органов может быть формирование ксероморфной структуры. На первый взгляд кажется парадоксальным, что на сухих и на переувлажненных почвах растения имеют одинаковую структуру, но это объясняется недостаточным поглощением солей и ограниченным поступлением воды в обоих случаях. Помимо механизмов ухода от недостатка кислорода растения используют метаболические и молекулярные адаптивные реакции. Прежде всего, следует говорить о дыхании, липидном и гормональном обмене, а также о новообразовании белков аноксии. Интересно, что при аноксии у растений часть митохондрий увеличивается в 50-100 раз, превращаясь в одну гигантскую разветвленную митохондриальную структуру. Функция белков аноксии не известна. Тем не менее, можно полагать, что эти полипептиды являются компонентами системы шокового ответа.

Предполагают, что роль рецептора, воспринимающего аноксию, у растений может играть гемоглобин. Другими компонентами передачи этого раздражения являются ионы кальция,  $\text{Ca}^{2+}$ -зависимая протеинкиназа, кальмодулин, G-белки и транс-факторы. Бел-

ковые транс-факторы взаимодействуют с определенными регуляторными участками генов анаэробного ответа (цис-факторами) и запускают экспрессию этих генов. Последнее приводит к переключению аэробного метаболизма на анаэробный и обеспечивает адаптацию растений к условиям дефицита кислорода (Кузнецов, 2005; Якушина, 2005).

**Повышение устойчивости растений к недостатку кислорода.** Одним из агротехнических мероприятий, повышающих устойчивость растений к избыточному водоснабжению, является обработка растений и замачивание семян в растворах хлорхолинхлорида, сульфата марганца и никотиновой кислоты. В условиях гипо- и аноксии продлевают жизнедеятельность растений, способных к нитратному дыханию, подкормки нитратами (Полевой, 1989).

## 12.6. Газоустойчивость

Газоустойчивость - это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. Токсичные газы, попадая в листья, образуют кислоты или щелочи. Это приводит к изменению pH цитоплазмы, разрушению хлорофилла, нарушению клеточных мембран. Для разных видов растений характерен свой безопасный для жизнедеятельности уровень накопления токсичных газов. Так, лох, тополь и клен более устойчивы к хлору и сернистому газу ( $\text{SO}_2$ ), чем липа и каштан. Растения, устойчивые к засолению и другим стрессорам, имеют более высокую газоустойчивость.

Газоустойчивость растений повышается при оптимизации минерального питания и водоснабжения, а также в результате закаливания семян. Замачивание семян в слабых растворах соляной и серной кислот повышает устойчивость растений к кислым газам.

## 12.7. Радиоустойчивость

Различают прямое и косвенное действие радиации на живые организмы. Прямое действие энергии излучения на молекулу переводит ее в возбужденное или ионизированное состояние. Особенно опасны повреждения структуры ДНК: разрывы связей сахар-фосфат, дезаминирование азотистых оснований, образование димеров пиримидиновых оснований. Косвенное действие радиации состоит в повреждениях молекул, мембран, органоидов клеток, вызываемых продуктами радиолиза воды. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывает ее ионизацию. Ионы воды за время жизни  $10^{-15}$  -  $10^{-10}$  сек способны образовать химически активные свободные радикалы и пероксиды. Эти сильные окислители за время жизни  $10^{-6}$  -  $10^{-5}$  сек могут повредить нуклеиновые кислоты,

белки-ферменты, липиды мембран. Первоначальные повреждения усиливаются при накоплении ошибок в процессах репликации ДНК, синтеза РНК и белков.

Устойчивость растений к действию радиации определяется следующими факторами:

1. Постоянное присутствие ферментных систем репарации ДНК. Они отыскивают поврежденный участок, разрушают его и восстанавливают целостность молекулы ДНК.
2. Наличие в клетках веществ – радиопротекторов (сульфгидрильные соединения, аскорбиновая кислота, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза). Они ликвидируют свободные радикалы и пероксиды, возникающие при облучении.
3. Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений: а) неоднородностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью, б) присутствием в апикальных меристемах покоящихся клеток, которые приступают к делению при остановке деления клеток основной меристемы, в) наличием спящих почек, которые после гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

#### 12.8. Устойчивость растений к патогенам

Болезни растений вызываются паразитическими грибами, бактериями, вирусами, вириоидами, микоплазмами, нематодами. Нематоды и растения-паразиты могут быть переносчиками вирусов. Различают следующие группы патогенов:

1. Факультативные (необязательные) паразиты, которые, являясь сапрофитами, живут на мертвых остатках растений, но могут поражать живые ослабленные растения.
2. Факультативные сапрофиты ведут в основном паразитический образ жизни и реже - сапрофитный.
3. облигатные (обязательные) паразиты поражают только живые растения.

По характеру питания паразитов делят на некротрофов и биотрофов. Некротрофы (все факультативные паразиты и некоторые факультативные сапрофиты) поселяются на предварительно убитой ими ткани. Клетки растения-хозяина погибают и перевариваются под действием токсинов и гидролитических ферментов, выделяемых патогеном. Биотрофы (облигатные паразиты) определенное время сосуществуют с живыми клетками растения-хозяина.

Устойчивость растений к патогенам определяется, как было установлено Х. Флором в 50-е годы 20 века взаимодействием комплементарной пары генов растения-хозяина и патогена, соответственно, гена устойчивости (R) и гена авирулентности (Avr). Специфичность их взаимодействия предполагает, что продукты экспрессии этих генов участвуют в распознавании растением патогена с последующим активированием сигнальных процессов для включения защитных реакций.

Продукты экспрессии некоторых R генов установлены. Это белки и все они содержат повтор, богатый лейцином, а также протеинкиназный и нуклеотидсвязывающий домены. Домен белка, содержащий повтор, богатый лейцином, ответственен за связывание белка с белком, то есть отвечает за распознавание патогена. Протеинкиназный и нуклеотидсвязывающий домены участвуют в фосфорилировании белков и регуляции экспрессии защитных генов, соответственно.

Со стороны патогенов в процессе узнавания участвуют элиситоры. Это вещества, индуцирующие в устойчивых растениях экспрессию защитных генов. Растительные глюконазы, разрушая полисахариды клеточных стенок грибов и бактерий, превращают их в низкомолекулярные элиситоры ( $\beta$ -связанные глюконы и хитозан). Элиситором является и липогликопротеиновый комплекс (активная часть – ненасыщенные жирные кислоты: арахидоновая и эйкозапентаеновая). Элиситорными свойствами обладает углеводная часть маннан-содержащих гликопротеинов.

При разрушении пектиновых полисахаридов растительных клеточных стенок полигалактуроназами патогенов образуются особые вещества (сигналы тревоги), которые мигрируют в здоровые клетки, где индуцируют защитные реакции. Эти вещества получили название конститутивных или эндогенных элиситоров или олигосахаринов. Активной частью является додека- $\alpha$ -1,4-галактуронин, состоящий из 12 галактуронозильных остатков.

Растение распознает элиситоры своими рецепторами, расположенными в клеточной стенке и плазмалемме. Образование комплекса элиситор-рецептор включает защитные механизмы растения. Однако взаимодействию грибных элиситоров с рецепторами препятствуют супрессоры – низкомолекулярные глюконы, выделяемые гифой гриба и конкурирующие с элиситором за связывание с рецептором. Если супрессор связывается с рецептором, то защитные реакции не включаются.

Для грибов и бактерий известно, что их элиситоры связываются с внешним (локализованным снаружи плазмалеммы) участком белкового рецептора, расположенного в плазмалемме. В результате этого связывания происходит автофосфорилирование внешнего участка рецептора и изменение его конформации. Остаток фосфорной кислоты передается на внутренний участок рецептора, что также изменяет его конформацию. Следствием взаимодействия рецептора с элиситором является активация каскада передачи сигнала для возбуждения экспрессии защитных генов. В настоящее время известно 7 сигнальных систем: циклоденилатная, MAP-киназная (mitogen-activated protein-kinase), фосфатидокислотная, кальциевая, липоксигеназная, НАДФ•Н-оксидазная (супероксидсинтазная), NO-синтазная.

В пяти первых сигнальных системах посредником между цитоплазматической частью рецептора и первым активируемым ферментом являются G-белки. Эти белки локализова-

ны на внутренней стороне плазмалеммы. Их молекулы состоят из трех субъединиц:  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . В состоянии покоя все субъединицы образуют комплекс, где  $\alpha$ -субъединица связана с гуанозиндифосфатом. В результате конформационных изменений после связывания с элиситором рецептор присоединяется к G-белку. При этом гуанозиндифосфат отсоединяется от  $\alpha$ -субъединицы и его место занимает гуанозинтрифосфат. После этого  $\alpha$ -субъединица отделяется от двух других субъединиц и связывается с каким-либо эффектором, например, аденилатциклазой. Затем  $\alpha$ -субъединица гидролизует гуанозинтрифосфат до гуанозиндифосфата, инактивируется, отделяется от эффектора и присоединяется к свободным  $\beta$ - и  $\gamma$ -субъединицами. Таким образом, G-белки, связываясь с эффекторами, включают сигнальные пути.

Кратко рассмотрим каждую сигнальную систему.

**Циклоаденилатная сигнальная система.** Взаимодействие стрессора с рецептором на плазмалемме приводит к активации аденилатциклазы, которая катализирует образование циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) из АТФ. цАМФ активирует ионные каналы, включая кальциевую сигнальную систему, и цАМФ-зависимые протеинкиназы. Эти ферменты активируют белки-регуляторы экспрессии защитных генов, фосфорилируя их.

**МАР-киназная сигнальная система.** Активность протеинкиназ повышается у растений, подвергнутых стрессовым воздействиям (синий свет, холод, высушивание, механическое повреждение, солевой стресс), а также обработанных этиленом, салициловой кислотой или инфицированных патогеном.

В растениях функционирует протеинкиназный каскад как путь передачи сигналов. Связывание элиситора с рецептором плазмалеммы активирует киназу киназы МАР-киназы. Она катализирует фосфорилирование цитоплазматической киназы МАР-киназы, которая активирует при двойном фосфорилировании треониновых и тирозиновых остатков МАР-киназу. Она переходит в ядро, где фосфорилирует белки-регуляторы транскрипции.

**Фосфатидокислотная сигнальная система.** В клетках животных G белки под воздействием стрессора активируют фосфолипазы C и D. Фосфолипаза C гидролизует фосфатидилинозитол-4,5-бифосфат с образованием диацилглицерола и инозитол-1,4,5-трифосфата. Последний освобождает  $\text{Ca}^{2+}$  из связанного состояния. Повышенное содержание ионов кальция приводит к активации  $\text{Ca}^{2+}$ -зависимых протеинкиназ. Диацилглицерол после фосфорилирования специфичной киназой превращается в фосфатидную кислоту, которая является сигнальным веществом в животных клетках. Фосфолипаза D непосредственно катализирует образование фосфатидной кислоты из липидов (фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин) мембран.

У растений стрессоры активируют G белки, фосфолипазы C и D у растений. Следовательно, начальные этапы этого сигнального пути одинаковы у животных и растительных клеток. Можно предположить, что в растениях также происходит образование фосфатидной кислоты, которая может активировать протеинкиназы с последующим фосфорилированием белков, в том числе и факторов регуляции транскрипции.

**Кальциевая сигнальная система.** Воздействие различных факторов (красного света, засоления, засухи, холода, теплового шока, осмотического стресса, абсцизовой кислоты, гиббереллина и патогенов) приводит к повышению содержания ионов кальция в цитоплазме за счет увеличения импорта из внешней среды и выхода из внутриклеточных хранилищ (эндоплазматического ретикулума и вакуоли).

Повышение концентрации ионов кальция в цитоплазме приводит к активации растворимых и мембраносвязанных  $\text{Ca}^{2+}$ -зависимых протеинкиназ. Они участвуют в фосфорилировании белковых факторов регуляции экспрессии защитных генов. Однако было показано, что  $\text{Ca}^{2+}$  способен непосредственно влиять на человеческий репрессор транскрипции, не задевая каскад фосфорилирования белков. Также ионы кальция активируют фосфатазы и фосфоинозитспецифичную фосфолипазу C. Регулирующее действие кальция зависит от его взаимодействия с внутриклеточным рецептором кальция - белком кальмодулином.

**Липоксигеназная сигнальная система.** Взаимодействие элиситора с рецептором на плазмалемме приводит к активации мембраносвязанной фосфолипазы  $A_2$ , которая катализирует выделение из фосфолипидов плазмалеммы ненасыщенных жирных кислот, в том числе линолевой и линоленовой. Эти кислоты являются субстратами для липоксигеназы. Субстратами для этого фермента могут быть не только свободные, но и входящие в состав триглицеридов ненасыщенные жирные кислоты. Активность липоксигеназ повышается при действии элиситоров, заражении растений вирусами и грибами. Увеличение активности липоксигеназ обусловлено стимуляцией экспрессии генов, кодирующих эти ферменты.

Липоксигеназы катализируют присоединение молекулярного кислорода к одному из атомов (9 или 13) углерода цис,цис-пентадиенового радикала жирных кислот. Промежуточные и конечные продукты липоксигеназного метаболизма жирных кислот обладают бактерицидными, фунгицидными свойствами и могут активировать протеинкиназы. Так, летучие продукты (гексенали и ноненали) токсичны для микроорганизмов и грибов, 12-гидрокси-9Z-додеценовая кислота стимулировала фосфорилирование белков у растений гороха, фитодиеновая, жасмоновая кислоты и метилжасмонат через активирование протеинкиназ повышают уровень экспрессии защитных генов.

**НАДФ•Н-оксидазная сигнальная система.** Во многих случаях заражение патогенами стимулировало продукцию реактивных форм кислорода и гибель клеток. Реактивные формы кислорода не только токсичны для патогена и инфицированной клетки растения-хозяина, но и являются участниками сигнальной системы. Так, перекись водорода активирует факторы регуляции транскрипции и экспрессию защитных генов.

**NO-синтазная сигнальная система.** В макрофагах животных, убивающих бактерии, наряду с реактивными формами кислорода действует окись азота, усиливающая их анти-микробное действие. В животных тканях L-аргинин под действием NO-синтазы превращается в цитруллин и NO. Активность этого фермента была обнаружена и в растениях, причем вирус табачной мозаики индуцировал повышение его активности в устойчивых растениях, но не влиял на активность NO-синтазы в чувствительных растениях. NO, взаимодействуя с супероксидом кислорода, образует очень токсичный пероксинитрил. При повышенной концентрации окиси азота активируется гуанилатциклаза, которая катализирует синтез циклического гуанозинмонофосфата. Он активирует протеинкиназы непосредственно или через образование циклической АДФ-рибозы, которая открывает  $\text{Ca}^{2+}$  каналы и тем самым повышает концентрацию ионов кальция в цитоплазме, что в свою очередь, приводит к активации  $\text{Ca}^{2+}$ -зависимых протеинкиназ.

Таким образом, в клетках растений существует скоординированная система сигнальных путей, которые могут действовать независимо друг от друга или сообща. Особенностью работы сигнальной системы является усиление сигнала в процессе его передачи. Включение сигнальной системы в ответ на воздействие различных стрессоров (в том числе и патогенов) приводит к активации экспрессии защитных генов и повышению устойчивости растений.

Устойчивость растений к патогенам основана на разнообразных механизмах защиты. В целом эти механизмы подразделяют на: 1) конституционные, то есть присутствующие в тканях растения-хозяина до заражения, и 2) индуцированные, то есть возникшие в ответ на контакт с паразитом или его внеклеточными выделениями.

Конституционные механизмы: а) особенности структуры тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения патогена, б) способность к выделению веществ с антибиотической активностью (например, фитонцидов), в) отсутствие или недостаток веществ, жизненно важных для роста и развития паразита.

Индукцированные механизмы: а) усиление дыхания, б) накопление веществ, обеспечивающих устойчивость, в) создание дополнительных защитных механических барьеров, г) развитие реакция сверхчувствительности.

Устойчивость к нектрофам обеспечивают следующие механизмы: 1) детоксикация токсинов паразита (например, викторина - токсина возбудителя гельминтоспориоза овса в

устойчивых растениях овса), 2) отсутствие у устойчивых растений рецепторов, связывающих токсин (у восприимчивых растений связывание токсина с рецептором в плазмалемме хозяина приводит к гибели клетки, 3) инаktivация экзоферментов паразита неспецифическими ингибиторами типа фенолов, 4) задержка синтеза экзоферментов паразита устранением (маскировкой) их субстратов (например, синтез пектиназы и пектинметилэстеразы, осуществляемый некротрофами лишь в присутствии субстрата - пектиновых веществ, при поражении не происходит из-за усиления суберинизации и лигнификации клеточных стенок растения-хозяина в месте поражения, что маскирует пектиновые соединения), 5) повреждение клеточных стенок паразита ферментами растения-хозяина - хитиназой, глюканазой.

Взаимодействие растения и паразита происходит на поверхности растения, которая служит первой линией его обороны. Споры патогена или сам патоген вначале должны удержаться на поверхности органа. Этому у многих растений препятствует отложение воска на кутикуле эпидермальных клеток, что делает поверхность плохо смачиваемой водой, необходимой для прорастания спор. Патогены (грибы, бактерии, вирусы, передающиеся механическим путем) преодолевают этот барьер через устьица и поранения. Покровные ткани служат не только механической преградой, но и токсическим барьером, так как содержат разнообразные антибиотические вещества. Эти защитные свойства присущи поверхности растения до контакта с патогеном и усиливаются после заражения. При заболевании происходит отложение гидроксипролинбогатых гликопротеинов (экстенсинов), суберина и лигнина в клеточные стенки растений. В результате повышается их механическая прочность, ограничивается проникновение и распространение паразита и приток питательных веществ к паразиту, компоненты стенки защищены от атаки ферментами паразита. Лигнин может откладываться и в клеточной стенке гиф грибов, останавливая их рост. Некоторые грибы способны расщеплять лигнин. Если возбудитель образует на поверхности листа апрессорий (орган-присоску для преодоления клеточной стенки), то непосредственно под ним клеточная стенка утолщается. Образуется бугорок-папилла, содержащий лигнин и кремний. Его своевременное формирование не позволяет паразиту проникнуть в клетку. В устойчивых растениях хлопчатника при поражении грибами родов *Verticillium* и *Fusarium* патоген, попадая через корни в проводящую систему, задерживается тиллами (выпячиваниями в сосудах, представляющими собой содержимое соседних паренхимных клеток, покрытое пектиновым чехлом). Задержанный гриб повреждается антибиотическими веществами.

Патоген, преодолев поверхностные барьеры и попав в проводящую систему и клетки растения, вызывает заболевание растения. Характер заболевания зависит от устойчивости растения. По степени устойчивости выделяют четыре категории растений: чувстви-

ные, толерантные, сверхчувствительные и крайне устойчивые (иммунные). Кратко охарактеризуем их на примере взаимодействия растений с вирусами.

В чувствительных растениях вирус транспортируется из первично зараженных клеток по растению, хорошо размножается и вызывает разнообразные симптомы заболевания. Однако и в чувствительных растениях существуют защитные механизмы, ограничивающие вирусную инфекцию. Об этом свидетельствует, например, возобновление репродукции вируса табачной мозаики в протопластах, изолированных из зараженных листьев растений табака, в которых закончился рост инфекционности. Темно-зеленые зоны, образующиеся на молодых листьях больных чувствительных растений, характеризуются высокой степенью устойчивости к вирусам. Клетки этих зон почти не содержат вирусных частиц по сравнению с соседними клетками светло-зеленой ткани. Низкий уровень накопления вирусов в клетках темно-зеленой ткани связан с синтезом антивирусных веществ. В толерантных растениях вирус распространяется по всему растению, но плохо размножается и не вызывает симптомов. В сверхчувствительных растениях первично инфицированные и соседние клетки некротизируются, локализуя вирус в некрозах. Считается, что в крайне устойчивых растениях вирус репродуцируется только в первично зараженных клетках, не транспортируется по растению и не вызывает симптомов заболевания. Однако был показан транспорт вирусного антигена и субгеномных РНК в этих растениях, а при выдерживании зараженных растений при пониженной температуре (10-15°C) на инфицированных листьях формировались некрозы.

Наиболее хорошо изучены механизмы устойчивости сверхчувствительных растений. Образование локальных некрозов является типичным симптомом сверхчувствительной реакции растений в ответ на поражение патогеном. Они возникают в результате гибели группы клеток в месте внедрения патогена. Смерть инфицированных клеток и создание защитного барьера вокруг некрозов блокируют транспорт инфекционного начала по растению, препятствует доступу к патогену питательных веществ, вызывают элиминацию патогена, приводят к образованию антипатогенных ферментов, метаболитов и сигнальных веществ, которые активируют защитные процессы в соседних и отдаленных клетках, и в конечном итоге, способствуют выздоровлению растения. Гибель клеток происходит из-за включения генетической программы смерти и образования соединений и свободных радикалов, токсичных как для патогена, так и для самой клетки.

Некротизация инфицированных клеток сверхчувствительных растений, контролируемая генами патогена и растения-хозяина, является частным случаем запрограммированной клеточной смерти (PCD – programmed cell death). PCD необходима для нормального развития организма. Так, она происходит, например, при дифференциации трахеидных элементов в ходе образования ксилемных сосудов и гибели клеток корневого чехлика. Эти пери-

ферические клетки погибают даже тогда, когда корни растут в воде, то есть гибель клеток является частью развития растения, а не вызвана действием почвы. Сходство между PCD и гибелью клеток при сверхчувствительной реакции заключается в том, что это два активных процесса, в некротизирующейся клетке также повышается содержание ионов кальция в цитоплазме, образуются мембранные пузырьки, увеличивается активность дезоксирибонуклеаз, ДНК распадается на фрагменты с 3'ОН концами, происходит конденсация ядра и цитоплазмы.

Помимо включения PCD, некротизация инфицированных клеток сверхчувствительных растений происходит в результате выхода фенолов из центральной вакуоли и гидролитических ферментов из лизосом вследствие нарушения целостности клеточных мембран и увеличения их проницаемости. Снижение целостности клеточных мембран обусловлено перекисным окислением липидов. Оно может происходить при участии ферментов и неферментативным путем в результате действия реактивных форм кислорода и свободных органических радикалов. Выше было показано, что в растениях при заболевании увеличивалась активность фосфолипаз и липоксигеназ. Известны такие виды реактивного кислорода, как супероксидный ( $O_2^{\bullet-}$ ), пергидроксильный ( $HO_2^{\bullet}$ ), который является протонированной формой супероксида, гидроксильный ( $OH^{\bullet}$ ) радикалы, перекись водорода ( $H_2O_2$ ), синглетно-возбужденный кислород ( $^1O_2$ ). Реактивные формы кислорода постоянно присутствуют в растительных клетках в небольшом количестве, образуясь в процессе окислительно-восстановительных реакций. Очень быстрое накопление реактивных форм кислорода было показано для различных комбинаций растение-патоген и при обработке элиситорами. Окислительный взрыв происходил и при воздействии абиотических факторов: ультрафиолетового облучения (280-320 нм), повышенной температуре, осмотическом и механическом стрессах.

Нарушение целостности клеточных мембран и увеличение их проницаемости обусловлены также действием так называемого “киллера протопластов”, обнаруженного в некротизированных листьях сверхчувствительных растений табака, пораженных вирусом табачной мозаики или бактериями. Было показано, что водные экстракты некротизированных листьев токсичны для изолированных протопластов. В наших опытах на основании данных по гель-фильтрации и ионно-обменной хроматографии экстрактов некротизированных листьев растений табака сорта Ксанти нк было установлено, что “киллер протопластов” является кислым белком с молекулярной массой примерно 70 кДа.

Одним из характерных свойств сверхчувствительных растений является приобретенная (индуцированная) устойчивость к повторному заражению патогеном. Были предложены термины: системная приобретенная устойчивость (systemic acquired resistance - SAR) и локальная приобретенная устойчивость (localized acquired resistance - LAR). О LAR гово-

рят в тех случаях, когда устойчивость приобретают клетки в зоне, непосредственно прилегающей к локальному некрозу (расстояние примерно 2 мм). В этом случае вторичные некрозы совсем не образуются. Приобретенная устойчивость считается системной, если она развивается в клетках больного растения, удаленных от места первоначального внедрения патогена. SAR проявляется в снижении уровня накопления вирусов в клетках, уменьшении размеров вторичных некрозов, что свидетельствует об угнетении ближнего транспорта вируса. Не ясно, различаются ли между собой LAR и SAR или это один и тот же процесс, происходящий в клетках, расположенных на разном расстоянии от места первичного проникновения вируса в растение.

Приобретенная устойчивость, как правило, неспецифична. Устойчивость растений к вирусам вызывалась бактериальной и грибной инфекциями и наоборот. Устойчивость может индуцироваться не только патогенами, но и различными веществами.

Развитие SAR связано с распространением по растению веществ, образующихся в первично зараженных листьях. Было сделано предположение, что индуктором SAR является салициловая кислота, образующаяся при некротизации первично зараженных клеток. Оно основано на следующих фактах. Было установлено, что содержание эндогенной салициловой кислоты увеличивается в 20 раз в первично зараженных и в 5 раз в незараженных листьях сверхчувствительных растений табака сорта Ксанти нк по сравнению с чувствительными растениями Ксанти. Заражение растений огурцов вирусом некроза табака или грибом *Colletotrichum lagenarium* вызывало повышение концентрации салициловой кислоты во флоэмном соке. В опытах с использованием радиоактивной метки было установлено, что большая часть салициловой кислоты, содержащейся в неинфицированных листьях больных растений, транспортировалась из первично зараженных листьев. Трансгенные растения табака и *Arabidopsis thaliana* со встроенным бактериальным геном *nahG*, кодирующим фермент салицилат гидроксилазу, который катализирует превращение салициловой кислоты в катехол, не накапливали салициловую кислоту и не проявляли устойчивость к заражению патогеном. Однако имеются работы, результаты которых подвергают сомнению предположение о том, салициловая кислота является индуктором SAR, специфичным для сверхчувствительных растений. Так, было показано, что салициловая кислота одинаково угнетает репродукцию вируса в клетках чувствительных и сверхчувствительных растений.

При заболевании в растениях накапливаются вещества, повышающие их устойчивость к патогенам. Важную роль в неспецифической устойчивости растений играют антибиотические вещества - фитонциды, открытые Б. Токиным в 20-х годах 20 века. К ним относятся низкомолекулярные вещества разнообразного строения (алифатические соединения, хиноны, гликозиды с фенолами, спиртами), способные задерживать развитие или убивать

микроорганизмы. Выделяясь при поранении лука, чеснока, летучие фитонциды защищают растение от патогенов уже над поверхностью органов. Нелетучие фитонциды локализованы в покровных тканях и участвуют в создании защитных свойств поверхности. Внутри клеток они могут накапливаться в вакуоли. При повреждениях количество фитонцидов резко возрастает, что предотвращает возможное инфицирование раненых тканей.

К антибиотическим веществам растений относят также фенолы. При повреждениях и заболеваниях в клетках активируется полифенолоксидаза, которая окисляет фенолы до высокотоксичных хинонов. Фенольные соединения убивают патогены и клетки растения-хозяина, инактивируют экзоферменты патогенов и необходимы для синтеза лигнина.

Среди вирусных ингибиторов обнаружены белки, гликопротеины, полисахариды, РНК, фенольные соединения. Различают ингибиторы заражения, которые влияют непосредственно на вирусные частицы, делая их неинфекционными, или они блокируют рецепторы вирусов. Например, ингибиторы из сока свеклы, петрушки и смородины вызывали почти полное разрушение частиц вируса табачной мозаики, а сок алоэ вызывал линейную агрегацию частиц, что снижало возможность проникновения частиц в клетки. Ингибиторы размножения изменяют клеточный метаболизм, повышая тем самым устойчивость клеток, или угнетают вирусную репродукцию. В устойчивости растений к вирусам участвуют рибосом-инактивирующие белки (RIPs). Была установлена прямая корреляция между активностью RIPs в инактивации рибосом в растениях табака, ингибировании репродукции вируса табачной мозаики и формировании локальных некрозов. RIPs являются группой N-гликолитических ферментов, которые влияют на состояние рибосом, отрезая специфичный адениновый остаток у высоко консервативной последовательности рибосомальной 28S РНК. Это необратимое изменение приводит к неспособности рибосом связывать фактор элонгации 1а и поэтому блокирует трансляцию.

В сверхчувствительных растениях табака, пораженных вирусом табачной мозаики, были обнаружены белки, первоначально названные b-белками, а сейчас их обозначают как белки, связанные с патогенезом (PR-белки) или белки, ассоциированные с устойчивостью. Общепринятое название «PR-белки» предполагает, что их синтез индуцируется только патогенами. Однако эти белки образуются и в здоровых растениях при цветении и различных стрессовых воздействиях.

В 1999 году на основе аминокислотной последовательности, серологическим свойствам, энзимной и биологической активности была создана унифицированная для всех растений номенклатура PR-белков, состоящая из 14 семейств (PR-1 – PR-14). Некоторые PR-белки имеют протеазную, рибонуклеазную, 1,3-β-глюканазную, хитиназную активности или являются ингибиторами протеаз. Высшие растения не имеют хитина. Вероятно, что эти белки участвуют в защите растений от грибов, так как хитин и β-1,3-глюканы являют-

ся главными компонентами клеточных стенок многих грибов и хитиназа гидролизует  $\beta$ -1,3-связи хитина. Хитиназа может действовать также как лизоцим, гидролизуя пептидогликаны клеточных стенок бактерий. Однако  $\beta$ -1,3-глюканаза может способствовать транспорту вирусных частиц по листу. Это объясняется тем, что  $\beta$ -1,3-глюканаза разрушает каллозу ( $\beta$ -1,3-глюкан), которая откладывается в клеточной стенке и плазмодесмах и блокирует транспорт вируса.

В состав PR-белков входят также низкомолекулярные (5 кДа) белки - модификаторы клеточных мембран грибов и бактерий: тионины, дефенсины и липидпереносящие белки. Тионины токсичны в условиях *in vitro* для фитопатогенных грибов и бактерий. Их токсичность обусловлена разрушающим действием на мембраны патогенов. Дефенсины обладают сильными антигрибными свойствами, но не действуют на бактерии. Дефенсины из растений семейств *Brassicaceae* и *Saxifragaceae* подавляли рост растяжением гиф грибов, но способствовали их ветвлению. Дефенсины из растений семейств *Asteraceae*, *Fabaceae* и *Hippocastanaceae* замедляли растяжение гиф, но не влияли на их морфологию.

В зараженных сверхчувствительных растениях накапливаются низкомолекулярные антибиотические вещества, получивших название фитоалексинов. Они обладают антибактериальным, фунгитоксичным и антинематодным действием. Фитоалексины синтезируются в живых клетках, граничащих с локальными некрозами. Из погибающих клеток поступает сигнал о необходимости синтеза фитоалексинов, которые затем перемещаются в некротизирующиеся клетки, где находится паразит. Фитоалексины подавляют рост патогенов, дезактивируют их экзоферменты. Транспортируются они по апопласту. Синтез их можно вызвать и химическими веществами. Многие высокоспециализированные патогены преодолевают фитоалексиновый барьер, разлагая фитоалексины или прекращая их синтез.

Еще одна возможность поддержания устойчивости растений - регуляция растением-хозяином образования соединений, жизненно важных для паразита. Так, фитофтора не способна продуцировать  $\beta$ -ситостерин, необходимый грибу для образования спор. Его источником для гриба служат клетки растения. У устойчивых к фитофторе растений в месте инфицирования клетки резко сокращают синтез этого вещества и паразит не может размножаться. Недостаток  $\beta$ -ситостерина также приводит к повреждению мембран патогена, что делает его клетки чувствительнее к воздействию фитоалексинов. Вместе с тем предшественники  $\beta$ -ситостерина используются на синтез фитоалексинов сесквитерпеноидной природы.

При заражении растений патогенами увеличивается активность литического компартамента клеток чувствительных и сверхчувствительных растений. К литическому компартменту клеток растений относят мелкие вакуоли - производные эндоплазматического ретикулаума и аппарата Гольджи, функционирующие как первичные лизосомы животных, то

есть содержащие гидролазы структуры, в которых нет субстратов для этих ферментов. Кроме этих вакуолей к литическому компартменту клеток растений относятся центральная вакуоль и другие вакуоли, эквивалентные вторичным лизосомам клеток животных, которые содержат гидролазы и их субстраты, а также плазмалемма и ее производные, в том числе парамуральные тела, и внеклеточные гидролазы, локализованные в клеточной стенке и в пространстве между стенкой и плазмалеммой.

### 13. ЛИТЕРАТУРА

- Дьяков Ю. Т., Озерцовская О. Л., Джавахия В. Г., Багирова С. Ф. Общая и молекулярная фитопатология // М.: Общество фитопатологов. 2001. 302 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении // М.: Наука. 1976. 646 с.
- Лебедев С. И. Физиология растений // М.: Агропромиздат. 1988. 544 с.
- Леопольд А. Рост и развитие растений // М.: Мир. 1968. 494 с.
- Малиновский В. И. Механизмы устойчивости сверхчувствительных растений табака к вирусу табачной мозаики // Автореф. дис. ... док. биол. наук. Владивосток: 1998. 45 с.
- Мэтьюз Р. Вирусы растений // М.: Мир. 1974. 600 с.
- Нобел П. Физиология растительной клетки (физико-химический подход) // М.: Мир. 1973. 288 с.
- Олфри В., Мирский А. Как клетки создают молекулы // Живая клетка. М.: Мир. 1966. С. 51-66.
- Патрушев Л. И. Экспрессия генов // М.: Наука. 2000. 527 с.
- Полевой В. В. Физиология растений // М.: Высшая школа. 1989. 464 с.
- Реунов А. В. Вирусный патогенез и защитные механизмы растений // Владивосток: Даль-наука. 1999. 173 с.
- Слейчер Р. Водный режим растений // М.: Мир. 1970. 265 с.
- Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений // М.: Наука. 2002. 294 с.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений // СПб: С.-Петербург. ун-та. 2002. 244 с.

## ТЕСТЫ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПО ТЕМЕ «ВОДНЫЙ ОБМЕН»

1. Отметьте лишнее в утверждении:

Только для растительных клеток характерны следующие органоиды:

- а) пластидная система; б) лизосомная система;
- в) клеточная стенка; г) центральная вакуоль

2. Сахара могут переноситься переносчиками совместно с ионами  $H^+$  или  $Na^+$  в одну сторону, то есть в:

- а) антипорте; б) симпорте;
- в) активном транспорте; г) насосе

3. Осуществляется с помощью переносчиков, но без затраты энергии:

- а) активный транспорт; б) транспорт протонов;
- в) облегченная диффузия; г) симпорт

4. Осуществляется с помощью переносчиков и с затратой энергии АТФ:

- а) активный транспорт; б) транспорт протонов;
- в) облегченная диффузия; г) симпорт

5. .... – это ограниченные двойной мембраной округлые или овальные органоиды, содержащие внутреннюю систему мембран. Могут быть бесцветными или окрашенными.

6. На границе между цитоплазмой и вакуолью лежит мембрана: а)  
плазмалемма; б) тургорная;

в) тонопласт; г) плазмолизированная

7. Мембрана, ограничивающая содержимое клетки от внешней среды:

- а) плазмалемма; б) тургорная;
- в) тонопласт; г) плазмолизированная

8. Липофильные вещества способны проникать через мембрану: а) с  
помощью переносчиков; б) легко;

в) через поры; г) с помощью облегченной диффузии

9. Поступление веществ в клетку с помощью энергии макроэргических связей АТФ называется:

- а) пассивный транспорт; б) диффузия;
- в) активный транспорт; г) транслокация

10. Величина, которая характеризует степень насыщенности клетки водой: а) осмотическое давление; б) сосущая сила;

в) тургорное давление; г) противодействие клеточной стенки

11. Растворы, имеющие одинаковую величину осмотического давления, называются:

- а) гипотонические; б) гипертонические;

- в) изотонические; г) равнозначные
12. В состоянии полного насыщения клетки водой тургорное давление:
- а) больше осмотического; б) меньше осмотического;
- в) равно осмотическому; г) равно сосущей силе
13. Если клетка граничит с воздухом, то, теряя воду, она переходит в состояние:
- а) плазмолиза; б) циторриза;
- в) деплазмолиза; г) тургора
14. Что из перечисленного не является приспособлением для сохранения влаги растением:
- а) кутикула; б) кроющие волоски;
- в) погруженные устьица; г) пояски Каспари
15. Наиболее интенсивно испарение влаги у большинства растений идет при:
- а) кутикулярной транспирации; б) устьичной транспирации;
- в) перидермальной транспирации; г) гуттации
16. В коре корня вода поступает к сосудам ксилемы по:
- а) только по апопласту; б) только по симпласту;
- в) апопласту и симпласту; г) другому пути
17. В эндодерме корня вода поступает к сосудам ксилемы по:
- а) только по апопласту; б) только по симпласту;
- в) апопласту и симпласту; г) другому пути
18. В амилопластах запасаются:
- а) липиды; б) белки;
- в) крахмал; г) гликоген
19. Внутренняя мембрана хлоропласта образует уплощенные инвагинации – ....., которые могут иметь форму дисков.
20. Окраска плодов объясняется присутствием:
- а) лейкопластов; б) этиопластов;
- в) протеинопластов; г) хромопластов
21. Из всех органоидов клетки растений собственной генетической системой обладают:
- а) пластиды; б) лизосомы;
- в) вакуоль; г) митохондрии
22. Благодаря контакту соседних клеток друг с другом возникает единая система клеточных стенок, получившая название .....
23. Единая система цитоплазмы клеток тканей и органов называется .....
24. Главный способ поступления воды в живые клетки:

- а) активный транспорт; б) набухание биокolloидов;
  - в) осмотическое поглощение; г) диффузионный поток
25. Прохождение растворителя в раствор, отделенный от него полупроницаемой мембраной называется .....
26. Отток воды из клеток приводит к уменьшению объема протопластов и их отделению от клеточных стенок, происходит:
- а) циторриз; б) плазмолиз;
  - в) деплазмолиз; г) тургор
27. Теория происхождения пластид и митохондрий от древних прокариотических организмов получила название:
- а) прокариотической; б) сомнительной
  - в) симбиотической; г) параллельной
28. Вода находится в растениях в свободном и ..... состоянии.
29. Поступление воды в сухие семена происходит главным образом за счет:
- а) набухания биокolloидов; б) осмотического давления;
  - в) диффузии; г) водного потенциала
30. При недостатке воды главным фактором, определяющим направление роста корня является:
- а) геотропизм; б) фототропизм;
  - в) градиент химических веществ; г) градиент влажности
31. Поднятие ксилемного раствора по сосудам ксилемы из корня в надземные части обеспечивает ....
32. Выделение капельно-жидкой влаги на кончиках листьев:
- а) транспирация; б) «плач»
  - в) пасока; г) гуттация
33. К пoйкилогидрическим растениям не относятся:
- а) бактерии; б) синезеленые водоросли
  - в) папоротники; г) лишайники
34. К гомойогидрическим растениям относятся:
- а) голосеменные; б) лишайники;
  - в) цветковые; г) синезеленые водоросли
35. Произрастают в условиях повышенной влажности и (или) недостаточной освещенности:
- а) мезофиты; б) ксерофиты;
  - в) гидратофиты; г) гигрофиты
36. Преобладают в местностях с жарким и сухим климатом:

- а) мезофиты; б) ксерофиты;  
в) гидратофиты; г) гигрофиты

37. По способности регулировать водный режим занимают промежуточное положение.

Растения умеренных мест обитания:

- а) мезофиты; б) ксерофиты;  
в) гидратофиты; г) гигрофиты

38. Нижний концевой двигатель – это:

- а) транспирация; б) сосущая сила;  
в) корневое давление; г) тургорное давление

39. Верхний концевой двигатель – это:

- а) транспирация; б) сосущая сила;  
в) корневое давление; г) тургорное давление

40. Поднятие воды вверх по стеблю обеспечивается:

- а) транспирацией; б) когезией;  
в) адгезией; г) всеми этими явлениями

41. Корни растут по направлению к элементам минерального питания и вступают в новые контакты с новыми объемами почвы – это:

- а) массовый поток; б) диффузионный поток;  
в) корневой перехват

42. Ток ионов к корню с потоком воды – это:

- а) массовый поток; б) диффузионный поток;  
в) корневой перехват

43. Передвижение ионов к корню из ризосферы по градиенту концентрации:

- а) массовый поток; б) диффузионный поток;  
в) корневой перехват

44. Движения устьиц регулируются:

- а) светом; б) температурой;  
в) влажностью; г) всеми этими факторами

45. Вода в почве бывает:

- а) капиллярная; б) гравитационная;  
в) пленочная; г) всех этих видов

## КЛЮЧ К ТЕСТАМ

|      |                   |       |       |
|------|-------------------|-------|-------|
| 1-б; | 4-а;              | 8-б;  | 11-в; |
| 2-б; | 5- пластиды; 6-в; | 9-в;  | 12-в; |
| 3-в; | 7-а;              | 10-б; | 13-б; |

14-г;  
15-б;  
16-в;  
17-б;  
18-в;  
19- тилакоиды; 20-  
г;  
21-а,г;  
22- апопласт; 23-  
симпласт; 24-в;  
25- осмос;  
26-б;  
27-в;  
28- связанном; 29-  
а;  
30-г;  
31- корневое дав-  
ление;  
32-г;  
33-в;  
34-а,в;  
35-г;  
36-б;  
37-а;  
38-в;  
39-а;  
40-г;  
41-в;  
42-а;  
43-б;  
44-г;  
45-г.

## ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Выделите специфические особенности клеток растений по сравнению с бактериями и клетками животных.
2. Укажите функциональную роль отдельных органоидов клеток.
3. Какова специфическая роль в метаболизме органоидов, типичных для растений (пластиды, вакуоль, клеточная стенка).
4. В чем сущность симбиотической теории происхождения пластид и митохондрий.
5. Что такое симпласт и апопласт?
6. Какова физиологическая роль мембран?
7. Одинакова ли проницаемость клеток для разных соединений?
8. Использование культуры изолированных клеток и тканей в биотехнологии и селекции.
9. Гибридизация растительных клеток и генная инженерия растений.
10. Что такое стресс? Какие системы репарации у растительной клетки Вам известны?
11. Расскажите о физических и химических свойствах воды и ее значении в организации живой материи.
12. Чем отличаются пойкилогидрические и гомойогидрические растения?
13. Как происходит поглощение воды клетками?
14. Что такое водный потенциал клетки растения?
15. В каком состоянии находится вода в клетках? Свободная и связанная вода.
16. Как происходит поглощение воды корнем?
17. Что такое корневое давление? Механизм создания корневого давления и активного транспорта воды.
18. Что такое «плач растения», гуттация?
19. Как происходит передвижение воды по стеблю растения?
20. Что представляют собой нижний и верхний концевые двигатели водного тока, их величина, источники энергии?
21. Транспирация, ее значение для растения.
22. Как происходит устьичная регуляция транспирации?
23. Влияние внешних условий на транспирацию, ее суточные и сезонные изменения.
24. Какие растения являются засухоустойчивыми?
25. Особенности обмена веществ у засухоустойчивых растений.
26. В чем заключается правило В.Р. Заленского?
27. Какие изменения претерпевает засухоустойчивость растений в онтогенезе, критические периоды.
28. Влияние водного стресса на физиологические процессы у растений.

## 29. Каковы физиологические основы орошения?

### ТЕСТЫ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПО ТЕМЕ «ДЫХАНИЕ»

1. Окислительный, с участием кислорода распад органических питательных веществ, сопровождающийся образованием химически активных метаболитов и освобождением энергии, которые используются клетками для процессов жизнедеятельности – это:  
а) фотосинтез; б) клеточное дыхание;  
в) питание; г) обмен веществ
2. Процесс анаэробного распада глюкозы, идущий с освобождением энергии:  
а) гликолиз; б) цикл Кребса;  
в) обмен веществ; г) глиоксилатный цикл
3. Конечным продуктом гликолиза является:  
а) глюкоза; б) АТФ;  
в) гексоза; г) пировиноградная кислота
4. Первое субстратное фосфорилирование – это ... этап гликолиза:  
а) первый; б) второй;  
в) третий; г) четвертый
5. Второе субстратное фосфорилирование – это ... этап гликолиза:  
а) первый; б) второй;  
в) третий; г) четвертый
6. АТФ образуется на ... этапе гликолиза:  
а) первом; б) втором;  
в) третьем; г) четвертом
7. Всего в процессе гликолиза (при условии последующего окисления NADH) образуются ... молекул АТФ:  
а) две; б) четыре;  
в) шесть; г) восемь
8. Полный энергетический выход гликолиза в аэробных условиях составляет:  
а) 650 кДж/моль; б) 335 кДж/моль;  
в) 80 ккал; г) 120 ккал
9. Где в клетке происходит процесс окисления пировиноградной кислоты?:  
а) в цитоплазме; б) в митохондриях;  
в) в лизосомах; г) в хлоропластах
10. Сколько молекул CO<sub>2</sub> выделяется при окислении пирувата на протяжении одного оборота цикла Кребса?

- а) одна молекула; б) две молекулы;  
в) три молекулы; г) четыре молекулы
11. Сколько молекул АТФ образуется при окислении одной молекулы пирувата в цикле Кребса?:  
а) пять; б) семь;  
в) девять; г) пятнадцать
12. При окислении глюкозы в процессе дыхания при функционировании гликолиза и цикла Кребса в общей сложности образуются:  
а) 24 молекулы АТФ; б) 38 молекул АТФ;  
в) 43 молекулы АТФ; г) 52 молекулы АТФ
13. Позволяет утилизировать запасные жиры, превращая их в сахара:  
а) цикл Кребса; б) гликолиз;  
в) глиоксилатный цикл; г) фосфорилирование
14. Глиоксилатный цикл локализован:  
а) в митохондриях; б) в хлоропластах;  
в) в пероксисомах; г) в глиоксисомах
15. Рибозы и дезоксирибозы синтезируются в:  
а) цикле Кребса; б) гликолизе;  
в) глиоксилатном цикле; г) пентозофосфатном пути
16. Служит для передачи электронов от восстановленных субстратов на кислород в процессе клеточного дыхания:  
а) электронно-транспортная цепь; б) АТФ;  
в) пировиноградная кислота; г) железосерные белки
17. Где локализована дыхательная электронно-транспортная цепь?:  
а) в матриксе митохондрий; б) во внутренней мембране митохондрий;  
в) в наружной мембране митохондрий; г) в хлоропластах
18. Сколько мультиэнзимных комплексов включает в себя электронно-транспортная цепь митохондрий?:  
а) два; б) три;  
в) четыре; г) пять
19. Процесс фосфорилирования АДФ с образованием АТФ, сопряженный с переносом электронов по ЭТЦ митохондрий, получил название .....
20. У растений не выполняют функцию запасных углеводов:  
а) крахмал; б) гликоген;  
в) инулин; г) гемицеллюлозы

21. При снижении парциального давления кислорода до 9% интенсивность дыхания тканей:

- а) не снижается; б) снижается значительно;
- в) снижается незначительно; г) увеличивается

22. Повышение концентрации  $\text{CO}_2$  приводит к тому, что интенсивность дыхания:

- а) не изменяется; б) увеличивается;
- в) снижается

23. Наиболее высокой интенсивностью дыхания обладают органы и ткани:

- а) молодые растущие; б) закончившие рост;
- в) созревшие плоды; г) старые

24. Способность растений переносить температуры ниже  $0^\circ\text{C}$ :

- а) криостойкость; б) морозоустойчивость;
- в) холодостойкость

### КЛЮЧ К ТЕСТАМ

1-б; фосфорилирование; 20-

2-а; б;

3-г; 21-в;

4-б; 22-в;

5-в; 23-а;

6-б, в; 24-б;

7-г;

8-б, в;

9-б;

10-в;

11-г;

12-б;

13-в;

14-г;

15-г;

16-а;

17-б;

18-в;

19-

окислительное

### **ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ**

1. В чем уникальность процесса фотосинтеза?
2. Каково значение фотосинтеза в круговороте углерода и кислорода на Земле, в жизни биосферы?
3. Какие пигменты участвуют в процессе фотосинтеза?
4. Каковы химические и оптические свойства хлорофиллов, фикобилинов, каротиноидов?
5. Хлоропласты, их ультраструктура.
6. Фотофизические процессы в фотосинтезе.
7. Происхождение кислорода при фотосинтезе.
8. Темновая и световая фазы фотосинтеза. Их локализация в структурах хлоропласта.
9. Из каких этапов складывается цикл Кальвина?
10. Охарактеризуйте анатомическую структуру листьев С4-растений, особенности хлоропластов из клеток мезофилла и обкладки.
11. САМ-путь фотосинтеза.
12. Связь процессов фотосинтеза и дыхания.
13. Почему необходимо затрачивать энергию для поддержания жизни?
14. Что такое энергетический и конструктивный обмены?
15. Какие типы энергетического обмена вам известны?
16. Анаэробная и аэробная фазы дыхания.
17. Каковы особенности окислительного фосфорилирования: субстратного и мембранного?
18. Какое количество АТФ образуется в анаэробной и аэробной фазах дыхания?
19. Каков механизм мембранного фосфорилирования?
20. Где локализованы процессы дыхания в клетке?
21. Как устроены и зачем нужны митохондрии в клетке?
22. Различия между фотодыханием и темновым дыханием у растений.

### **ТЕСТЫ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПО ТЕМЕ «РОСТ И РАЗВИТИЕ»**

1. Индивидуальное развитие организма от зиготы до естественной смерти:  
а) онтогенез; б) филогенез;  
в) оогенез; г) гаметогенез

2. Качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в процессе онтогенеза –
3. Необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур –
4. На концах побегов и корней расположены меристемы:
  - а) латеральные; б) апикальные;
  - в) интеркалярные
5. Образуют слои клеток вдоль каждого побега и корня меристемы:
  - а) латеральные; б) апикальные;
  - в) интеркалярные
6. Функционируют в основании молодых междоузлий и листьев меристемы:
  - а) латеральные; б) апикальные;
  - в) интеркалярные
7. Формообразование у растений, включающее процессы заложения, роста и развития клеток, тканей и органов –
8. Покой, причиной которого являются факторы внешней среды:
  - а) физиологический; б) вынужденный;
  - в) опосредованный
9. Задержка прорастания, вызванная свойствами зародыша или окружающих его тканей – это покой:
  - а) физиологический; б) вынужденный;
  - в) опосредованный
10. Восстановление организмом поврежденной или утраченной части тела – это
11. Экспериментальный метод выращивания тканей вне организма – это
12. Круговые движения растений называются:
  - а) нутации; б) настии;
  - в) тропизмы; г) таксисы
13. Поворачивание листовой пластинки и побегов к свету называется:
  - а) нутация; б) настия;
  - в) тропизм; г) таксис
14. Открывание и закрывание цветков при смене дня и ночи называется:
  - а) нутация; б) настия;
  - в) тропизм; г) таксис
15. Локомоторные движения одноклеточных с помощью жгутиков и ресничек называются:

- а) нутации; б) настии;
- в) тропизмы; г) таксисы
16. Перемещение всего организма в пространстве под влиянием односторонне действующих факторов (раздражителей) называется
17. Движение по направлению к источнику питания – это:
- а) трофотаксис; б) хемотаксис;
- в) фототаксис;
18. Перемещение в пространстве корневых волосков, пыльцевых трубок, гиф грибов осуществляется за счет:
- а) верхушечного роста; б) локомоторных движений;
- в) тургорных движений
19. Ростовые движения растений, обусловленные изгибанием или искривлением органов в ответ на факторы среды – это
20. Ориентация в пространстве и изгибание под действием гравитационного поля – это
21. Ростовые изгибы в ответ на прикосновение – это:
- а) фототропизм; б) хемотропизм;
- в) тигмотропизм; г) термотропизм
22. При более быстром росте верхней стороны орган изгибается книзу – это:
- а) гипонастия; б) эпинастия;
- в) эндонастия; г) экзонастия
23. Усики лазающих растений при закручивании проявляют:
- а) фотонастии; б) термонастии;
- в) электронастии; г) тигмонастии
24. Химические взаимодействия между растениями в сообществах путем выделения веществ, способных угнетать или стимулировать окружающие растения называются -
25. Пассивное выделение продуктов обмена веществ по градиенту концентрации называется –
26. Активное выведение веществ растениями с участием активного транспорта с затратой метаболической энергии называется –
27. Секреция, при которой в результате активного секреторного процесса вся клетка превращается в секрет, называется:
- а) мерокриновой; б) апокриновой;
- в) голокриновой

28. Появление качественных различий между клетками, связанных с их специализацией – это
29. Каждая вегетативная клетка растительного организма в своем геноме содержит полную информацию о развитии всего организма и в определенных условиях может дать начало формированию тех или иных органов или целого растения. Это свойство называется –

### КЛЮЧ К ТЕСТАМ

- 1-а;
- 2- развитие;
- 3- рост;
- 4-б;
- 5-а;
- 6-в;
- 7- морфогенез;
- 8- б;
- 9-а;
- 10- регенерация;
- 11- культура тканей;
- 12-а;
- 13-в;
- 14-б;
- 15-г;
- 16- таксис;
- 17-б;
- 18-а;
- 19- тропизмы;
- 20- геотропизм;
- 21-в;
- 22-а;
- 23-г;
- 24- аллелопатия;
- 25- экскреция;
- 26- секреция;
- 27-в;
- 28- дифференцировка;
- 29- тотипотентность.

## ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Каковы особенности роста корней?
2. Особенности азотного обмена растений, отличающие его от азотного обмена животных.
3. Как осуществляется ассимиляция фосфора, серы, калия и других элементов минерального питания?
4. В чем заключается синтетическая функция корневой системы растения?
5. Что значит абсолютная и относительная скорости роста?
6. Чем рост растений отличается от роста животных?
7. Каковы особенности меристематической ткани? Ее организация.
8. Охарактеризуйте фазы деления, растяжения и дифференцировки клетки.
9. Что такое фитогормоны? И в чем их отличие от гормонов животных?
10. Каков механизм действия фитогормонов?
11. Как фитогормоны используются в растениеводстве? Гербициды.
12. Охарактеризуйте фитохромную систему растений.
13. Как проявляется состояние покоя у растений. Вынужденный и физиологический (глубокий) покой.
14. Что такое тропизмы и настии?
15. Охарактеризуйте типы онтогенеза растений: моно- и поликарпики. Этапы онтогенеза.
16. Какие формы растений называются яровыми, а какие озимыми?
17. Что такое фотопериодизм?