

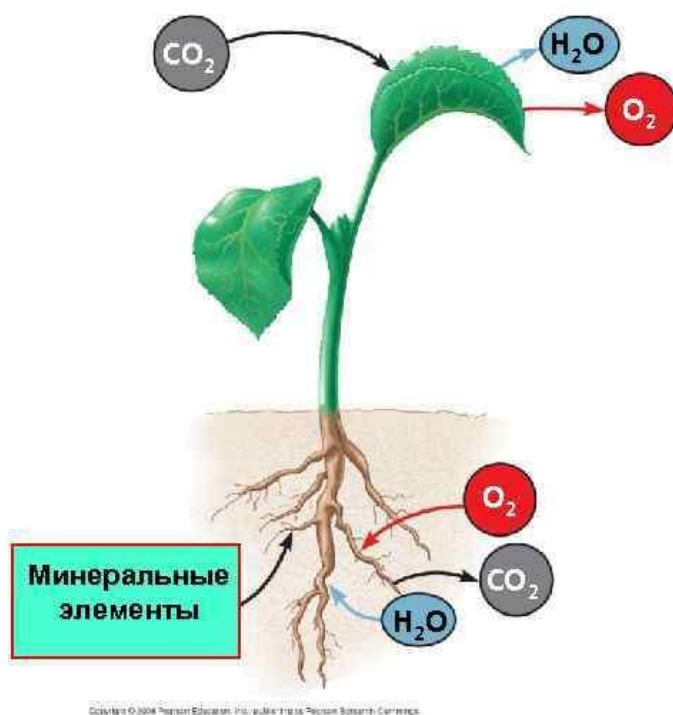
Министерство сельского хозяйства  
Российской Федерации

Технологический институт-филиал ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

Ю.Р. Гирфанова

## *Физиология и биохимия растений*

### Краткий курс лекций



Димитровград -2021

УДК 581  
ББК 28.57

**Гирфанова Ю.Р.** Физиология и биохимия растений: краткий курс лекций / Ю.Р. Гирфанова - Димитровград: Технологический институт – филиал УлГАУ, 2021.- 48 с.

Рецензенты: Гафин Мунир Мазгутович, кандидат технических наук, доцент кафедры «Технология производства, переработки и экспертизы продукции АПК» ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

Физиология и биохимия растений: краткий курс лекций предназначен для подготовки бакалавров очной и заочной форм обучения по направлению подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки с/х продукции».

В пособии в кратком и систематическом виде изложено содержание курса физиология и биохимия растений. Доступно изложены современные представления по физиологии растительной клетки, фотосинтезу, дыханию, питанию, водному обмену, росту и развитию растений, биохимические процессы протекающие в клетке, и в растении целом.

Утверждено  
на заседании кафедры «Технология  
производства, переработки и экспертизы  
продукции АПК»  
ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ,  
протокол № 10 от 11 мая 2021г.

Рекомендовано  
к изданию методическим советом  
Технологического  
института – филиала  
ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ  
Протокол № 10 от 11 мая 2021г.

© Гирфанова Ю.Р., 2021

© Технологический институт – филиал ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ, 2021

# Лекции по физиологии растений

## Лекция 1. «Введение»

### План

- 1) Дать определение предмета «Физиологии и биохимии растений», ее основные задачи
- 2) Изучить место физиологии растений в системе биологических наук
- 3) Изучить этапы развития и становления как науки
- 4) Выяснить роль отечественных ученых в развитии фитофизиологии.
- 5) Изучить основные методы, используемые в физиологии растений и направления в современной науке.
- 6) Выявить уникальность зеленых растений.

Основные понятия и термины темы: предмет и задачи физиологии растений, углеродотрофия, азототрофия зеленых растений

Физиология – это наука о процессах, происходящих в растительном организме. Предметом физиологии и биохимии растений являются не столько отдельные элементарные события, сколько сложные интегральные физиологические процессы, исследование функционирования которых на различных уровнях организации системы позволяет максимально близко подойти к пониманию сущности живого, особенно в экстремальных условиях, когда «жизнь находится на грани жизни».

В китайском языке термин «физиология» обозначается тремя иероглифами, которые переводятся на русский язык как «познание сущности жизни». Физиологии и биохимии растений – наука не только интегральная и синтетическая, но и концептуальная, разрабатывающая фундаментальные концепции по основным физиологическим явлениям и процессам.

В частности физиология растений или фитофизиология изучает жизнь уникального зеленого растения. Она уникальна, прежде всего, потому, что зеленое растение является посредником между Небом и Землей, космической энергией и всеми проявлениями жизни на Земле. Эту функцию они выполняют благодаря процессу фотосинтеза.

Физиология и биохимии растений изучает процессы, происходящие в организмах на разных уровнях организации: биоценологическом, организменном, органном, клеточном, субклеточном, молекулярном и даже субмолекулярном входе онтогенеза и адаптации. При изучении процессов на любом уровне надо всегда иметь в виду, что, как и в клетке, так и в организме в целом все процессы тесно взаимосвязаны. Изменение любого процесса отражается на всей жизнедеятельности организма. Сложность биологических исследований заключается еще и в том, что организм неотделим от среды, и все физиологические процессы тесно взаимосвязаны с условиями среды. Вместе с тем любой физиологический процесс должен рассматриваться как продукт длительной эволюции, в течение которой выработалась способность растений к адаптации, приспособлению к изменяющимся условиям среды. Растительный организм непрерывно развивается и в течение всей своей жизни. Это развитие расчленено на определенные этапы. Каждый этап развития имеет свои специфические особенности. Именно поэтому необходимо рассматривать растительный организм как непрерывно развивающуюся систему.

При изучении растительного организма на разных уровнях организации возможны два подхода:

- 1) это переход от более высокого уровня к более низкому, сведение сложных биологических закономерностей ко все более простым физическим и химическим.
- 2) это переход от изучения более простого ко все более сложному уровню организации, который позволяет проследить развитие отдельных физиологических процессов в целом растительном организме на основе следующей общей схемы: ДНК – РНК-

белок- фермент – биохимическая реакция – физиологический процесс – свойство клетки – свойство органа – свойство организма.

За два столетия физиология растений накопила огромный материал по физико-химической организации, интеграции и регуляции функциональных систем и адаптации растительного организма и стала теоретической основой высокоэффективного земледелия.

Абсолютным приоритетом этой науки была разработка теории продуктивности сельскохозяйственных культур. Вместе с другими биологическими науками физиология растений стала фундаментальной основой трех «зеленых революций», каждая из которых приводила к удвоению урожая.

Первая революция (середина 17 века) была связана с введением в севооборот бобовых растений, чему предшествовало открытие их способности фиксировать азот воздуха. В результате урожай зерновых вырос с 7 до 14 ц/га.

Вторая революция произошла в середине 19 столетия и базировалась на создании теории минерального питания. Активное внедрение удобрений в агротехнику выращивания сельскохозяйственных культур сопровождалось увеличением урожая зерновых культур с 14 до 30 ц/га.

Следующая «зеленая» революция (середина 20 века) явилась результатом огромных успехов классической селекции, следствием разработки новых агробиотехнологий и создания системы сельскохозяйственных машин, а также применения новых химических и биологических методов защиты растений. Все это привело к росту урожая зерновых культур с 30 до 60 – 70 ц/га.

Этапы развития науки физиологии растений:

1. В XVII – XVIII вв. зародилась физиология растений. В классических трудах итальянского биолога и врача М. Мальпиги «Анатомия растений» (1675 – 1679) и английского ботаника и врача С. Гейлса «Статистика растений» (1727) наряду с описанием структуры растительных тканей и органов излагается результаты ряда физиологических опытов, доказывающих существование восходящих и нисходящих токов воды и питательных веществ у растений, высказывается идея о воздушном питании растений. В 1772 – 1782 гг. Д. Пристли, Я. Ингенхауз и Ж. Сенебье, дополняя друг друга, открыли явление фотосинтеза, то есть процесс воздушного углеродного питания зеленых растений с использованием солнечного света. Знаменательным для физиологии растений явился 1800 г., когда Ж. Сенебье издал трактат «Physiologie vegetale» в 5 томах. Впервые физиология растений рассматривалась как самостоятельная область знания. Заслуга Сенебье состоит в том, что он не только предложил термин «физиология растений» и собрал, обработал и осмыслил все данные по этой дисциплине, известные к тому времени, но и сформулировал основные задачи физиологии растений, определил ее предмет и используемые методы. В XIX веке окончательно дифференцировались основные разделы современной физиологии растений: фотосинтез (Ж. Б. Буссенго, Ю. Сакс, А.С. Фаминцын, К.А. Тимирязев, М.С. Цвет, М. Ненцкий и Л. Мархлевский, А.Н. Бах);

2. дыхание (А.С. Фаминцын, И.П. Бородин, Л. Пастер, А.Н. Бах, Г.Э. Бертран);

3. водный режим (Г. Дютроше, Г. Де Фриз, Ю. Сакс);

4. минеральное питание (С.Н. Виноградский, М.В. Бейеринк, Д.Н. Прянишников);

5. транспорт веществ (В. Пфеффер, Е.Ф. Вотчал);

6. рост и развитие (Ю. Сакс, А.С. Фаминцын, О.В. Баранецкий, А.Ф. Баталин, Н.Ф. Леваковский, Г. Фейтинг, Г. Клебс);
7. движение (Т. Найт, Ю. Скс, Ч. Дарвин, Ю. Визнер, В.А. Ротерт, В. Пфедфер);
8. раздражимость (Б. Сандерсон, Ч. Дарвин, Н.Ф. Леваковский);
9. устойчивость растений (Д.И. Ивановский, К.А. Тимирязев, Г. Молиш);

Благодаря трудам Ч. Дарвина возникла эволюционная физиология растений, главным направлением которой в то время было установление приспособительного характера функциональных особенностей растений и единства органического мира, т.е. общности принципов жизнедеятельности растительных и животных организмов (Ч. Дарвин, К. Бернар, А.С. Фаминцын, К.А. Тимирязев); I половина XIX века отмечена бурным и многосторонним развитием фитофизиологии. Главным направлением становится изучение биохимических механизмов дыхания (В.И. Палладин, Г. Виланд, С.П. Костычев, О. Варбург, Д. Кейтлин, Т. Тунберг, Г. Кребс, А. Норнберг) и фотосинтеза (Р. Вильштетер, К.Б. Ван – Ниль, К. Хилл, М. Кальвин, Д.И. Арнон и др.) Параллельно с этим развивается фитоэнзимология, физиология растительной клетки, экспериментальная морфология и экологическая физиология растений.

В качестве самостоятельных дисциплин выделяются микробиология и агрохимия. Большим достижением явилось открытие эндогенных регуляторов роста и развития растений – фитогормонов (Д.И. Нелюбов, Н.Г. Холодный, Ф. Вент, Ф. Кегль, И.Д. Куросава, Т. Ябута, Ф. Скуг).

Во II половине XIX века в физиологии растений все явственнее намечается тенденция слияния в единое целое биохимии и молекулярной биологии, биофизики и биологического моделирования, цитологии, анатомии и генетики растений. Становится все очевиднее, что явления жизни невозможно понять только в рамках одной биохимии или одной биофизики вне конкретных биологических структур. Физиология вступает в период синтеза. В связи с этим наряду с углублением исследований на субклеточном и молекулярном уровнях возрастает интерес к изучению систем регуляции и механизмов, обеспечивающих целостность растительного организма (А.Л. Курсанов, М.Х. Чайляхан). Резко ускоряются исследования механизмов реализации наследственной информации, роли мембран в системах регуляции, механизма действия фитогормонов, развивается электрофизиология растений. Все этому способствует быстрый прогресс в разработке методов культуры органов, тканей и клеток, который имеет большое значение и для практики (селекция, клональное микроразмножение, поддержание безвирусных элитных культур растений).

Большие перспективы открывает для физиологии растений новая, быстро развивающаяся отрасль промышленности – биотехнология. В интенсивном сельском хозяйстве находят широкое применение теория минерального питания и водного обмена, химические регуляторы роста растений, гербициды и фунгициды. Современные направления исследований В настоящее время все более приоритетными для современной физиологии растений становятся проблемы локальной, региональной и глобальной экологии.

Экологической физиологии растений предстоит на физико-химической основе расшифровать последовательность всех этапов адаптационного синдрома растений применительно к множеству природных и техногенных стрессоров. Имеются данные исследований, позволяющие выявить механизмы стресса, выживания и адаптации растений в экстремальных условиях, проблемы рецепции и трансдукции стрессорного сигнала, формирования и функционирования общих и специализированных защитных систем на фоне действия не только природных, но и техногенных воздействий, таких как тяжелые металлы, УФ – излучение, озон, повышенные концентрации углекислоты. Особое место занимают работы по выявлению вклада растительной биоты в сток и эмиссию CO<sub>2</sub>, а также по изучению молекулярных и физиологических реакций растений на глобальные изменения климата. Большой интерес вызывает также разработка фундаментальных основ

сохранения растительного генофонда нашей планеты и создание на этой основе новых технологий спасения исчезающих видов.

Одним из современных направлений в физиологии является изучение механизмов протекания основных физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, роста и развития, водного обмена и др.), основываясь на результатах изучения путей восприятия и передачи сигналов гормональной и иной природы, идентификации компонентов сигнальных цепей и функционирования элементов цитоскелета, регуляции дифференциальной экспрессии ядерного и хлоропластного геномов, изучения механизмов транспорта ионов, а также выяснения биологической роли аквапоринов, прежде всего, в регуляции водного статуса растения.

Значительное место уделяется освещению фундаментальных аспектов жизни клеток растений *in vitro*, в частности закономерностей формирования и функционирования популяций изолированных клеток в различного типа ферментерах, механизмов регенерации растений, процессов соматического эмбриогенеза, путей биосинтеза вторичных метаболитов, представляющих интерес для медицинской, косметической и пищевой промышленности. На сегодня активно дискутируются проблемы регуляции метаболизма одноклеточных фотосинтезирующих микроводорослей, а также фундаментальные основы создания современных инновационных технологий.

Важное место в физиологии уделяется работам, посвященным физиологии трансгенного растения. Все большее число исследователей используют трансгенные растения в качестве инструмента для изучения механизмов протекания и регуляции физиологических процессов за счет избирательной суперэкспрессии или, напротив, подавления «работы» индивидуальных генов.

Особый интерес представляют работы по выяснению последствий «несанкционированного» внедрения в геном растений чужеродных безопасных генетически модифицированных организмов. Интегрирующая роль физиологии и биохимии растений особенно актуальна в настоящее время, когда молекулярные биологи полностью секвенировали геном человека, а также первого высшего растения *Arabidopsis*, когда процесс дешифровки первичной структуры ДНК стал, хотя дорогим, но и травильным и рутинным делом.

Огромный поток информации о первичной структуре геномов про – эукариот остро ставит вопрос о необходимости осмысления того, как генетическая информация реализуется не на первичном, а на более высоких уровнях организации живой системы – на уровне генома, на уровне белковых макромолекул и на уровне метаболизма. Этими проблемами занимаются новые научные направления – геномика, протеомика, метаболомика.

Уникальность зеленых растений

- 1) посредник между Небом и Землей
- 2) в углеродотрофии и азототрофии.

Углеродотрофия – это способность зеленых растений на основе  $\text{CO}_2$  с участием солнечной энергии синтезировать органические вещества. Синтезируется глюкоза, углеродный скелет которой является основой для биосинтеза органических соединений, как в растениях, так и в животных. При этом глюкоза является концентратом энергии солнечных квантов: это связи С-С, С-Н, это консерв солнечных лучей. Поэтому, зеленые растения являются не только углеродо, но и фототрофами. Зеленые растения выполняют космическую роль. Они переводят энергию солнечного света в доступную – энергию химических связей: С-С, С-Н. Азототрофия – это способность зеленых растений на основе углеродного скелета глюкозы, как продукта фотосинтеза и минерального аммиачного азота –  $\text{NH}_4^+$  синтезировать все разнообразие кодируемых или протеиногенных аминокислот.

## Лекция 2. Физиология растительной клетки.

### План

1. Общая схема организации растительной клетки
2. Методы исследования растительных клеток
3. Клетка как осмотическая система

#### Общая схема организации растительной клетки

Высшие растения являются многоклеточными организмами, состоящими из множества клеток, выполняющих специализированные функции. Несмотря на то, что дифференцированные клетки могут сильно отличаться друг от друга, все они как клетки эукариотического организма имеют ядро, цитоплазму, ряд клеточных органелл и систему мембран, которая не только отделяет клетку от окружающей среды, но и разделяет на компартменты ее внутреннее содержимое.

Специфической особенностью строения растительной клетки является наличие системы пластид, крупной центральной вакуоли, а также прочной полисахаридной клеточной стенки. Растительная клетка содержит три относительно автономные, но тесно взаимодействующие генетические системы: ядерную, митохондриальную и пластидную. Для растительных клеток характерен особый тип роста – рост растяжением. У делящихся растительных клеток отсутствуют центриоли. Поскольку клеточные стенки клеток одной ткани или органа непосредственно контактируют друг с другом, то возникает единая система клеточных стенок, которая называется апопластом.

Протопласты растительной клетки через поры клеточных стенок связаны между собой плазмодесмами, которые соединяют их в цитоплазматическое целое – симпласт. Каждая плазмодесма представляет собой тяж гиалоплазмы, окруженный плазмалеммой, центральную часть которого занимает десмотрубка, которая связывает эндоплазматический ретикулум соседних клеток. Непрерывную систему эндоплазматического ретикулаума растения называют эндопластом.

Таким образом, растительный организм представляет собой единую систему дифференцированных клеток, выполняющих определенные функции и имеющих обусловленные этими функциями особенности строения. Дифференцировка клеток обусловлена изменением активности генома клетки, экспрессией одних генов и подавлением активности других. Специфической особенностью растительных клеток является тотипотентность – способность к дедифференцировке и реализации всей имеющейся в клетке генетической информации, способность дедифференцированной клетки дать начало новому организму. Дифференцированные животные клетки, как правило, тотипотентностью не обладают.

#### Методы исследования растительных клеток

Основными методами изучения структуры растительной клетки являются методы визуального наблюдения с помощью увеличительных приборов. Световая микроскопия – изучение объекта с использованием световых микроскопов. Так как в этих оптических приборах используются источники видимого света (400–700 нм), они повышают разрешающую способность человеческого глаза в 1000 раз, что позволяет видеть объекты величиной 0,2–0,3 мкм. Метод «темного поля» позволяет различать объекты величиной менее 0,2 мкм.

Фазово-контрастная, интерференционная и поляризационная микроскопия позволяют изучать детальную структуру живых клеток. С помощью световой микроскопии можно увидеть многие органоиды клетки: клеточную стенку, ядро, хлоропласты, митохондрии.

Электронная микроскопия – изучение ультраструктуры клеток, зафиксированных специальным образом. Разрешающая способность электронных микроскопов – 0,1 нм. Электронная микроскопия позволяет изучать особенности мембранных структур органоидов, зависимость их изменений от влияния различных факторов. Основные закономерности поглощения воды клеткой

Поглощение воды из внешней среды – обязательное условие функционирования любого живого организма. Вода может поступать в клетки растений за счет набухания биокolloидов, увеличения степени их гидратации. Этот процесс характерен для сухих семян при помещении их во влажную среду (для прорастания). В основе перемещения молекул – диффузия, т. е. 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.

### Растительная клетка как осмотическая система.

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, способным развивать определенное осмотическое давление.

Осмотическое давление (диффузное давление) – термодинамический параметр, характеризующий стремление раствора к понижению концентрации при соприкосновении с чистым растворителем вследствие встречной диффузии молекул растворённого вещества и растворителя. Если раствор отделен от чистого растворителя полупроницаемой мембраной, то возможна лишь односторонняя диффузия – осмотическое всасывание растворителя через мембрану в раствор. В этом случае осмотическое давление становится доступной для прямого измерения величиной. Оно равно избыточному давлению, приложенному со стороны раствора при осмотическом равновесии. Осмотическое давление обусловлено понижением химического потенциала растворителя в присутствии растворённого вещества. Тенденция системы выравнять химические потенциалы во всех частях своего объёма и переходить в состояние с более низким уровнем свободной энергии вызывает осмотический (диффузионный) перенос вещества. Осмотическое давление в идеальных и предельно разбавленных растворах не зависит от природы растворителя и растворённых веществ; при постоянной температуре оно определяется только числом «кинетических элементов» (ионов, молекул, ассоциатов или коллоидных частиц) в единице объёма раствора.

Осмотическое давление (P) численно равно давлению, которое оказало бы растворённое вещество, если бы оно при данной температуре находилось в состоянии идеального газа и занимало объём, равный объёму раствора. Осмотическое давление измеряют с помощью специальных приборов (осмометров), определяя избыточное гидростатическое давление столба жидкости в трубке осмометра после установления осмотического равновесия.

Осмоз является основным механизмом поступления воды в растительную клетку. 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 вакуоли («осмотической ячейки») клеточный сок развивает осмотическое давление  $\pi$ :

$$\pi = i C R T,$$

где C – концентрация раствора в молях; T – абсолютная температура; R – газовая постоянная 0,082 л × атм/град × моль; i – изотонический коэффициент,



равный  $1 + \alpha(n-1)$ .

Значение  $i$  находится так:

$$i = 1 + \alpha(n-1),$$

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 неодревесневшим 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 осмотического давления  $\pi$  и тургорного давления  $P$ .

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 вы-ходит из клетки в раствор с более высоким потенциальным осмотическим давлением.

#### Химический потенциал воды и водный потенциал клетки

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 определяет разность химических потенциалов воды в системе  $\mu_w$  (например в вакуоли) 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 нуля. Потенциал чистой воды равен нулю. 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:

$$\psi_w = -\psi_\pi - \psi_P \quad (\text{размерность бар} = \text{эрг} \times \text{см}^{-3} \times 10^6).$$

Величину осмотического потенциала можно определить плазмолитическим методом. Плазмолиз – это процесс, обусловленный потерей воды клеткой. Он проявляется в отходе протопласта от клеточной стенки. 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  $-200$  баров. У водных растений осмотический потенциал около  $-1$  бара. У большинства растений средней полосы осмотический потенциал колеблется от  $-5$  до  $-30$  баров, растения степей и пустынь имеют более отрицательный осмотический потенциал. Осмотический потенциал различен и у разных жизненных форм. У деревьев он отрицательнее, чем у кустарников и травянистых растений. У светолюбивых растений осмотический потенциал отрицательнее, 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; коллоидальный – гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз. У некоторых частей растений поглощение воды происходит исключительно путем набухания, например у семян.

Благодаря большому сродству набухающего тела к воде при набухании может возникать давление набухания в несколько сотен атмосфер. Силу набухания обозначают термином «матричный потенциал»  $\psi_t$ .

Таким образом, для клетки характерны следующие уравнения водного потенциала:

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

протоплазма:  $-\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p - \psi_t$ ;

клеточная стенка:  $-\psi_w = -\psi_t$ .

Вода в клетку может поступать также в процессе пиноцитоза, когда часть плазмалеммы прогибается внутрь клетки. Внешние края такой инвагинации смыкаются и в виде пузырька – везикулы с адсорбированными частицами и внешним раствором, – который проходит внутрь цитоплазмы.

## Лекция 3. Водобмен растений

### План

1. Функции и формы воды в растениях
2. Значение воды для жизнедеятельности растений
3. Корневая система как орган поглощения воды
4. Корневое давление: значение, механизм и методы определения. Гуттация и плач растений
5. Формы воды в почве. Водные характеристики почвы
6. Физиологическая засуха и ее причины. Коэффициент завядания
7. Транспирация: ее формы и физиологическое значение
- 8.

Вода является одной из главных составных частей 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, в среднем 75–80 % массы растительной ткани. Вода – это:

- 1) среда, в которой протекают процессы обмена веществ;
- 2) субстрат и продукт биохимических процессов (реакции гидролиза, окислительно-восстановительные реакции);
- 3) источник кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и водорода, используемого для восстановления углекислого газа;
- 4) основа конформации молекул белка;
- 5) основа устойчивости структур цитоплазмы и оболочки клеток в упругом состоянии; б) основа «тургорных» движений частей растений;
- 6) основа терморегуляции растительного организма.

Свойства воды, обеспечивающие ее функции в растительной клетке:

- 1) молекула воды представляет собой диполь;
- 2) благодаря этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом, ионами и белковыми молекулами;
- 3) вода участвует в поглощении и транспорте веществ, так как является хорошим растворителем; гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие;
- 4) вода обладает высокой теплоемкостью, равной 1 кал/град, что позволяет растению воспринимать изменения температуры окружающей среды в смягченном виде, испарение воды растениями, т. е. транспирация, служит основным средством терморегуляции у растений.

#### Формы воды в растении

В клетках и тканях различают две формы воды: прочно связанную (связанную) и рыхло связанную (свободную). Осмотически связанная вода гидратирует растворенные вещества – ионы и молекулы; коллоидносвязанная вода гидратирует коллоиды (макромолекулы); капиллярносвязанная вода связана со структурами клеточных стенок и сосудов за счет сил адгезии.

Связанная вода выполняет структурную функцию, поддерживая структуру коллоидов и обеспечивая функционирование ферментов, органоидов и клетки в целом. Она малоподвижна, не участвует в растворении и транспорте веществ, отличается

сниженной температурой замерзания и более высокой температурой кипения по сравнению со свободной водой.

Свободная вода обладает высокой подвижностью, является растворителем и основным транспортером веществ по растению. Доля связанной воды в клетке составляет около 40 %, доля свободной – около 60 %. При недостатке влаги в первую очередь снижается доля свободной воды.

### Корневая система как орган поглощения воды

Водный баланс растений складывается из поглощения, использования и потери воды. 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 более чем в 150 раз. Рост корневой системы и ее ветвление продолжают в течение всей жизни растения.

Поглощение воды и питательных веществ осуществляется в основном 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, и 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. 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 (поояски Каспари). Поэтому вода и соли проходят через клетки эндодермы по симпласту и транспорт воды в эндодерме замедляется. Это необходимо, так как диаметр стели (центрального цилиндра), куда попадает вода из эндодермы, меньше всасывающей поверхности корня.

Центральный цилиндр корня содержит перицикл, паренхимные клетки 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. Клетки перицикла и паренхимные клетки активно транспортируют ионы в проводящие элементы ксилемы. Контакт осуществляется через поры во вторичных клеточных стенках сосудов и клеток. Между 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.

### Корневое давление: значение, механизм и методы определения.

#### Гуттация и плач растений

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 у 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 сосудах 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.

Проявлением работы нижнего концевого двигателя (корневого давления) служат плач растений и гуттация. 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 будет не поступать в корень, а выходить из него.

#### Формы воды в почве.

#### Водные характеристики почвы

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 баров и она недоступна для растений.

Способность почвы удерживать воду зависит от ее состава и свойств. Для характеристики максимального запаса почвенной влаги используют понятие «полная полевая влагоемкость» (или «полевая влагоемкость»). Количественно этот параметр отражает количество воды (выраженное в процентах), которое способны поглотить и удержать 100 граммов почвы. Чем больше в почве минеральных (глинистых) и органических (гумуса) частиц, тем выше значение полевой влагоемкости. Так как для нормальной жизнедеятельности корневой системы необходимо некоторое количество кислорода почвенного воздуха, оптимальной для большинства растений считается влажность почвы, равная 60% от полной полевой влагоемкости.

## Физиологическая засуха и ее причины. Коэффициент завядания

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».

Восходящий поток воды в растении идет по сосудам ксилемы, лишенным цитоплазмы. Помимо работы нижнего концевой 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: ее формы и физиологическое значение

Транспирация – это физиологический процесс испарения 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).

Эпидермис листьев растений – первичная поверхностная однослойная ткань – выполняет важную роль в осуществлении процессов водо- и газообмена. Клетки эпидермиса покрыты на поверхности кутикулой, часто восковым налетом, живыми или отмершими волосками (исполняют роль экрана, отражающего часть солнечных лучей). Эпидермис защищает внутренние ткани растений от иссушения, механических повреждений, проникновения инфекции, через систему устьиц регулирует газообмен и транспирацию растения.

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 концевой 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 °С 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.

Величина транспирации зависит от числа устьиц, их размещения, степени открытости, строения эпидермиса, степени развития проводящей системы, величины осмотического давления клеточного сока, насыщенности протоплазмы водой, а также от интенсивности освещения, температуры, влажности воздуха, силы ветра и от содержания в почве азота и др. элементов питания.

### Количественные показатели транспирации

Интенсивность транспирации – это количество, г, воды, испаряемой растением в единицу времени (ч) с единицы поверхности (дм<sup>2</sup>). Эта величина колеблется от 0,15 до 1,5. Иногда расчёт ведут на 1 г сухой или сырой массы в 1 час. При определении абсолютной величины транспирации рассчитывают площадь листовой поверхности растений на 1 м<sup>2</sup> площади, учитывая и площадь поверхности листа. Отношение количества воды, испаряемой с единицы поверхности, к единице свободной поверхности воды называется относительной транспирацией; в оптимальных условиях водоснабжения она равна 0,7–0,85. При определении продукционных характеристик рассчитывают количество воды, израсходованной растением за весь вегетационный период, и относят его к сухой массе всего растения.

Транспирационный коэффициент – это количество воды (г), расходуемой растением на образование 1 г сухого вещества. Этот параметр зависит от климатических и почвенных условий и от вида растений (например у просовидных злаков он относительно низок). Транспирационный коэффициент разных растений варьируется от 200 до 1000 и более. Зная его величину, можно приблизительно вычислять поливные нормы для орошаемых культур в разных почвенно-климатических условиях и рационализировать приёмы орошения. Транспирационный коэффициент уменьшается с улучшением условий питания, увлажнения, с повышением плодородия почвы и уровня агротехники. Величину, обратную транспирационному коэффициенту, называют продуктивностью транспирации.

Продуктивность транспирации – количество, г, сухого вещества, накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды.

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

Экономичность транспирации – это количество (мг) испаряемой воды на 1 кг воды, содержащейся в растении.

У растений одного вида в сходных условиях количество испаряемой воды тем выше, чем больше листовая поверхность. Так, с 1 га посева пшеницы выделяется около 2 тыс. т воды, 3,2 тыс. т кукурузы, 8 тыс. т капусты. Основными методами определения интенсивности транспирации отдельных листьев и небольших растений являются весовой и потометрический. Для определения транспирационных характеристик ценозов применяют методы локального определения количества испаряемой влаги участком кроны или посева и последующую экстраполяцию.

## Устьичная транспирация и механизм ее регулирования

Устьица представляют собой щель в подустьичную полость, окаймленную двумя замыкающими клетками серповидной формы. Стенки замыкающих клеток, обращенные к щели, образуют утолщения. Противоположные стенки тонкие. Устьичная щель ведёт в обширный межклетник – подустьичную полость. Устьице нередко бывает окружено двумя или несколькими прилегающими клетками, отличающимися по форме от основной массы клеток эпидермиса. В основе устьичных движений лежит обратимое изменение тургора замыкающих клеток. Тонкие участки их стенок с повышением тургора растягиваются и вытягиваются в направлении от устьичной щели. В этом же направлении выгибаются и стенки, обращенные к щели. Ширина щели увеличивается – и устьице открывается.

С понижением тургора замыкающих клеток устьице закрывается. 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 сравнению с площадью всего листа (0,5–2 %), испарение воды через устьица идет очень интенсивно.

Транспирация складывается из двух процессов: 1) передвижение воды в листе из сосудов ксилемы по симпласту и преимущественно по клеточным стенкам, так как в стенках транспорт воды встречает меньшее сопротивление; 2) испарение 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. Высокая оводненность замыкающих клеток приводит к открыванию устьиц. При недостатке воды замыкающие клетки выпрямляются – и устьичная щель закрывается. Кроме того, по мере увеличения водного дефицита в тканях растения повышается концентрация ингибитора роста абсцизовой кислоты. Она подавляет деятельность Н<sup>+</sup>-насосов в плазмалемме замыкающих клеток, которые участвуют в Н<sup>+</sup>/К<sup>+</sup> обмене, вследствие чего снижается их тургор и устьица закрываются. Абсцизовая кислота также ингибирует синтез фермента α-амилазы, что приводит к снижению гидролиза крахмала, поэтому сосущая сила замыкающих клеток уменьшается – и устьица закрываются.

Так как 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. При снижении концентрации СО<sub>2</sub> в подустьичной полости ниже 0,03 %, тургор замыкающих клеток увеличивается – и устьица открываются. Повышение концентрации СО<sub>2</sub> в воздухе вызывает закрытие устьиц. Это происходит в межклетниках листа ночью, когда в условиях отсутствия фотосинтеза и продолжающегося дыхания уровень углекислого газа в тканях повышается.

Становится ясно, почему ночью устьица закрыты и открываются с восходом солнца. Сдвиг рН в щелочную сторону вследствие уменьшения концентрации СО<sub>2</sub> увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как при кислом рН при повышении содержания СО<sub>2</sub> 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, 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. Ночью у большинства растений устьица закрыты и газообмен и транспирация минимальны. В светлый период суток при благоприятных погодных условиях устьичные щели находятся в открытом состоянии. Через открытые устьица углекислый газ легко проникает во внутренние ткани растения, а кислород, образовавшийся в процессе фотосинтеза, а также пары воды выделяются в атмосферу.

## Лекция 4. Фотосинтез.

### План.

1. Определение понятия «фотосинтез»
2. Основные балансовые уравнения фотосинтеза
3. Структурная организация фотосинтетического аппарата прокариот и эукариот
4. Роль фотосинтеза в процессах энергетического и пластического обмена растительного организма
5. Масштабы фотосинтетической деятельности в биосфере. Эволюция биосферы и фотосинтез.
6. Хлорофиллы: химическая структура, спектральные свойства, функции

Фотосинтез – это биологический процесс, в ходе которого энергия электромагнитного излучения превращается в химическую энергию органических соединений. Сначала свет поглощается молекулами пигментов в светособирающей антенне, затем происходит перенос энергии возбуждения к реакционному центру (особому связанному с мембраной молекулярному комплексу), который содержит хлорофилл (Хл) или бактериохлорофилл (БХл). Именно в реакционном центре (РЦ) происходит первичная фотохимическая реакция — перенос электрона от первичного донора, обозначаемого символами D или P, к акцептору А. Энергию света, запасаемую при разделении зарядов, растение использует для осуществления реакций электронного транспорта, которые дают энергию для синтеза устойчивых высокоэнергетических соединений (АТФ, НАДФН+Н, углеводов).

Процесс приобретения знаний в области фотосинтеза начался с первых количественных экспериментов Ван Гельмонта (начало XVII в.) по выращиванию ивы на песке, работ С. Гельса в 1727 г. и его труда «Статика растений», в котором утверждалось, что часть необходимого питания растения получают при помощи листьев из воздуха, исследования М. И. Ломоносова «Слово о явлениях воздушных» (1753). М. И. Ломоносов писал: «ращение тучных деревьев, которые на бесплодном песку корень свой утвердили, ясно изъясняет, что жирными листьями жирный тук из воздуха впитывают». Опыты Дж. Пристли в 1771 г. показали способность зеленых растений выделять на свету кислород, а опыты голландского врача И. Ингенхауза (1778–1779) доказали исключительную роль зеленых частей растений и света в выделении кислорода. В 1782 г. Ж. Сенебье установил факт выделения растениями кислорода только при условии наличия в воздухе углекислого газа. В начале XIX в. Н. Соссюр количественно показал, что синтез органического вещества растениями осуществляется за счет углекислого газа и воды, и составил балансовое уравнение:

двуокись углерода + вода + свет → органическое вещество + кислород.

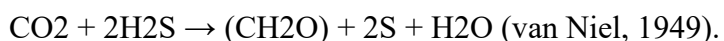
Французский химик, физиолог Ж. Б. Буссенго в 1840 г. усовершенствовал методы количественного анализа фотосинтеза. Немецкий ботаник Ю. Сакс (1832–1897) показал, что образование крахмала на свету идет за счет поглощенного углекислого газа. Немецкий ботаник В. Пфедфер (1845–1920) заложил основы энергетики фотосинтеза. Добени (1836) применил цветные экраны и показал неоднозначную роль различных участков света. В России А.С. Фаминцын (1835 – 1918) защитил докторскую диссертацию (1866) «Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы», первым указал на симбиотическую природу хлоропластов.

К концу шестидесятих годов XX в. основные процессы фотосинтеза были изучены. Начался этап внедрения полученных результатов для решения пищевых, технических и биосферных проблем.

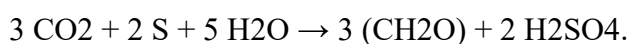
### Основные балансовые уравнения фотосинтеза

Балансовое уравнение процесса оксигенного фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями водорослями и цианобактериями, –  $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$ , где  $(\text{CH}_2\text{O})$  – условное обозначение образующегося при фотосинтезе органического вещества (1/6 часть молекулы глюкозы). Акцептором водорода в данном уравнении выступает углекислый газ.

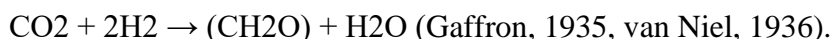
Балансовые уравнения бактериального фотосинтеза различаются. У пигментированных серобактерий донором водорода является сероводород:



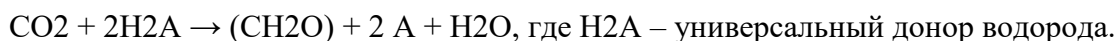
Когда сероводород в среде почти исчерпан, бактерии начинают окислять серу до сульфатов согласно реакции



В минерализованных водах, где распространены пурпурные и зеленые серные бактерии, серная кислота вступает в реакции с ионами металлов, образуя сульфаты. Приведенными уравнениями не исчерпывается многообразие возможных путей восстановления углекислого газа. В качестве донора водорода могут выступать сульфит и тиосульфат. Восстановление углекислого газа серными и несерными пурпурными бактериями может идти при участии молекулярного водорода:



Фотосинтез бактерий имеет аноксигенный характер. Ван Ниль предложил общую формулу для процесса усвоения углекислого газа на свету разными организмами



### Структурная организация фотосинтетического аппарата прокариот и эукариот

Балансовые уравнения не раскрывают всей сложности реакций, объединенных понятием «фотосинтез». Процесс протекает в специализированных клетках, главным отличием которых являются фотосинтетические пигменты. Клетки прокариот – наиболее просто организованные автономные фотосинтезирующие структуры. Мембраны, обеспечивающие протекание связанных с поглощением света процессов фотосинтеза, не обособлены в органеллы и в отсутствие света могут переключаться на дыхание. У цианобактерий тилакоиды заполняют большую часть клетки и не организованы в граны. Фикобилины в комплексе с белками образуют на тилакоидах поверхностные структуры – фикобилисомы. У фотосинтезирующих бактерий хроматофоры представляют собой везикулярные образования.

Фотосинтезирующие клетки эукариот обязательно имеют в своем составе органеллы – хлоропласты или хроматофоры. Хлоропласты способны выполнять весь комплекс процессов фотосинтеза, связанных с поглощением света, и основную часть ферментативных реакций, обеспечивающих ассимиляцию углекислого газа. Однако весь комплекс ферментативных реакций фотосинтеза требует кооперации хлоропластов (кооперативный фотосинтез у  $\text{C}_4$  – растений) или хлоропластов, митохондрий, глиоксисом и пероксисом (у  $\text{C}_3$  – растений при фотодыхании).

У большинства растений хлоропласты имеют форму эллипсоида, окружены двойной мембраной. Внутри хлоропласта расположены пигментсодержащие мембраны, образующие замкнутые полости, «мешки», или тилакоиды. Свободное от тилакоидов пространство внутри хлоропласта называется стромой. Собранные в «стопки» тилакоиды образуют граны и могут называться тилакоидами гран. Свободно расположенные тилакоиды называют тилакоидами стромы. Хлоропласты, в которых есть граны, относят к гранальному типу, а те, в которых есть только тилакоиды стромы – к агранальному типу. Хлоропласты имеют кольцевую ДНК и все необходимые для синтеза белка компоненты. Геном хлоропластов кодирует лишь часть необходимых белков; другую часть кодирует ядерный геном фотосинтезирующей клетки. Хлоропласты возникают *de novo* из инициальных частиц, а также могут размножаться путем простого деления.

### Роль фотосинтеза в процессах энергетического и пластического обмена растительного организма

У водорослей и высших растений основными конечными продуктами фотосинтеза являются углеводы. Углеводы легко вовлекаются в процесс дыхания и таким образом обеспечивают энергетический обмен клетки. Среди продуктов фотосинтеза наиболее распространены сахароза и крахмал. Крахмал накапливается в фотосинтезирующих клетках в виде нелабильных крахмальных зерен. Сахароза может вовлекаться в систему дальнего флоэмного транспорта. Ферментные системы синтеза сахарозы и крахмала конкурируют между собой за субстрат – глюкозо-6-фосфат. Кроме сахарозы и крахмала углерод C<sup>14</sup> из молекулы углекислого газа обнаруживают в глюкозе и фруктозе.

В условиях низких концентраций углекислого газа в атмосфере и высокой инсоляции в хлоропластах активируется гликолатный путь (фотодыхание). С участием митохондрий на этом пути образуются аминокислоты глицин и серин. Синтез аминокислот (аланина, серина, аспарагиновой, глутаминовой) может осуществляться на основе промежуточных продуктов восстановительного цикла. В синтезе аминокислот участвует фосфоглицериновая кислота, которая превращается в ФЕП, затем – в пируват. Путем β-карбоксилирования идет серия ферментативных реакций превращения четырехуглеродных дикарбоновых кислот (ЩУК, янтарная, яблочная). Фиксация углекислого газа через реакции β-карбоксилирования кетокислот может составлять до 20–30 % от всего ассимилированного углерода. В целом, продукты фотосинтеза относятся к углеводам, органическим кислотам и аминокислотам. Они могут быстро использоваться в реакциях синтеза липидов, белков и нуклеиновых кислот.

### Масштабы фотосинтетической деятельности в биосфере. Эволюция биосферы и фотосинтез

В процессе фотосинтеза на Земле первично создаются органические вещества, используемые в дальнейшем в качестве пищи, кормов, горючего, промышленного сырья и т. д. Как видно из общего уравнения, фотосинтез включен в глобальный газообмен на планете, обеспечивая необходимый для жизни уровень кислорода, а также необходимый для биосферы в целом уровень углекислого газа.

Подсчет общего количества органического вещества, образуемого в ходе фотосинтеза, возможен с точностью до тонны, когда расчет идет на 1 км<sup>2</sup>, и до миллиарда тонн (т × 10<sup>9</sup>) для всей планеты. В среднем на 1 км<sup>2</sup> суши приходится 110 т углерода в год. С поправкой на дыхание (15 %) валовый фотосинтез составит 130 т углерода/ км<sup>2</sup> год. Распределение валовой первичной продукции по компонентам биосферы (суша, вода) и компонентам суши (лес, культурная земля, степь и др.) показано на слайде 12.8. В 1926 г. Костычев показал, что максимальная суточная

производительность фотосинтеза (10–25 г/м<sup>2</sup>) – у пустынных ксерофитов и растений влажных субтропиков, минимальная – у растений средней полосы (4 – 6 г/м<sup>2</sup>).

Фотосинтетическая продукция в последние десятилетия находится под пристальным вниманием ученых в связи с угрозой развития парникового эффекта. Полученные за эти годы результаты позволили в ряде случаев изменить расчетные величины. Для глобального баланса углерода оказался важным не валовый, а чистый фотосинтез. По этому показателю тайга и растительность болот существенно опережают тропическую растительность. Одна тонна органического углерода аккумулирует приблизительно 107 ккал световой энергии. Это составляет 0,02–0,03 % от световой энергии в области ФАР.

Очевидно, что фотосинтез с момента своего возникновения играет ключевую роль в эволюции биосферы. Определяющими состоянием биосферы параметрами являются количество запасенного органического вещества (валовая первичная продукция), количество выделившегося кислорода, балансированный уровень углекислого газа в атмосфере (глобальная температура, глобальный климат).

Глобальная модель климата показывает, что после мелового периода (144–66 млн лет назад) уровень CO<sub>2</sub> снизился от 2800 ppm до 1000 ppm и оставался таким в эоцене (37–58 млн лет назад); в последующие 40 млн лет концентрация CO<sub>2</sub> продолжала снижаться сначала до 500 ppm, а затем – до 180–220 ppm (в плейстоценовую эпоху). В 1997 г. Cerling et al. предположил, что C<sub>4</sub> – растения начали глобальную экспансию 5–7 млн лет назад, когда уровень CO<sub>2</sub> составлял 500 ppm. Современный уровень 330–360 ppm. Падение концентрации CO<sub>2</sub> привело к снижению эффективности C<sub>3</sub> фотосинтеза и усилению фотодыхания, в ходе которого может «теряться» до 50 % ассимилированного углерода.

Это послужило эволюционным стимулом для создания CO<sub>2</sub> – концентрирующего механизма. Первыми проблему увеличения концентрации CO<sub>2</sub> в клеточном пространстве, где локализован фермент Рубиско, решили цианобактерии и водоросли. За ними последовали высшие растения. Около 13 млн лет назад в условиях тропического климата произошел переход к C<sub>4</sub> – пути метаболизма. В результате возник механизм концентрации CO<sub>2</sub>, который обеспечил оптимальные условия для фермента Рубиско (1000–3000 ppm).

#### Хлорофиллы: химическая структура, спектральные свойства, функции

Хлорофилл в хлоропластах появляется в процессе зеленения пластид. У высших растений и водорослей встречаются хлорофиллы, а, b, c, d, e. Только хлорофилл а присутствует во всех перечисленных группах. Эмпирическая формула хлорофилла а C<sub>55</sub>H<sub>72</sub>O<sub>5</sub>N<sub>4</sub>Mg.

По химической природе молекула хлорофилла состоит из порфиринового кольца (тетрапиррола) в составе дикарбоновой кислоты – хлорофиллина, этерифицированной остатком метилового спирта и высокомолекулярного одноатомного спирта – фитола:



Пиррольные кольца в ядре хлорофилла обозначены римскими цифрами (I–IV), а углеродные атомы ядра – арабскими цифрами (1–8). Атомы углерода 9 и 10 входят в состав циклопентанового кольца. Углеродные атомы метиновых мостиков (=C-), соединяющих пиррольные кольца, обозначены греческими буквами (α, β, γ, δ). У хлорофилла в пиррольном кольце II метильная группа при C<sub>3</sub> заменена альдегидной. Его эмпирическая формула – C<sub>55</sub>H<sub>70</sub>O<sub>6</sub>N<sub>4</sub>Mg. При потере магния хлорофилл превращается в феофитин, магния и фитола – в феофорбид, только фитола – в хлорофиллид.

Ядро хлорофилла обладает гидрофильными свойствами, остаток фитола – гидрофобными свойствами. Это позволяет молекуле хлорофилла взаимодействовать как с белками, так и с липидами. Хлорофиллы легко растворимы в ацетоне, серном эфире, этаноле, метаноле, сероуглероде, бензоле, плохо растворимы в петролейном эфире.

Спектры поглощения хлорофиллов а и в этиловом эфире имеют следующие особенности. Их максимумы поглощения в синей части спектра (полоса Соре) 428,5–430 нм и 452,5–455 нм, в красной части спектра 660–662 нм и 642–649 нм. Положение красного максимума зависит от природы растворителя. С ростом показателя преломления максимум поглощения смещается в длинноволновую область (в метаноле с  $n_{D20} = 1,3288$  максимум 665,7 нм; в сероуглероде с  $n_{D20} = 1,6295$  максимум 672,2 нм).

Хлорофилл с дополняет хлорофилл а во многих отделах водорослей (диатомовых, динофитовых, хризофитовых). По химической природе он представляет собой смесь хлорофиллидов а и в, которые отличаются наличием этильной или винильной группы у С4 в порфириновом кольце II. Максимумы поглощения хлорофилла в 80 %-ном ацетоне – 446 нм и 631 нм. Интенсивность красной полосы слабая. Хлорофилл d дополняет хлорофилл а у некоторых красных и хризофитовых водорослей. Хлорофилл d можно рассматривать как производную от хлорофилла а, в молекуле которого винильная группа при С2 заменена на формильную группу. Положение максимумов поглощения в диэтиловом эфире – 445 нм и 686 нм.

Пигменты порфиринового ряда у фотосинтезирующих бактерий называют бактериохлорофиллами и в зависимости от химической структуры обозначают буквами а, в, с, d. Бактериохлорофилл а обнаружен у серных и несерных пурпурных бактерий, а также в небольшом количестве у зеленых бактерий. Бактериохлорофилл в – у серных и несерных пурпурных бактерий. Бактериохлорофиллы с и d у зеленых бактерий. Длинноволновый максимум поглощения в растворе находится в области 770–780 нм. Подобно хлорофиллу, бактериохлорофилл дает производные: бактериохлорофиллид, бактериофеофитин, бактериофеофорбид.

Общим свойством для всех порфириновых пигментов является способность к флюоресценции в красной (ближней инфракрасной) области спектра. Максимум флюоресценции смещен в длинноволновую сторону по отношению к длинноволновому максимуму поглощения. Квантовый выход достигает десятков процентов в органических растворителях и снижается до нескольких процентов или до нуля в живых клетках.

В физиологических исследованиях важным показателем является отношение вспомогательных хлорофиллов (в, с, d) к хлорофиллу а, которое характеризует степень адаптации к низкому уровню облученности. Фотохимическую функцию в составе реакционных центров выполняют хлорофилл а и бактериохлорофилл а, а также их феопроизводные. Антенную функцию (поглощение и передача энергии к пигменту реакционного центра) выполняют вышеперечисленные зеленые пигменты.

## Лекция 7. Физиологическая роль дыхания. Специфика дыхания у растений План

1. Определение процесса клеточного дыхания. Общая схема процесса дыхания
2. Типы окислительно-восстановительных реакций
3. Каталитические системы дыхания.
4. Специфика дыхания у растений
5. Основной путь дыхания – гликолиз и цикл Кребса.
6. Структурная организация ЭТЦ дыхания

Клеточное дыхание – универсальный процесс, присущий всем организмам, тканям, клеткам, не прекращающийся в течение всего периода жизнедеятельности и обеспечивающий энергией и пластическими веществами.

Дыхание – сложная многозвенная система последовательных сопряженных ферментативных окислительно-восстановительных реакций, в ходе которых происходит постепенное изменение химической природы органических соединений, трансформация и использование их внутренней энергии.

Дыхание относится к категории катаболических процессов. Процесс клеточного дыхания включает несколько этапов и осуществляется последовательно и скоординированно в нескольких компартментах клетки.

Подготовительный этап – гидролиз полимеров и сложных соединений (полисахариды, белки, жиры) – происходит в основном в лизосомах.

Гликолиз – первый этап окисления субстрата – осуществляется в гиалоплазме (хлоропласты).

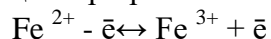
Цикл Кребса локализован в матриксе митохондрий. Это заключительный этап превращения субстрата.

Электрон-транспортная цепь дыхания – заключительный этап трансформации энергии окисляемого субстрата с участием кислорода.

### Типы окислительно-восстановительных реакций

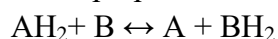
Несмотря на сложность реакций процесса клеточного дыхания, их объединяют несколько типов окислительно-восстановительных реакций:

1. При окислении донор отдает, а акцептор принимает только электроны:



(цитохромы, железосерные белки и т.п.).

2. При окислении донор отдает, а акцептор принимает электроны и протоны:



(дегидрогеназы, оксидазы).

Часто в таких реакциях участвует предварительно фосфорилированный или гидратированный донор.

3. Окисление связано с включением одного или двух атомов кислорода в молекулу окисляемого субстрата с образованием окисей и перекисей (оксигеназы).

### Каталитические системы дыхания.

Ферменты, участвующие в процессе дыхания, можно разделить на несколько функциональных групп: оксидоредуктазы (дегидрогеназы, оксидазы); изомеразы; карбоксилазы; трансферазы; оксигеназы. Изомеразы, карбоксилазы, трансферазы и некоторые другие ферменты не участвуют непосредственно в окислительных реакциях, но они преобразуют окисляемый субстрат таким образом, что он становится более «удобным» для окислительных ферментов.

Основную функциональную группу ферментов дыхания – оксидоредуктазы – традиционно делят на дегидрогеназы, активирующие водород субстрата, и оксидазы, активирующие молекулярный кислород.

Дегидрогеназы, в свою очередь, по природе кофакторов, акцепторов и окисляемых группировок молекулы субстрата делят на две подгруппы.

Первая – анаэробные, или пиридиновые, дегидрогеназы. Это двухкомпонентные ферменты, коферментом которых являются НАД или НАДФ. Они передают электроны различным акцепторам, но не кислороду, и отнимают два электрона и протона от субстрата. Окисляемая группировка – СНОН-. Два электрона и один протон присоединяются к коферменту, а другой протон выделяется в среду. В зависимости от апофермента, определяющего специфичность фермента к субстрату, различают более 150 ферментов.

Вторая – аэробные, или флавиновые, дегидрогеназы. Они катализируют отнятие двух электронов и протонов от субстратов и передают их от анаэробных дегидрогеназ разным акцепторам (хиноны, цитохромы), в том числе и кислороду. Простетической группой служат производные витамина В<sub>2</sub> – флавинадениндинуклеотид и флавинмононуклеотид. Окисляемая группировка –СН<sub>2</sub>-СН<sub>2</sub>-.

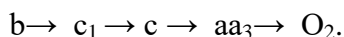
*Оксидазы.* Эти ферменты передают электроны от субстрата только на кислород. При этом образуются вода (на О<sub>2</sub> переносятся 4 электрона – цитохромоксидаза), перекись водорода (Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub>, на О<sub>2</sub> переносится 2 электрона – флавиновые оксидазы) или супероксидный анион кислорода (на О<sub>2</sub><sup>-</sup> переносится 1 электрон – ксантинооксидаза). Перекись водорода и супероксидный анион кислорода весьма токсичны и поэтому быстро превращаются в воду и кислород под действием каталазы и супероксиддисмутазы соответственно.

Большинство оксидаз являются металлсодержащими белками и делятся на железосодержащие и медьсодержащие белки.

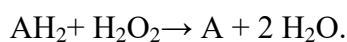
Железосодержащие оксидазы – сложные ферменты, коферментом которых является железопорфириновые производные.

К железопорфиринам относятся цитохромы групп *a, b, c*, пероксидазы и каталаза.

Коферментные части различных групп цитохромов различаются незначительно, но эти различия и специфика апоферментов определяют величину их окислительно-восстановительного потенциала. В дыхательной цепи цитохромы осуществляют транспорт электронов по градиенту окислительно-восстановительного потенциала переносчиков:

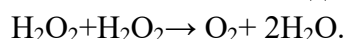


Пероксидазы не участвуют в основном пути клеточного дыхания, но выполняют важную роль при инактивации перекиси водорода, которая образуется при работе флавиновых оксидаз. Пероксидазы используют перекись водорода в качестве акцептора электронов и протонов при окислении разнообразных субстратов:





Каталаза использует перекись не только в качестве акцептора, но и в качестве донора электронов и протонов; при этом одна молекула перекиси окисляется до молекулярного кислорода, вторая – восстанавливается до воды:



Медьсодержащие оксидазы являются простыми ферментами. К ним относятся полифенолоксидазы и аскорбатоксидаза. Эти оксидазы могут выполнять функции альтернативных терминальных оксидаз в электрон – транспортной цепи растительных клеток. Аскорбатоксидаза в комплексе с глутатион-редуктазной системой может обеспечивать регенерацию окисленной формы НАД при блокировании основного пути транспорта электронов по ЭТЦ.

*Оксигеназы* активируют кислород и катализируют его присоединение к различным органическим соединениям (аминокислоты, фенолы, ненасыщенные жирные кислоты, ксенобиотики – чужеродные токсичные вещества). В качестве доноров электронов оксигеназы используют NAD(P)H, FADH<sub>2</sub> и др.

#### Специфика дыхания у растений

Дыхание растений намного сложнее, чем дыхание животных. Разнообразие каталитических механизмов дыхания у растений представляет собой адаптивный механизм, позволяющий растению сохранять необходимый уровень дыхательного метаболизма в непрерывно меняющихся условиях внешней среды. Гетерогенность ферментативной системы дыхания растений определяется не только разнообразием ферментов, но и большим набором изоферментов, синтез которых индуцируется при изменении комплекса физико-химических параметров в клетке.

#### Основной путь дыхания гликолиз и цикл Кребса

Реакции гликолиза идут в цитозоле и в хлоропластах. Есть три этапа гликолиза:

- 1 – подготовительный (фосфорилирование гексозы и образование двух фосфотриоз);
- 2 – первое окислительное субстратное фосфорилирование;
- 3 – второе внутримолекулярное окислительное субстратное фосфорилирование.

Сахара подвергаются метаболическим превращениям в виде сложных эфиров фосфорной кислоты. Глюкоза предварительно активируется путем фосфорилирования. В АТФ-зависимой реакции, катализируемой гексокиназой, глюкоза превращается в глюкозо-6-фосфат.

После изомеризации глюкозо-6-фосфата в фруктозо-6-фосфат последний вновь фосфорилируется с образованием фруктозо-1,6-дифосфата. Фосфофруктокиназа, катализирующая эту стадию, является важным ключевым ферментом гликолиза. Таким образом, на активацию одной молекулы глюкозы расходуются две молекулы АТФ.

Фруктозо-1,6-дифосфат расщепляется альдолазой на два фосфорилированных С<sub>3</sub>-фрагмента. Эти фрагменты – глицеральдегид-3-фосфат и дигидроксиацетонфосфат – превращаются один в другой триозофосфатизомеразой.

Глицеральдегид-3-фосфат окисляется глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназой с образованием НАДН + Н<sup>+</sup>. В этой реакции в молекулу включается неорганический фосфат с образованием 1,3-дифосфоглицерата. Такое промежуточное соединение содержит смешанную ангидридную связь, расщепление которой является высокоэкзоэргическим процессом. На следующей стадии, катализируемой фосфоглицераткиназой, гидролиз этого соединения сопряжен с образованием АТФ.

Следующий промежуточный продукт, гидролиз которого может быть сопряжен с синтезом АТФ, образуется в реакции изомеризации 3-фосфоглицерата, полученного в

результате реакции окисления 3ФГА, в 2-фосфоглицерат (фермент фосфоглицератмутаза) и последующего отщепления воды (фермент энлаза). Продукт представляет собой сложный эфир фосфорной кислоты и энольной формы пирувата и потому называется фосфоэнолпируватом (ФЭП). На последней стадии, которая катализируется пируваткиназой, образуются пируват и АТФ.

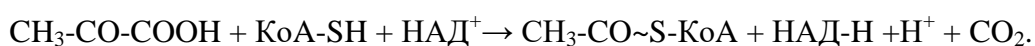
Наряду со стадией окисления ФГА и тиокиназной реакцией в цитратном цикле это третья реакция, позволяющая клеткам синтезировать АТФ, независимо от дыхательной цепи. Несмотря на образование АТФ, она высоко - экзоэргична и потому необратима.

В результате гликолиза из одной молекулы глюкозы образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты и 4 молекулы АТФ. 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 2 молекулы НАД восстанавливаются до НАДН.

В процессе гликолиза молекула глюкозы деградирует до двух молекул пирувата. Кроме того, образуется по две молекулы АТФ и НАДН + H<sup>+</sup> (аэробный гликолиз).

В анаэробных условиях пируват претерпевает дальнейшие превращения, обеспечивая при этом регенерацию НАД<sup>+</sup>. При этом образуются продукты брожения, такие, как лактат или этанол (анаэробный гликолиз). В этих условиях гликолиз является единственным способом получения энергии для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. В аэробных условиях образовавшиеся 2 молекулы пировиноградной кислоты вступают в аэробную фазу дыхания.

Аэробная фаза дыхания локализована в митохондриях. Пировиноградная кислота окисляется до воды и углекислого газа в дыхательном цикле, получившем название цикла ди- и трикарбоновых кислот, или цикла Кребса, в честь английского биохимика Г. Кребса, описавшего этот путь. 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:



Подобный мультиферментный комплекс участвует в окислении кетоглутаровой кислоты в цикле Кребса. Процесс окислительного декарбоксилирования кетокислот сопровождается образованием ацил-коэнзима А с макроэргическим групповым потенциалом.

Цикл Кребса или цикл трикарбоновых кислот (ЦТК) начинается с конденсации ацетил-КоА с молекулой щавелевоуксусной кислоты, катализируемой цитратсинтазой. Продуктами реакции являются лимонная кислота и свободный кофермент А.

Лимонная кислота с помощью фермента аконитазы последовательно превращается в цис-аконитовую и изолимонную кислоты. При этом за счет перемещения гидроксила и протона при присоединении воды в молекуле изолимонной кислоты появляется группировка, -НСОН-, которой не было в молекуле лимонной кислоты и которую способна окислить НАД-зависимая дегидрогеназа.

Изолимонная кислота превращается в α-кетоглутаровую кислоту в реакции, катализируемой изоцитратдегидрогеназой. На первом этапе реакции имеет место дегидрирование изолимонной кислоты, в результате которого образуются щавелевоянтарная кислота и НАД-Н + H<sup>+</sup>. На втором этапе щавелевоянтарная кислота, все

еще, вероятно, связанная с ферментом, подвергается декарбоксилированию. Продукты реакции –  $\alpha$ -кетоглутаровая кислота, освобождающаяся от фермента, и  $\text{CO}_2$ .

Далее  $\alpha$ -кетоглутаровая кислота подвергается далее окислительному декарбоксилированию, катализируемому  $\alpha$ -кетоглутаратдегидрогеназным комплексом, в результате чего образуется сукцинил-КоА. Эта реакция – единственная необратимая реакция из десяти, составляющих ЦТК. Один из продуктов реакции – сукцинил-КоА – представляет собой соединение, содержащее высокоэнергетическую тиоэфирную связь.

Следующий этап – образование янтарной кислоты из сукцинил-КоА, катализируемое сукцинилтиокиназой, в результате которого энергия, освобождающаяся при разрыве тиоэфирной связи, запасается в фосфатной связи ГТФ. ГТФ затем отдает свою фосфатную группу молекуле АДФ, что приводит к образованию АТФ. Следовательно, на данном этапе ЦТК идет субстратное фосфорилирование.

Янтарная кислота окисляется в фумаровую с помощью фермента сукцинатдегидрогеназы. Кофактором фермента является ФАД. Далее фумаровая кислота гидратируется под действием фумаразы, в результате чего образуется яблочная кислота. Яблочная кислота подвергается окислению, приводящему к образованию ЩУК. Реакция катализируется НАД-зависимой малатдегидрогеназой.

Этой реакцией завершается ЦТК, так как вновь регенерируется молекула-акцептор (ЩУК), запускающая следующий оборот цикла.

Энергетическим «топливом», перерабатываемым в ЦТК, служат не только углеводы, но и жирные кислоты (после предварительной деградации до ацетил-КоА), а также многие аминокислоты (после удаления аминогруппы в реакциях дезаминирования или переаминирования).

В результате одного оборота цикла Кребса происходят два декарбоксилирования, четыре дегидрирования и одно фосфорилирование. Итогом 2-х декарбоксилирований является выведение из цикла 2-х атомов углерода (2 молекулы  $\text{CO}_2$ ), т. е. их выводится ровно столько, сколько поступило в виде ацетильной группы. В результате 4-х дегидрирований образуются 3 молекулы НАД-Н<sub>2</sub> и 1 молекула ФАД-Н<sub>2</sub>. Как видно, в процессе этих превращений весь водород оказывается на определенных переносчиках, а потому встает задача передать его через другие переносчики на молекулярный кислород.

При окислении одной молекулы пировиноградной кислоты образуются 3 молекулы НАДН, 1 молекула НАДФН и 1 молекула ФАДН<sub>2</sub>, при окислении которых в дыхательной электрон-транспортной цепи синтезируются 14 молекул АТФ. Кроме того, 1 молекула АТФ образуется в результате субстратного фосфорилирования.

ЦТК можно рассматривать как выработанный клеткой механизм, имеющий двойное назначение. Основная функция его заключается в том, что это совершенный клеточный «котел», в котором осуществляются полное окисление вовлекаемого в него органического субстрата и отщепление водорода. Другая функция цикла – снабжение клетки рядом предшественников для биосинтетических процессов. Обычно ЦТК является дальнейшей «надстройкой» над анаэробными энергетическими механизмами клетки.

### Структурная организация ЭТЦ дыхания

Дыхательная электрон-транспортная 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 межмембранному пространству. 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.

ЭТЦ митохондрий растений, в отличие от животных, включает альтернативную цианидустойчивую терминальную оксидазу, локализованную на внутренней мембране, альтернативную ротенон-устойчивую НАД(Ф)Н-дегидрогеназу в матриксе митохондрий, а также НАД(Ф)Н-дегидрогеназу в межмембранном пространстве, которая способна принимать электроны от НАД(Ф)Н, образующихся в цитозоле.

## Лекция 9. Минеральное питание. Роль минеральных элементов

### План

1. Потребность растений в элементах минерального питания
2. Классификации элементов, необходимых для растений
3. Физиологическая роль макро- и микроэлементов

В процессе жизнедеятельности растения, являясь автотрофными организмами, поглощают минеральные элементы в форме неорганических соединений, ассимилируют их, включая в состав органических веществ. Продуцируемые ими органические вещества распространяются в экосистемах по цепям питания. Органические остатки в море и на суше минерализуются редуцентами. В течение 6–8 лет живые существа пропускают через себя весь углерод атмосферы. Примеры: круговороты углерода, азота, серы, фосфора.

### Потребность растений в элементах минерального питания

Биогенные элементы – это химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и имеющие определённое биологическое значение. Прежде всего это кислород, составляющий 70% всей массы организмов, углерод (18%), водород (10%), кальций, азот, калий, фосфор, магний, сера, хлор, натрий, железо и др. В пересчете на сухую массу организмы содержат по 45% углерода и кислорода, 6 % – водорода, 4% – остальных минеральных элементов. Эти элементы входят в состав всех живых организмов, составляют их основную массу и играют большую роль в процессах жизнедеятельности.

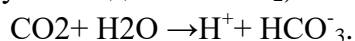
Успехи аналитической химии и спектрального анализа расширили перечень биогенных элементов. Ученые находят всё новые элементы, входящие в состав организмов в малых количествах (микроэлементы), и открывают биологическую роль многих из них. В. И. Вернадский считал, что все химические элементы, постоянно присутствующие в клетках и тканях организмов, в естественных условиях играют определенную физиологическую роль. Многие элементы имеют большое значение только для определённых групп живых существ (например, бор необходим для растений, ванадий – для асцидий ит.п.). Содержание тех или иных элементов в организмах зависит не только от их видовых особенностей, но и от состава среды, пищи (в частности, для растений – от концентрации и растворимости тех или иных почвенных солей), экологических особенностей организма и других факторов.

### Классификации элементов, необходимых для растений

Растения получают углерод и кислород преимущественно из воздуха, а остальные элементы – из почвы. Элементы минерального питания – это химические элементы, которые необходимы растению и не могут быть заменены никакими другими. Элементы минерального питания содержатся в почве в четырех формах: прочно фиксированные и недоступные для растения (например, ионы калия и аммония в некоторых глинистых минералах); труднорастворимые неорганические соли (сульфаты, фосфаты, карбонаты) и в такой форме недоступные для растения; адсорбированные на поверхности коллоидов, доступные для растений благодаря ионному обмену на выделяемые растением ионы; растворенные в воде и поэтому легкодоступные для растений.

Ионы поступают в клетки ризодермы либо из почвенного раствора, либо за счет контактного обмена  $H^+$ ,  $HCO_3^-$  и анионов органических кислот, адсорбированных на клеточных стенках корневых волосков, на ионы минеральных веществ почвенных частиц.

Выделяя различные вещества (углекислый газ, аминокислоты, сахара и др.), корневая система увеличивает доступность минеральных элементов для растения непосредственно в прикорневой зоне (например путем выделения  $\text{CO}_2$ ):



Повышение растворимости фосфатов и (карбонатов) косвенно создает благоприятные условия для микрофлоры ризосферы, которая играет большую роль в превращении почвенных минералов.

Растения способны поглощать из окружающей среды практически все элементы. Однако для нормальной жизнедеятельности растительному организму необходимы лишь 19 питательных элементов. Среди них – углерод (около 45 % сухой массы тканей), кислород (45%), водород (6%) и азот (1,5 %). Их называют органогенами. Несколько процентов приходится на зольные элементы, которые остаются в золе после сжигания растения. Содержание минеральных элементов обычно выражают в процентах от массы сухого вещества.

Все минеральные элементы, в зависимости от их количественного содержания в растении, принято делить на макроэлементы, содержание которых – более 0,01 % от сухой массы (к ним относятся азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний), и микроэлементы, содержание которых – 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. Основные функции элементов в метаболизме: структурная и каталитическая (регуляторная).

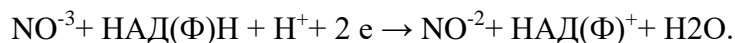
Особенностями минерального обмена растений являются следующие: избирательное накопление элементов в тканях растений в значительно больших концентрациях, чем в окружающей среде; видовая специфичность в потребности, накоплении и распределении элементов по органам у разных растений.

### Физиологическая роль макро- и микроэлементов

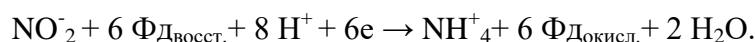
#### Макроэлементы

*Азот* входит в состав белков, нуклеиновых кислот, пигментов, коферментов, фитогормонов и витаминов. В почве от 0,5 до 2 % почвенного азота доступно растениям в форме  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$ -ионов. Запасы азота в почве могут пополняться разными путями: внесение в почву минеральных и органических азотных удобрений; азотфиксация молекулярного азота атмосферы специализированными группами микроорганизмов; минерализация почвенными бактериями органического азота растительных и животных остатков.

Следует подчеркнуть, что растения являются автотрофами не только по углероду, но и по минеральным элементам, в том числе и по азоту (что отличает питание растительных организмов от животных). В органические соединения азот включается в восстановленной форме; 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 двух электронов и катализируемое ферментом нитратредуктазой:



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, 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.

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. Этот путь у большинства растений является основным.

Глутамин и аспарагин, наряду с глутаматом, являются транспортными формами ассимилированного азота в растении.

*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 и др.). Фосфорилирование, то есть присоединение 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.

*Сера.* В почве 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. Восстановление сульфатов – проявление автотрофного типа питания растений; у гетеротрофов не обнаружен.

Одна из основных функций серы в белках – это участие SH-группы в образовании ковалентных, 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. Сера входит в состав многих витаминов и коферментов, таких, как биотин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота.

*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.

Калию принадлежит исключительная роль в поддержании гомеостаза клетки – регуляции осмотического давления, трансмембранного потенциала, равновесия зарядов, катионно-анионного баланса, рН и т.д. Свойство нетоксичности высоких концентраций ионов калия (в отличие от натрия) является определяющим в выполнении его функций в растительной клетке.

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 морозу.

Калий участвует в создании разности электрических потенциалов между клетками. Он нейтрализует отрицательные заряды неорганических и органических анионов. Калий необходим для работы устьичного аппарата. Известны более 60 ферментов, активируемых калием. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, реакций переноса фосфатных групп, синтеза рибофлавина – компонента всех флавиновых дегидрогеназ. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала в клубнях картофеля, сахарозы – в сахарной свекле, целлюлозы, гемицеллюлоз и пектиновых веществ – в клеточных стенках различных растений.

*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 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 вакуоли 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. Недостаток кальция приводит к нарушению формирования клеточных мембран и клеточных стенок при делении клеток. Регулирующее действие кальция на многие стороны метаболизма определяется его взаимодействием с внутриклеточным рецептором кальция – белком кальмодулином. Это



кислый с изоэлектрической точкой при рН 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 др. Кальмодулин может связываться с мембранами в клетке и легко переходит в цитозоль. Влиянием кальция на сборку и разборку элементов цитоскелета объясняется 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.

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

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

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

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 содержат его как компонент структуры. Для двух из семи (глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа и транс-кетозаза) 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, а также для активации аминокислот и синтеза белка. Он активирует ДНК- и РНК-полимеразы, участвует в формировании пространственной структуры нуклеиновых кислот.

### Микроэлементы

*Железо.* Среднее содержание железа в растениях составляет 20–80 мг на 1 кг сухой массы. Ионы  $\text{Fe}^{3+}$  почвенного раствора восстанавливаются редокс-системами плазмалеммы клеток ризодермы до  $\text{Fe}^{2+}$  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. При этом оно входит в состав нитратредуктазы и нитрогеназы.

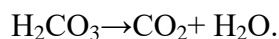
*Медь* поступает в клетки в форме иона  $\text{Cu}^{2+}$ . Среднее содержание меди в растениях 0,2 мг на кг сухой массы. Около 70 % всей меди, находящейся в листьях, сосредоточено в хлоропластах, и почти половина ее – в составе пластоцианина (переносчика электронов между фотосистемами II и I). Она входит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

дыхательной цепи митохондрий. Медь входит в состав нитратредуктазного комплекса и влияет на синтез левоглобина. Для биосинтеза этилена также необходим медьсодержащий фермент. Влияя на содержание в растениях ингибиторов роста фенольной природы, медь повышает устойчивость растений к полеганию, повышает засухо-, морозо- и жароустойчивость.

*Марганец* поступает в клетки в форме ионов  $Mn^{2+}$ . Среднее его содержание составляет 1 мг на 1 кг сухой массы. Марганец накапливается в листьях. Он необходим для фоторазложения воды с выделением кислорода и восстановления углекислого газа при фотосинтезе. Марганец способствует увеличению содержания сахаров и их оттоку из листьев. Два фермента цикла Кребса (малатдегидрогеназа и изоцитратдегидрогеназа) активируются ионами марганца. Он также необходим для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов. Марганец является кофактором РНК-полимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей фитогормон 3-индолилуксусную кислоту.

*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 1 кг сухой массы. Он поступает в растения в форме аниона  $MoO_4^{2-}$ , концентрируется в молодых, растущих органах. Его больше в листьях, чем в корнях и стеблях, а в листе он сосредоточен в основном в хлоропластах. Молибден входит в состав нитратредуктазы и нитрогеназы. Молибден необходим для биосинтеза левоглобина. Как металл-активатор молибден участвует в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, работы таких ферментов, как ксантиноксидаза и различные фосфатазы.

*Цинк*. Содержание цинка в надземных частях бобовых и злаковых растений составляет 15–60 мг на 1 кг сухой массы. Повышенная концентрация отмечается в листьях, репродуктивных органах и конусах нарастания, наибольшая – в семенах. В растение цинк поступает в форме катиона  $Zn^{2+}$ . Он необходим для функционирования ферментов гликолиза (гексокиназы, енолазы, триозофосфатдегидрогеназы, альдолазы), а также входит в состав алкогольдегидрогеназы. Цинк активирует карбоангидразу, катализирующую реакцию дегидратации гидрата оксида углерода:



Это помогает использованию углекислого газа в процессе фотосинтеза. Цинк участвует в образовании 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.

*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.

## Лекция 12. Рост и развитие растений

### План

1. Общие представления о росте и развитии растений
2. Закономерности, типы роста
3. Кинетика ростовых процессов.
4. Основные этапы развития растений
5. Влияние внутренних и внешних факторов на рост и развитие растений
6. Физиологические основы действия фитогормонов

### Общие представления о росте и развитии растений

Рост и развитие – наиболее сложные процессы в жизнедеятельности организма. Они непосредственно связаны с питанием, водным режимом, транспортом веществ, двигательной активностью, механизмами коррелятивных взаимодействий всех частей целого растения.

Историю изучения роста и развития растений можно разделить на четыре периода:

1. Описание процессов роста и развития («Учение о растениях» Аристотеля, «О причинах растений» Теофраста, теория эпигенеза К. Ф. Вольфа, «Опыт объяснения метаморфоза растений» И. В. Гете, клеточная теория М.Я. Шлейдена и Т.Шванна, работа К. Негели по изучению развития верхушечных меристем и образования из них органов и тканей, открытие чередования поколений у споровых, доказательство полового размножения у растений, описание строения семязачки и зародышевого мешка, процесса оплодотворения, образования зародыша, развития эндосперма в работах В. Гофмейстера, С.Г.Навашина и др.);

2. Изучение влияния внешних факторов, названное К.А. Тимирязевым «экспериментальной морфологией» (работы Т.А.Найта, А.С. Фаминцына, Ю.Сакса, Г. Фехтинга, Г. Клебса, Г. Гаснера, У.У. Гарнера и Г.А. Алларда);

3. Поиски внутренних факторов роста и развития (Сакс доказал, что в растительных тканях функционируют органообразующие вещества, Ч. и Ф. Дарвины доказали, что апекс стебля вырабатывает химический стимул, который перемещается в нижележащие зоны и вызывает ускорение их роста, Ф. Вент и Ф. Кегль определили его химическую природу, Д.Н. Нелюбов показал, что этилен обладает сильным морфогенетическим действием. Были открыты другие фитогормоны, М.Х. Чайлахян разработал гормональную теорию развития растений, предположив, что их зацветание индуцируется специальным гормоном – флоригеном. В середине XX века началось изучение роли генов в процессе роста и развития);

4. Выяснение механизмов роста и морфогенеза. (И интенсивно изучаются механизмы деления, растяжения и дифференцировки клеток, роль экспрессии генов в этих процессах; выдвинута гормональная теория тропизмов Вента – Холодного; Х. Бортвик и С. Хендрикс открыли фитохром, принимающий участие в процессах фотопериодизма и фотоморфогенеза; активно изучаются молекулярные механизмы действия фитогормонов; доказано, что поляризация клеток может быть связана с функциональной активностью мембран; выдвинута концепция определяющей роли колебательных процессов в явлениях самоорганизации живых организмов и т.д.).

Рост и развитие растений – неотъемлемые свойства живого организма. Эти процессы тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Однако

темпы роста и развития могут быть разными: быстрый рост может сопровождаться медленным развитием, и наоборот.

Критерии темпов роста – скорость нарастания массы, объема, размеров растения. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению и репродукции. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий, но и позволяет рассматривать процессы роста и развития последовательно. Они находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов. Для растения определяющее значение имеет согласованность взаимодействия внешних и внутренних факторов, участвующих в регулировании этих процессов.

Рост и развитие растений – сложный процесс, в основе которого лежат такие фундаментальные явления, как ритмичность, полярность, дифференциация, раздражимость, корреляция. Об этих явлениях поговорим в следующих лекциях. Рост представляет собой одно из наиболее легко обнаруживаемых проявлений жизнедеятельности растений, так как при этом увеличиваются размеры растительных органов и тканей. Однако он не всегда сопровождается увеличением размеров и массы растения. Не всякое увеличение размеров свидетельствует о росте. Д. А. Сабинин писал, что рост нельзя сводить только к увеличению растительной массы, поскольку при этом происходит «новообразование элементов структуры организма».

Следовательно, под термином «рост» понимают необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур. Данное понятие отражает количественные изменения, сопровождающие развитие организма или его частей. Этот процесс происходит на разных уровнях организации организма (субклеточном, клеточном, органном и организменном), т.е. можно говорить о новообразовании органелл клеток, органов, росте организма и даже популяции. Определение, данное выше, подчеркивает то, что рост, как процесс, не прерывается в течение жизни растения, а меняются лишь его формы.

Однако одновременно с новообразованием элементов структуры в растении совершается противоположный процесс – деструкция. Например, в ходе образования сосудов в соответствующих клетках постепенно разрушаются протопласты. В ходе образования бокового корня идет разрушение сформированных клеток первичной коры главного корня. Как отмечают В.В.Кузнецов, Г.А.Дмитриева, необходимо различать истинный и видимый рост. Истинный рост – это новообразование структур. Видимый рост – это баланс новообразования и деструкции. Для роста нужны строительные материалы и вещества, регулирующие этот процесс. В качестве них используются питательные вещества, поступающие в клетку извне, а также находящиеся в ней запасные вещества. Для роста необходимо наличие специальных веществ – регуляторов: гормонов, витаминов и др.

Растение, в отличие от животного, постоянно сохраняет способные к росту эмбриональные ткани, и его рост продолжается в течение всей жизни организма. Высшее растение живет и питается одновременно в двух средах: побеги – в воздушной среде; корни – в почве. Так как верхушка побега и кончик корня, как правило, первыми встречаются с новой ситуацией, то на этих участках локализованы многие рецепторные системы, позволяющие воспринимать изменения во внешней среде и адекватно на них реагировать.

### Закономерности, типы роста

Основой роста является образование новых клеток и их рост, сопровождаемые их дифференциацией. Еще со времени Ю.Сакса рост клеток принято делить на три фазы: эмбриональную; растяжения; дифференцировки. Такое деление носит условный характер. За последнее время внесены изменения в само понимание основных особенностей, характеризующих эти фазы роста. Если прежде считалось, что процесс

деления клетки происходит лишь на эмбриональной фазе роста, то сейчас доказано, что клетки могут иногда делиться и на фазе растяжения.

Характерной чертой ростовых процессов растительных организмов является их локализация в определенных тканях – меристемах. Они расположены по-разному в отдельных органах.

У стеблей и корней конус нарастания занимает так называемое терминальное положение, при котором он и молодые клетки составляют морфологически верхнюю часть органа. В связи с этим и стебли, и корни растут своими верхушками. Такой рост называют апикальным. Однако в то время как у надземных органов конус нарастания занимает довольно обширную зону, у корней активный рост сосредоточен в более ограниченной зоне. Так, если длина зоны роста у надземных органов (стебли) от 2–4 до 30 см и более, то длина зоны роста у корней, растущих в земле, как правило, не превышает 10 мм, а длина этой зоны у воздушных корней достигает 100 мм и больше. Характер роста одного и того же органа может варьироваться в зависимости от видовой специфики растения. У злаков рост стебля осуществляется у оснований междоузлий. Такой тип расположения зоны активного роста между сформировавшимися, закончившими свое развитие тканями носит название интеркалярного (вставочного) роста. Расположенная у основания междоузлий и охваченная листовыми влагалищами вставочная меристема у злаков остается активной на протяжении длительного времени. Этим обусловлена способность полеглих злаков подниматься даже в тех случаях, когда полегание произошло на поздних этапах развития растений.

В случае базального роста зона нарастания находится у основания органа, а закончившие рост ткани – выше зоны роста. Такое расположение встречается у листьев злаков, трав и других однодольных растений, а также у цветочных стрелок. Все эти органы растут у своих оснований.

Иной тип роста характерен для листьев многих двудольных. Например, у табака рост осуществляется по всей периферии листа с близкой для всех его частей скоростью. Латеральные меристемы обеспечивают рост стебля в толщину. Клетки камбия делятся в тангентальном направлении, вследствие чего они расположены всегда правильными радиальными слоями. В результате деления камбия образуются элементы ксилемы и флоэмы, причем количество ксилемных элементов значительно выше количества элементов флоэмы. Паренхимные клетки сердцевидных лучей, разделяющие камбиальные пучки, под влиянием продолжающейся деятельности пучкового камбия также становятся деятельными, они индуцируют клетки стеблевой паренхимы.

Итак, клетки меристемы делятся, дочерние клетки достигают размеров материнской и снова делятся. Однако размер и объем меристем остаются постоянными, что связано с тем, что большинство меристематических клеток через несколько делений переходят к росту растяжением. Но есть инициальные клетки, которые делятся в течение всей жизни органа. Доказано, что апикальные меристемы состоят из двух типов клеток, отличающихся функциями и способностью к делению.

Меристематические клетки, расположенные на самом вершине стебля или корня, не прекращают деления в течение всего периода роста. Эту зону роста для корня называют покоящимся центром, для стебля – меристемой ожидания. Более длительная способность к делению является следствием меньшей частоты делений и большей длительности интерфазы.

Клетки характеризуются большей длительностью митотического цикла, большей устойчивостью к неблагоприятным воздействиям.

В них реже возникают хромосомные aberrации. Клетки меристемы ожидания стебля менее дифференцированы. На фазе деления клетки, находящиеся в нижней части меристемы, начинают дифференцироваться. В них накапливаются физиологические и морфологические различия, обусловленные местоположением клетки, взаимодействием ее с другими клетками, а также генетической программой, которая в ней заложена.

### Кинетика ростовых процессов

Если проследить за ростом клетки, части органа или всего растения на протяжении всего периода роста, то можно обнаружить большой период роста (закон Ю. Сакса, 1872 г.): медленный, постепенно ускоряющийся подъем скорости роста до максимума, который в течение того или иного времени остается постоянным, затем снижение до нуля. Прирост длины, объема, веса и т.д. идет по S-образной кривой, поэтому говорят о S-образном ходе роста.

На этой кривой выделяют несколько характерных участков: латентная, или лаг – фаза, во время которой отсутствует видимый рост; фаза экспоненциального роста (лог – фаза); фаза замедленного роста.

Во время лаг – фазы происходят процессы, подготавливающие видимый рост. Во время лог – фазы идет активный синтез гормонов и строительных материалов. Считают, что именно эта фаза и является «периодом большого роста». На фазе замедления роста число клеток, участвующих в митозах, постепенно уменьшается, нарастает вакуолизация. Замедление роста объясняется рядом внешних и внутренних факторов. Оно генетически запрограммировано, однако находится под влиянием внешних факторов.

Продолжительность фаз может значительно колебаться, в зависимости от внешних и внутренних факторов. Например, лаг – фаза у прорастающего семени может длиться от нескольких часов до многих месяцев. Увеличение продолжительности связывают с отсутствием стимуляторов или избытком ингибиторов роста, недоразвитием зародыша, недостатком воды или кислорода, отсутствием оптимальных температур.

Закон Ю. Сакса универсален. Однако наследственность и внешние факторы оказывают на него свое влияние; поэтому кривые Сакса могут иметь разную форму, то есть они специфичны. В некоторых случаях скорость роста может описываться и многовершинной кривой. Это наблюдается у косточковых плодов, рост которых на фазе максимального роста временно замедляется или совсем приостанавливается, или у цветоножек с максимумами во время образования цветков и завязывания плодов. С неравномерностью роста связано изменение важнейших физиологических процессов.

Интенсивность роста растения или отдельных его органов определяют, измеряя длину, объем, поверхность, вес сырой и сухой биомассы растения и т.д. Определяют абсолютную скорость роста (прирост за какой-то промежуток времени); относительную скорость роста (прирост, вычисленный в процентах от исходного роста); удельную скорость роста, т. е. скорость превращения живой биомассы растения (или органа) за единицу времени.

### Основные этапы развития растений

Развитие – это качественные изменения структуры и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей, клеток) в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название дифференцировки. В понятие «развитие» входят также и возрастные изменения. Развитие высших растений подразделяют на четыре возрастных этапа: эмбриональный; ювенильный; репродуктивный (зрелость); старость.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений – развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно.

Ювенильный этап – этап молодости – включает прорастание семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы. Растения в этот период, как правило, не способны к половому размножению.

Репродуктивный этап – этап зрелости и размножения – характеризуется готовностью к зацветанию, заложением репродуктивных органов (цветков, органов вегетативного размножения), их ростом и развитием, формированием семян и плодов.

Этап старости и отмирания – период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма.

Каждый из этих этапов включает, как правило, несколько фаз, закономерно следующих друг за другом.

Развитие организма зависит от генетической программы развития и повторяется из поколения в поколение. Закодированы не только морфологические признаки, но и время их появления. Развитие организма – это необратимое явление, так как в течение жизненного цикла происходят необратимые структурные и возрастные изменения всего организма, клеток, тканей, органов, усложняются взаимоотношения между частями растения. Однако в различных внешних условиях генетическая программа может реализовываться разными путями, давая разные модификации.

Таким образом, можно констатировать, что высшее растение – это прикрепленный фототрофный организм, который характеризуется постоянным ростом, наличием двух основных регуляторных центров (верхушка побега, кончик корня), высокой способностью к вегетативному размножению и регенерации. Его процессы роста и развития находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов. Реализация каждой генетической программы развития осуществляется при постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Поэтому для растения определяющее значение имеет согласованность влияния внешних и внутренних факторов, участвующих в регулировании процессов роста и развития каждой клетки и всего организма в целом. Наиболее важные отличия растений от животных организмов касаются особенностей их роста и развития.

В связи с этим можно выделить три принципиальных различия: во-первых, растения, в отличие от большинства животных, способны размножаться неполовым, вегетативным, путем; во-вторых, у растений очень высока скорость и способность к регенерации при повреждении (за счет клеток меристематических тканей, а также дедифференцировки некоторых клеток в меристематические, образования каллусных тканей и формирования новых очагов деления и роста); в-третьих, растения растут в течение всей своей жизни; для них особенно важно функционирование апикальных меристем верхушки побега и корня, в которых постоянно идут процессы деления клеток; основной тип роста, за счет которого осуществляется наращивание массы растения, – растяжение.

Способность клеток к дифференцировке и формированию нового организма называют тотипотентностью.

Корреляции ростовых процессов различных органов, регенерация

Все органы растения взаимосвязаны, влияют на рост друг друга. Влияние одних частей организма на скорость и характер роста других называют корреляцией. Механизмы взаимодействия частей растительного организма, сформированные в ходе развития зародыша, продолжают функционировать и усложняются в течение дальнейшего онтогенеза растения. Это взаимодействие происходит с участием трофических факторов, фитогормонов и электрических явлений, причем особую роль играют функциональная активность апикальных меристем побега и корня (доминирующих центров) и посылаемые ими сигналы.

В растении осуществляется регуляция процессов роста и морфогенеза, функциональной активности и двигательных реакций. В начале развития в растение закладываются все его органы, затем идут прорастание и переход к автотрофному типу питания, формирование вегетативной массы, осуществление процессов полового и вегетативного размножения.

На всех этих этапах происходит перестройка коррелятивных связей, что обеспечивает выполнение последовательно включающихся генетических программ.

Важнейшим элементом этих процессов является относительный рост различных частей, т.е. коррелятивный рост.

Побег и корень – две главные части растения. Они выполняют функции воздушного и корневого питания. Главными факторами коррелятивных взаимосвязей «побег – корень» являются фитогормоны. Верхушка побега и в меньшей степени молодые листья синтезируют и экспортируют ИУК, которая ответственна за включение общей генетической программы корнеобразования и влияет на рост и морфогенез корня. Кончик корня вырабатывает цитокинины, которые поступают в надземную часть; они ответственны за включение программы побегообразования, рост и функциональную активность листьев. Следовательно, между верхушкой побега и кончиком корня с помощью фитогормонов устанавливается обратная положительная связь, что лежит в основе саморазвития целого растительного организма.

Цитокинин корней активирует синтез белков, хлорофилла, оказывает поддерживающее влияние на функциональную активность зрелых листьев, создавая условия для интенсивного фотосинтеза. Цитокинин способствует открыванию устьиц, что благоприятствует фотосинтезу. Из корней в надземную часть транспортируются гиббереллины, затем они начинают вырабатываться в формирующихся листьях, рост которых стимулируется цитокининами корней.

Цитокинины и гиббереллины активируют синтез и транспорт ауксина. В корнях синтезируются метаболиты, необходимые для побега. Между побегом и корнем регистрируются электрические градиенты, генерируется потенциал действия при изменении условий среды. Возникает сложная многофакторная система взаимосвязей с участием гормональных, трофических, электрических компонентов и соответствующих рецепторов в клетках.

В ходе онтогенеза лидерство доминирующих центров и их взаимосвязи меняются. Между всеми органами побега также существуют коррелятивные взаимоотношения. Развивающаяся апикальная почка ингибирует рост пазушных почек, т.к. апикальная почка главного побега вырабатывает большое количество ИУК, что позволяет ей конкурировать с пазушными почками за трофические факторы и фитогормоны, прежде всего – за цитокинины.

Хорошо выражено явление апикального доминирования у корней. Боковые корни не появляются вблизи апекса корня. Все эти ростовые корреляции связаны с деятельностью апикальной меристемы корня и поступлением ИУК из надземной части. Следовательно, роль ауксина в апикальной почке заключается в создании мощного аттрагирующего центра, в результате чего не только питательные вещества, но и цитокинин, образовавшийся в корнях, поступает преимущественно в апикальную почку.

Приток цитокинина к пазушным почкам после устранения апикальной усиливает в них клеточное деление. Формирующиеся в почках листовые зачатки начинают синтезировать ауксин, необходимый для дальнейшего стабильного развития боковых побегов. Развивающаяся верхушечная почка также влияет на рост клеток в зонах растяжения побега и корня, индуцирует формирование проводящих пучков. Ориентация листьев, боковых побегов и корней зависит от функциональной активности верхушки.

Цитокинин синтезируется в кончике корня и с ксилемным соком перемещается в верхушки побегов и в листья. Он контролирует образование примордиев листьев, их рост и трофику. В апексе корня вырабатывается АБК, который наряду с ИУК, участвует в регуляции роста корня. Гормональное взаимодействие доминирующих центров побега и корня – важнейший эндогенный механизм роста и морфогенеза в целом растении. К этому добавляется взаимодействие доминирующих центров с листьями, вырабатывающими гиббереллины и АБК (В.В.Полевой).

Таким образом, один из важнейших механизмов коррелятивного роста – это донорно-акцепторные отношения. В результате корреляции могут меняться скорость и



характер роста, расположение органов в пространстве. Корреляция связана с полярностью.

Полярность организма – это специфическая ориентация активности в пространстве. Ее можно обнаружить при регенерации – восстановлении организмом утраченных или поврежденных частей тела, органов. Регенерация возможна благодаря тотипотентности клеток. В естественных условиях регенерация – способ защиты растений и основа вегетативного размножения.

Если исходить из физиологических механизмов, то способы регенерации можно классифицировать следующим образом: физиологическая; травматическая. Регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток: а) заживление ран; б) органогенез, обусловленный образованием каллуса; в) восстановление частей без образования каллуса; г) соматический эмбриогенез. Регенерация с участием меристем: а) восстановление апикальной меристемы; б) органогенез из предшествующих зачатков; в) органогенез из новообразованных адвентивных зачатков.

В ходе физиологической регенерации восстанавливаются части, претерпевшие естественное изнашивание. Пример – постоянное восполнение сдвигающихся клеток корневого чехлика, замена старых элементов ксилемы новыми и т.д.

Травматическая (репаративная) регенерация бывает 2-х видов: регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток; регенерация с участием меристем. Вот примеры регенерации, обусловленной дедифференцировкой клеток, заживление ран: ткани, оказавшиеся на поверхности раны, дедифференцируются, их клетки начинают периклинально делиться, образуют феллоген, превращающийся в пробку; поверхность раны может затягиваться каллусной тканью; начальный этап дедифференцировки клеток на поверхности раны аналогичен описанному выше.

Клетки, дедифференцируясь, переходят к неорганизованному делению, возникает каллусная ткань.

При соматическом эмбриогенезе каллус на поверхности образуется так, как описано выше. Из отдельных клеток каллуса, начинающих организованно делиться, формируются соматические зародыши, из которых может развиваться целый организм.

При восстановлении частей без образования каллуса идет формирование адвентивных побегов из единичных эпидермальных клеток на некотором удалении от раневой поверхности, а также превращение паренхимных клеток коры в клетки ксилемы при образовании обходного участка проводящего пучка вокруг места его прерывания.

Направление регенерации проводящих элементов определяется прежде всего базипетальным транспортом ауксина, который индуцирует генетическую программу ксилемообразования. Другие пути восстановления утраченных частей у растений связаны с деятельностью апикальных или латеральных меристем.

Регенерация с участием меристем наблюдается при восстановлении апикальной меристемы. При продольном рассечении конуса нарастания из каждой половины могут регенерироваться отдельные апексы. Конус нарастания как побега, так и корня регенерируется при удалении небольшого участка его дистального конца. У развивающегося молодого листа папоротника восстанавливается отрезанная меристематическая верхушка.

Органогенез из предшествующих зачатков осуществляется при восстановлении надземных органов у высших растений за счет отрастания покоящихся почек (при устранении доминирующего влияния апикальной почки побега).

Повреждение или частичное удаление дистальной части корневой системы способствует росту зачатков боковых корней вследствие устранения действия кончика корня. Органогенез из новообразованных адвентивных зачатков из них в стеблевых черенках идет с образованием корней благодаря активации периклинальных делений в камбии или в перицикле, выполняющих функции латентных меристем. Индукция деления

клеток связана с действием ИУК, которая, перемещаясь базипетально, накапливается в нижней части черенка.

Для процессов эмбриогенеза и регенерации наиболее важны последовательная индукция определенных генетических программ и морфо-физиологическая ориентация в пространстве. Запуск генетических программ осуществляется специфическими химическими и физико-химическими факторами, а ориентация в пространстве создается полярностью, в основе которой лежат прежде всего мембранные процессы. Клетки получают сигналы из внешней и внутренней среды, корректируются их функциональная активность, считка генетической информации и векторы поляризации. Такая корректировка получила название «эффекта положения». Регенерация возможна на разных уровнях организации живой материи.

### Влияние внутренних и внешних факторов на рост и развитие растений

На рост растения оказывают влияние многие факторы внешней среды, прежде всего – физические: свет, сила тяжести, газовый состав, магнитное поле, влажность, минеральные и органические вещества и механические воздействия. Кроме того, растение испытывает влияние продуктов жизнедеятельности других растений, а также физиологически активных веществ микроорганизмов. Внешние факторы могут вызывать в организме прямые и индуктивные эффекты.

При прямых эффектах, если только речь не идет об обратимых или необратимых повреждениях, действие внешних факторов чаще всего связано с притоком энергии или ее отнятием. Эффект продолжается до тех пор, пока действует внешний фактор. Примеры – свет как источник энергии для фотосинтеза, зависимость роста от температуры.

При индуктивных эффектах внешний фактор поставляет или отнимает лишь столько энергии, сколько нужно, чтобы привести в действие пусковой механизм, который включает процесс, происходящий за счет внутренних источников энергии. Эффект нередко продолжается и тогда, когда внешний фактор больше не действует. Примеры – стимуляция прорастания семян или образование цветков под действием низких температур или света.

Свет оказывает глубокое и многообразное воздействие на внешнее строение растений. Свет влияет на дыхание и прорастание семян, образование корневищ и клубней, формирование цветков и сексуализацию, листопад и переход почек в состояние покоя. В отсутствие света происходит упрощение анатомической структуры стебля. Слабо развиваются ткани центрального цилиндра, механические ткани. Свет в явлениях фотоморфогенеза выполняет сигнальную роль, включает цепь событий, завершающуюся морфогенетическим ответом. У растений обнаружены системы, рецептирующие фотоморфогенетически активный свет (фитохром и пигменты, поглощающие синий свет).

Эндогенная регуляция осуществляется на внутриклеточном, межклеточном и организменном уровнях. На уровне клетки действуют: метаболическая (или регуляция активности ферментов), т. е. воздействие неспецифическими физико-химическими факторами, изостерическая регуляция активности ферментов на уровне их каталитических центров, аллостерическая регуляция, активация зимогена, связывание и освобождение ферментов; генная регуляция; регуляция на уровне репликации, транскрипции, процессинга, трансляции; мембранная регуляция. Выделяют такие межклеточные системы регуляции: трофическую, гормональную, электрофизиологическую. Организменный уровень организации характеризуется доминирующими центрами, полярностью, канализованными связями, осцилляциями, регуляторными контурами. Эти системы управления мы разберем подробно в курсах «Регуляция процессов жизнедеятельности растений» и «Теория гормональной регуляции».

## Физиологические основы действия фитогормонов

Гормоны – это главные факторы регуляции и управления у растений. Фитогормоны – это сравнительно низкомолекулярные органические вещества с высокой физиологической активностью. Они присутствуют в тканях в очень низких концентрациях; с их помощью клетки, ткани и органы взаимодействуют друг с другом. Обычно фитогормоны вырабатываются в одних тканях, а действуют – в других, однако в ряде случаев они функционируют в тех же клетках, в которых образуются. Характерной особенностью их является то, что они включают целые физиологические и морфогенетические программы (корнеобразование, созревание плодов и др.).

Фитогормоны – это производные аминокислот (ИУК), нуклеотидов (цитокинины), полиизопренов (гиббереллины, АБК), непредельных углеводов (этилен). Среди гормонов растений имеются лишь органические соединения с молекулярной массой от 28 (этилен) до 346 (гиббереллины). В растениях не найдены гормоны белковой или полипептидной природы.

В «свободном» физиологически активном состоянии фитогормоны присутствуют в крайне низких концентрациях, порядка  $10^{-10}$ – $10^{-3}$ М, и в этих же концентрациях проявляют свое физиологическое действие.

Фитогормоны, как правило, вырабатываются в одних клетках и тканях, а действуют в других, что и позволяет использовать их для взаимодействия различных частей растения.

Растительные гормоны включают и регулируют физиологические или морфогенетические программы. Способ их действия заключается, вероятно, в том, что в качестве эффекторов они взаимодействуют с регуляторными субъединицами в мембранах и с регуляторными белками генного аппарата.

Выделяют пять групп фитогормонов: ауксины; гиббереллины; цитокинины; абсцизины; этилен.

Каждый из фитогормонов – это основа системы, которая включает: ферменты, кофакторы и ингибиторы его синтеза; ферменты связывания (конъюгирования) и освобождения гормона из связанного состояния; способы мембранного и дальнего транспорта; механизмы действия, которые определяются наличием рецепторов и их локализацией; ферменты, кофакторы и ингибиторы разрушения фитогормона. В свою очередь, системы отдельных фитогормонов связаны в единую гормональную систему. Эта связь осуществляется на уровне как метаболизма фитогормонов, так и механизма их действия.

При повышении концентрации ИУК в клетках возрастает синтез этилена; это же явление отмечается и при действии гиббереллинов и цитокининов, хотя и в меньшей степени. Этот эффект связан с индуцирующим действием фитогормонов на синтез фермента, участвующего в превращении предшественника этилена в этилен. Рост содержания тормозит полярный транспорт ауксина, увеличивает его конъюгирование, что приводит к снижению содержания свободного ауксина. Высокое содержание этилена способствует повышению концентрации АБК, что тормозит синтез этилена. Под действием цитокининов возрастает содержание ИУК и гиббереллинов, которые также способствуют увеличению ИУК.

По спектру физиологического действия все фитогормоны поливалентны, т.е. оказывают влияние на синтез нуклеиновых кислот, белков, активность ферментов, интенсивность дыхания, деление, рост, дифференцировку клеток и др. Специфичность их действия определяется их соотношением. Например, повышение ИУК относительно цитокинина включает программу корнеобразования, а повышение цитокинина – программу побегообразования.

## Лекция 13. Ростовые движения растений

### План

1. Процессы раздражимости и возбудимости
2. Типы движения растений и их механизмы
3. Основные этапы онтогенеза растений
4. Типы покоя и их значение для жизнедеятельности растений

#### Процессы раздражимости и возбудимости

Живые организмы способны реагировать на изменения в среде, но не на все. Эти изменения должны обладать определенной степенью интенсивности – порогом действия. Изменения окружающей среды, оцениваемые живой системой, называются раздражителями, которые могут быть как внутренними, так и внешними. Однако во всех случаях они будут внешними по отношению к конкретной клетке. В качестве раздражителей могут выступать свет, температура, влажность, различные химические вещества, электромагнитные поля и др.

Все раздражители можно разделить на три группы: физические (температура, свет и др.); физико-химические (изменения осмотического давления, реакции среды, электролитного состава, коллоидного состояния); химические (гормоны, яды и др.); биологические (микроорганизмы, насекомые и др.).

По физиологическому значению раздражители делят на адекватные, т. е. действующие на данную биологическую структуру в естественных условиях, к восприятию которых она специально приспособлена и чувствительность к которым у нее очень высока, и неадекватные, для восприятия которых клетка, орган специально не приспособлены, а поэтому реакции на такие воздействия могут привести к повреждениям.

Возбуждение – процесс преобразования внешней энергии, происходящий в клетке под влиянием внешних раздражителей. Способность к возбуждению называется возбудимостью. Возбудимость – способность клеток переходить в функционально активное состояние в ответ на действие раздражителя. Она является неотъемлемым компонентом раздражимости, присуща всем живым клеткам. Явление раздражимости, или возбудимости, с одной стороны, лежит в основе взаимодействия организма как целой системы с элементами его внутренней среды, а с другой – определяет реакцию организма на внешние факторы. Поэтому свойство раздражимости обеспечивает и целостность растительного организма, и его адекватную реакцию на изменение факторов внешней среды.

Свойством возбудимости обладает цитоплазма любых клеток. Клетки, их группы или отдельные белковые структуры, обладающие повышенной чувствительностью к определенным видам раздражителей, обусловленной особенностью их строения, называются рецепторами. У растений обнаружены фото-, хемо- и механорецепторы. Функциональная активность фоторецепторов обеспечивает фототаксисы, фототропизмы, фотонастии и восприятие фотопериодических сигналов. Хеморецепция позволяет растительным организмам реагировать на аттрактанты, трофические факторы внешней среды (хемотаксисы, хемотропизмы) и фитогормоны. Механорецепция лежит в основе таких явлений, как геотропизмы, тигмотропизмы, сеймонастии.

В целом, взаимодействие стимула внешней среды с рецепторной клеткой происходит на плазматической мембране. В плазматической мембране рецепторных клеток локализованы особые белковые молекулы, которые первыми взаимодействуют с раздражителем.

## Типы движения растений и их механизмы

Изменения расположения органов растения в пространстве, обусловленные разными внешними факторами, называют движениями растений. Двигательная активность необходима для питания, защиты, размножения. У большинства растений движения не удастся пронаблюдать, т.к. они происходят очень медленно. Некоторые растения обладают быстрыми двигательными реакциями (мимоза стыдливая, мухоловка и др.). В некоторых случаях движение растений достигается за счет верхушечного роста (пыльцевые трубки и др.). Для подавляющего большинства растений характерный способ перемещения – рост растяжением.

В основе движения растений лежат осмотические процессы. Способы движения растений: внутриклеточный (движение цитоплазмы и органоидов); локомоторный с помощью жгутиков (таксисы); верхушечный (корневые волоски, пыльцевые трубки, протонема мха); ростовой (удлинение осевых органов, круговые нутации, тропизмы, ростовые настии); тургорной (движения устьиц, медленные тургорные движения – настии, быстрые тургорные движения – сейсмонастии); механический (растрескивание плодов и т.д.).

*Внутриклеточные движения.* Есть несколько типов движения цитоплазмы: колебательное, циркулярное, ротационное, фонтанирующее, идущее по типу прилива, челночное. В растительной клетке цитоплазма находится в постоянном движении. Колебательное свойственно клеткам водоросли *Spirogyra*, водного гриба *Achlya*. При этом движении нет упорядоченного перемещения клеточных компонентов (одни частицы движутся к центру, другие – к периферии, третьи – находятся в покое).

Циркуляционное характерно клеткам, у которых есть протоплазматические тяжи, пересекающие вакуоль (волоски огурцов, тычиночные нити традесканции и т. д.). Потоки цитоплазмы, проходящие через вакуоль, все время меняют свой вид.

*Движение органоидов.* Органоиды растения не только пассивно переносятся с током цитоплазмы, но и обладают автономными движениями. Например, хлоропласты через миозин связаны с пучками цитоплазматических микрофиламентов, которые взаимодействуют с филаментами актина. Движение с участием АТФ возникает при взаимодействии актина и миозина благодаря изменению угла наклона молекул миозина по отношению к актину.

*Локомоторный способ движения.* В основе этого движения лежит функционирование систем сократительных белков, обеспечивающих превращение энергии АТФ в механическую энергию. Локомоторные движения у растений присущи клеткам, перемещающимся с помощью жгутиков.

*Верхушечный рост.* Это высокополяризованный тип роста, в клетках соблюдается строгая пространственная локализация интенсивности синтеза стенки вдоль продольной оси. Рост происходит в ходе активного локального секреторного процесса. Для верхушечного роста характерно отсутствие в цитоплазме куполообразного кончика микротрубочек, которые появляются в цилиндрической части клетки. Для процесса секреции необходим кальций. При данном типе роста важен транспорт секреторных везикул к кончику клетки. Везикулы доставляют материал для синтеза стенки, синтазы и литические ферменты.

*Ростовые движения.* Удлинение осевых органов – движение за счет роста растяжением. Данный тип включает образование центральной вакуоли, накопление в ней осмотически активных веществ, поглощение воды, размягчение и растяжение клеточных стенок. Растяжение регулируется гормональной системой, в которой основную роль играет ИУК. В комплексе с рецепторами активирует синтез белков и РНК. Данная активация необходима для поддержки начавшегося роста растяжением. Усиление дыхания обеспечивает энергетические затраты на все эти процессы.

*Круговые нутации.* Нутации – круговые или колебательные движения органов растения, в ряде случаев имеющие эндогенный (автономный) характер. Растущий побег качается, его верхушка колеблется относительно продольной оси. Аналогичные колебания наблюдаются при росте корня. Это круговые нутации. Они осуществляются за счет идущих по кругу местных ускорений роста клеток в зоне растяжения. В основе ростовых нутаций стеблей и корней лежат геотропическая корректировка в гравитационном поле и автотропизм. Круговые нутации хорошо выражены у стеблей вьющихся растений. Движение вьющихся растений зависит от присутствия гиббереллинов и флавоноидов. Усики лазающих растений тоже совершают круговые нутации, однако они носят эндогенный характер.

Тропизмы – изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим раздражителем. Тропизмы связаны с более быстрым ростом растяжением клеток на одной стороне стебля, корня, листа, черешка. Согласно теории Холодного-Вента, под влиянием односторонне действующих раздражителей в органах индуцируется поперечная электрополяризация тканей, в результате чего транспорт ИУК, а следовательно, и рост, становятся асимметричными.

В механизме тропизмов принимают участие и другие фитогормоны (например, абсцизовая кислота в корнях). В зависимости от природы раздражителя различают фото-, гео-, хемо-, тигмо-, электро-, гидро-, аэро-, термо-, авто- и травмотропизмы. При положительных тропизмах движение направлено в сторону раздражающего фактора, при отрицательных – от него. Органы, располагающиеся вдоль градиента раздражителя, называются ортотропными, под прямым углом – диатропными, под любым другим углом – плагиотропными.

С помощью тропизмов осуществляется такая ориентация органов в пространстве, которая обеспечивает наиболее эффективное использование факторов питания, служит для защиты от вредных воздействий. В природных условиях на растение одновременно действуют несколько факторов. Реакция организма возникает в ответ на более сильное раздражение. Следовательно, возможно доминирование одного из раздражителей. Растение способно не только воспринимать раздражения и проводить возбуждение к эффектору, но и оценивать значение этого раздражителя.

*Ростовые настии.* Настии – это обратимое движение органов растения, вызываемое раздражителем, не имеющим строгого направления, а действующим равномерно на все растение. Название настий, как и тропизмов, зависит от природы раздражителей. К настическим движениям способны лишь двусторонне-симметричные органы (листья, лепестки). Настические движения обеспечивают защиту органов от повреждающих воздействий, захват предметов. Направленность настий определяется структурой органа, совершающего движение. Предполагают, что данный тип движения происходит благодаря неравномерному росту разных сторон лепестков: если быстрее растет верхняя сторона, происходит эпинастия, если нижняя – гипонастия. При открывании и закрывании цветков идет рост клеток соответственно верхней или нижней стороны. Если процессы повторяются много раз, лепестки удлиняются. Неравномерный рост, возможно, обусловлен фитогормонами.

*Тургорные движения.* Движение устьиц – пример обратимых медленных тургорных настических движений. Эти движения обусловлены особенностью строения клеточных стенок замыкающих клеток. Утолщенной и нерастяжимой является та часть оболочки, которая обращена к устьичной щели. Остальная часть замыкающей клетки покрыта тонкой клеточной стенкой, способной эластически (обратимо) растягиваться. Такое строение приводит к тому, что при возрастании тургорного давления и увеличении объема вакуолей замыкающих клеток устьичные щели открываются.

Степень открытия зависит от освещенности, уровня углекислоты в тканях и их оводненности. Открывание устьиц зависит и от выхода ионов водорода из замыкающих клеток.

Этот процесс связан с активацией  $H^+$  – помпы плазмалеммы в ответ на действие раздражителей. Увеличение в вакуолях объема замыкающих клеток осмотически активных веществ (ионов калия, хлора, малата) приводит к возрастанию тургорного давления, обратимому растяжению эластичных участков клеточных стенок и открыванию устьиц.

В регуляции участвуют цитокинины, способные усиливать поглощение  $K^+$  замыкающими клетками устьиц и активировать  $H^+$ ,  $K^+$ -АТФ – азу плазмалеммы. При закрывании устьиц содержание ионов калия, хлора, малата уменьшается. Этот процесс регулируется  $CO_2$  и АБК.

Следовательно, работа устьичного аппарата связана с транспортом ионов через плазмалемму и тонопласт замыкающих клеток и изменениями в них тургорного давления.

*Быстрые тургорные движения.* Сейсмонастии – движения, индуцируемые сотрясением. Их механизм обеспечивается способностью клеток листовых подушечек, расположенных в сочленениях черешков с листовыми пластинками, быстро терять тургор под действием механических раздражителей, что приводит к опусканию черешков и сворачиванию листьев. Проведение сигнала по растению осуществляется электрически. В ответ на раздражение генерируется ПД, который распространяется по черешку со скоростью 0,5–4,0 см/с, достигает клеток листовых подушечек и инициирует быструю потерю тургора в нижних клетках сочленений черешков и листьев.

*Механические движения.* Есть три типа таких движений: обратимые, возникающие при набухании и обезвоживании клеточных стенок, обладающих различной структурой, при изменении влажности воздуха; необратимые, связанные с реализацией высокого осмотического давления, возникающего внутри ткани; когезионные движения, происходящие из-за одностороннего напряжения тканей, возникающего при высыхании органов вследствие натяжения воды неравномерно.

Гирфанова Юлия Рамилевна

**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ:**

краткий курс лекций

для подготовки бакалавров очной и заочной форм обучения по направлению подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции» - Димитровград: Технологический институт – филиал УлГАУ, 2021.- 48 с.