

**Владимирский государственный университет**

# **ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**

**Учебно-практическое пособие**



**Владимир 2022**

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Владимирский государственный университет  
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

# ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-практическое пособие

*Электронное издание*



Владимир 2022

ISBN 978-5-9984-1465-7

© Рожкова А. Н.,  
Мазиров И. М., 2022

УДК 581.1

ББК 28.57

**Авторы-составители:** А. Н. Рожкова, И. М. Мазиров

**Рецензенты:**

Доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
профессор кафедры земледелия и методики опытного дела  
Российского государственного аграрного университета – МСХА  
имени К. А. Тимирязева

*А. И. Беленков*

Кандидат биологических наук, доцент  
доцент кафедры биологии и экологии  
Владимирского государственного университета имени  
Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых

*Н. В. Чугай*

**Физиология** и биохимия растений [Электронный ресурс] : учеб.-  
практ. пособие / авт.-сост.: А. Н. Рожкова, И. М. Мазиров ; Владим.  
гос. ун-т им. А. Г. и Н. Г. Столетовых. – Владимир : Изд-во ВлГУ,  
2022. – 264 с. – ISBN 978-5-9984-1465-7. – Электрон. дан. (6,22 Мб). –  
1 электрон. опт. диск (CD-ROM). – Систем. требования: Intel от 1,3 ГГц ;  
Windows XP/7/8/10 ; Adobe Reader ; дисковод CD-ROM. – Загл. с ти-  
тул. экрана.

Изложены современные основы физиологии, биохимии и экологии расте-  
ний. Особое внимание уделено адаптации растений к экстремальным природным  
и техногенным факторам и регуляции физиологических функций. Рассмотрены  
физиология растительной клетки, молекулярные основы физиологических про-  
цессов, а также даны современные представления о водном обмене, фотосинтезе  
и дыхании.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки  
06.03.02 – Почвоведение и 35.03.03 – Агрохимия и агропочвоведение.

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в со-  
ответствии с ФГОС ВО.

Ил. 30. Библиогр.: 21 назв.

ISBN 978-5-9984-1465-7

© Рожкова А. Н.,  
Мазиров И. М., 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	6
1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЕЕ МЕТОДЫ .....	8
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	14
2. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ .....	15
2.1. Общее строение клетки .....	16
2.2. Основные химические вещества клетки .....	21
2.3. Раздражимость .....	24
2.4. Репликация, транскрипция и трансляция .....	26
2.5. Регуляция ферментативной активности в клетке .....	33
2.6. Поступление воды в клетку .....	35
2.7. Поступление ионов в клетку .....	39
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	42
<i>Практическая работа № 1. Наблюдение за движением     цитоплазмы у элодеи</i> .....	43
<i>Практическая работа № 2. Свойства клеточных мембран</i> .....	44
3. ВОДНЫЙ ОБМЕН .....	47
3.1. Значение воды для растения .....	47
3.2. Формы почвенной влаги .....	47
3.3. Формы воды в растении .....	48
3.4. Корневая система как орган поглощения воды .....	49
3.5. Передвижение воды по сосудистой системе .....	52
3.6. Транспирация .....	53
3.7. Особенности водного обмена у растений разных экологических групп .....	57
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	59
<i>Практическая работа № 3. Определение степени набухания семян</i> ....	61
<i>Практическая работа № 4. Наблюдение за движением устьиц     под микроскопом</i> .....	61
4. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ .....	63
4.1. Почва как источник питательных веществ .....	63
4.2. Содержание минеральных элементов в растениях .....	64
4.3. Физиолого-биохимическая роль основных элементов питания .....	65

4.4. Применение удобрений .....	80
<i>Вопросы и задачи для самопроверки</i> .....	81
<i>Практическая работа № 5. Демонстрационные опыты на тему</i> <i>«Корень как орган поглощения воды и минеральных веществ»</i> .....	84
5. ФОТОСИНТЕЗ .....	86
5.1. Пигменты .....	86
5.2. Световая фаза фотосинтеза .....	90
5.3. Темновая фаза фотосинтеза .....	94
5.4. Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез .....	101
5.5. Значение фотосинтезирующих организмов для биосферы .....	102
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	103
<i>Практическая работа № 6. Получение спиртового раствора</i> <i>пигментов фотосинтеза</i> .....	104
<i>Практическая работа № 7. Обнаружение фотосинтеза методом</i> <i>крахмальной пробы (по Ю. Саксу)</i> .....	105
<i>Практическая работа № 8. Определение площади листьев</i> .....	106
<i>Практическая работа № 9. Влияние внешних условий</i> <i>на интенсивность фотосинтеза водного растения</i> .....	107
6. БРОЖЕНИЕ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ .....	109
6.1. Субстраты дыхания .....	109
6.2. Оксиредуктазы .....	110
6.3. Гликолитический путь .....	110
6.4. Аптомитический путь .....	114
6.5. Прямое окисление сахаров .....	116
6.6. Дыхательная электротранспортная цепь и окислительное фосфорилирование .....	116
6.7. Влияние внешних и внутренних факторов на дыхание .....	117
6.8. Взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена .....	119
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	119
7. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ .....	120
7.1. Гетеротрофный способ питания растений .....	120
7.2. Транспорт веществ по растению .....	124
7.3. Выделение веществ у растений .....	127
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	131
8. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ .....	132

8.1. Особенности роста клеток .....	132
8.2. Этапы онтогенеза высших растений .....	133
8.3. Дифференцировка и рост растений .....	136
8.4. Регенерация у растений .....	138
8.5. Влияние факторов внешней среды на рост растений .....	139
8.6. Фитогормоны и синтетические регуляторы роста .....	140
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	142
9. ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ .....	143
9.1. Ростовые движения .....	143
9.2. Тургорные обратимые движения .....	150
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	150
10. МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ .....	151
10.1. Физиология стресса .....	151
10.2. Морозоустойчивость растений .....	152
10.3. Закаливание озимых и древесных растений .....	159
10.4. Зимостойкость растений .....	162
10.5. Холодоустойчивость теплолюбивых растений .....	166
10.6. Засухо- и жароустойчивость .....	169
10.7. Приспособление растений к засухе .....	180
10.8. Солеустойчивость .....	187
10.9. Растения засоленных местообитаний .....	194
10.10. Общий характер механизма адаптации растений к засолению и другим экстремальным факторам .....	211
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	234
11. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ .....	236
11.1. Экологические группы растений по отношению к свету .....	236
11.2. Экологические группы растений по отношению к воде .....	243
11.3. Экологические группы растений по отношению к температуре .....	251
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	252
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	253
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....	254
ГЛОССАРИЙ ПО КУРСУ «ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ» .....	256

## ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений – фундаментальная биологическая наука о функциях жизнедеятельности растительных организмов. Она изучает общие закономерности и механизмы, которые лежат в основе жизненных проявлений растений. Биохимия растений исследует химические процессы, происходящие в растениях. Две указанных составляющих фундаментальной биологической дисциплины имеют дело с четырьмя типами превращений: 1) веществ (синтез, распад химических соединений); 2) формы (ростовые процессы); 3) энергии (фотосинтез, дыхание); 4) информации (рецепция и передача сигналов, транскрипция).

Главная задача физиологии растений – управление растительными организмами с целью повышения их продуктивности и улучшения качества урожая. Это достигается как с помощью параметрического управления жизнедеятельностью растений (применение различных удобрений и химических регуляторов роста, использование других агротехнических приемов возделывания сельскохозяйственных культур), так и путем улучшения самих растений (с помощью практической селекции и методов биотехнологии).

В последние годы в связи с загрязнением окружающей среды и нарастанием тенденции к изменению климата наиболее актуальными и важными становятся экологические проблемы, в том числе вопросы повышения устойчивости растений к воздействию различных природных и искусственных стрессовых факторов. Физиология растений как наука имеет собственный объект (растение) и предмет (функции и процессы растительного организма). Иерархия уровней биологической организации объекта исследования в этой науке включает многие уровни – от молекулярного до фитоценотического.

В физиологии растений как науке используются следующие методы: наблюдения, вегетационный, исторический, а также экспериментальный подход. Отмечая место физиологии растений среди других наук, можно назвать родственные ей дисциплины: биофизику, молекулярную биологию, ботанику, микробиологию, почвоведение, генетику, растениеводство и другие. Фундаментом физиологии и биохимии растений служат главным образом химия и физика.

Поскольку цель физиологии растений – познание жизни растения и управление основными функциями растительных организмов в плане удовлетворения потребностей человека, то эта наука выступает основой ряда практических дисциплин – земледелия, растениеводства, плодоводства, овощеводства, агрохимии, кормопроизводства и других.

Среди основных направлений современной физиологии растений можно назвать: биохимическое, биофизическое, онтогенетическое, эволюционное, экологическое, синтетическое. Кроме общей физиологии растений выделяют частную физиологию растений, задача которой – изучение особенностей функционирования конкретных видов (и даже отдельных сортов и гибридов сельскохозяйственных культур) для достижения прикладных растениеводческих целей.



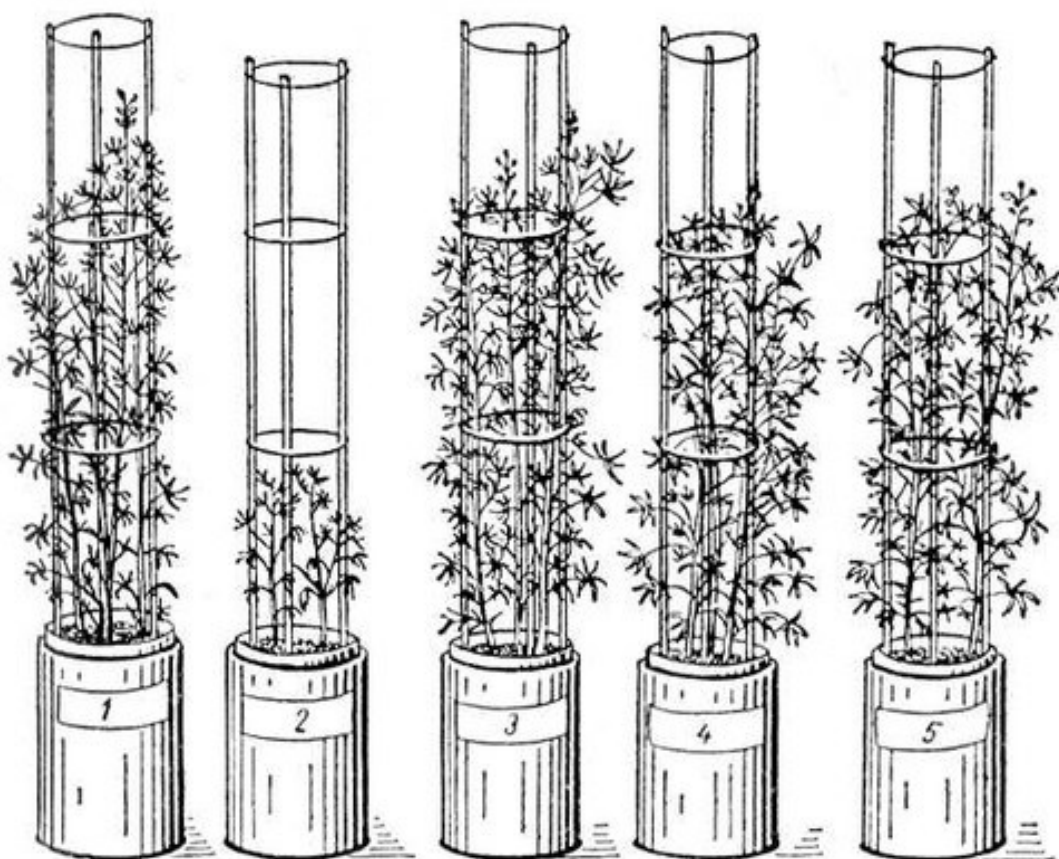
## 1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЕЕ МЕТОДЫ

Физиология растений сначала развивалась как составная часть ботаники. Превращение ее в самостоятельную науку относят к 1800 г., когда швейцарским аббатом Ж. Сенебье была написана первая книга о жизни растения, названная им «Физиология растений». Отсюда пошло и название самой науки.

Первые ученые для изучения жизни растений использовали наблюдения в естественных и искусственных условиях. Поскольку физиологи должны не просто описать идущие в организме процессы, а изучить их механизмы и взаимодействие, то необходимо не только простое наблюдение, но и проведение разных опытов. Физиология растений является экспериментальной наукой. Эксперимент — ее главный метод. Первый опыт был поставлен еще в 1600 г. голландцем Яном Ван Гельмонтом, правда, из него были сделаны неверные выводы.

Эксперименты проводили и проводят в естественных или искусственных условиях. Часто для проведения того или иного опыта растения специально выращивают в полевых условиях или в теплицах, оранжереях. В 1837 г. француз Ж.Б. Буссенго (1802—1887) разработал метод выращивания растений в специальных сосудах, заполненных почвой, песком или водой, в которые добавляли разные вещества. Этот метод получил название вегетационного опыта.

Вегетационный метод прежде всего помог узнать, какие изменения производят растения во внешней среде: поглощают или выделяют воду; какие газы берут из воздуха и какие соли — из почвы.



*Рис. 1. Вегетационный метод*

Физиология растений возникла как наука о питании растений. Основные этапы ее развития в XIX в. связаны с изучением открытого в конце XVIII в. Д. Пристли, Я. Ингенгаузом фотосинтеза (Ж. Сенебье, Н.Т. Сосюр, Ж.Б. Буссенго, Ю. Сакс, Д. Майр, А.С. Фаминцын, К.А. Тимирязев); выяснением значения листьев и корней как органов питания; установлением необходимости минеральных веществ для поддержания жизни; разработкой теории минерального питания растений (Н.Т. Сосюр, Ж.Т. Буссенго, И.А. Кноп, Ю. Сакс, Ю. Либих); обнаружением у растений дыхания, сходного с дыханием животных (Н.Т. Сосюр, Ж.Б. Буссенго, В.И. Паллади); началом изучения поступления, передвижения и выделения воды и растворенных веществ (Т. Найт); изучением раздражимости, движений растений (Т. Найт, Ч. Дарвин) и роста (Ю. Сакс).

Превращению физиологии растений в самостоятельную науку в большой степени способствовали также успехи физики и химии. Физиологи стремились объяснить сложные жизненные процессы, сводя их к более простым, уже изученным физическим процессам и химическим реакциям.

Однако для объяснения всей совокупности процессов, совершающихся в организме, необходимо, возможно, более полное знание их исторического прошлого. К.А. Тимирязев (рис. 2) указывал, что свойства каждого организма создаются не только под влиянием настоящего, но и всего прошлого. В своей структуре и функциях вид отражает среду, в которой шло его формирование, а так как внешние условия изменяются, то для понимания особенностей физиологии данного вида нужно изучить его историю, т. е. применить исторический метод — изучить процесс во времени. Только исторические причины помогут объяснить нам, почему клетки должны быть насыщены водой; почему корни растут к почве, а побеги — от почвы; почему одни растения цветут, когда длинный день, а другие, — когда короткий. Следовательно, физиология растений должна рассматри-



*Рис. 2. К. А. Тимирязев*

вать жизнь как результат длительного исторического развития, опираться на эволюционное учение. Однако во времена К.А. Тимирязева, говоря об историческом методе, подразумевали события, которые были в далеком прошлом, т. е. измеряли время сотнями и тысячами лет. В наше время исторический метод предполагает изучение жизни во всех временных параметрах: не только в миллионах и тысячах лет, в месяцах, но и в сутках, часах, минутах, секундах, микросекундах. Жизнь — это процесс, следовательно, его нужно изучать во времени.

XX в. — время наиболее бурного и многостороннего развития физиологии растений. Если в XIX столетии в центре внимания физиологов находились вопросы воздушного и минерального питания, водного обмена и дыхания, то такие проблемы, как физиология клетки, рост, развитие, раздражимость, устойчивость к неблагоприятным факторам в то время только зарождались.

Постепенно по мере своего развития некоторые из этих разделов накопили такую массу знаний и стали иметь такое большое значение для

практики, что обособились от нее и превратились в самостоятельные дисциплины.

В 1902 г. от физиологии растений отделилась вирусология, в 1910 г. оформилась в самостоятельную науку агрохимия, в 1930 г. — микробиология и биохимия.

В первой половине XX в. развернулись исследования по экологической и частной физиологии растений. Экологическая физиология растений изучает влияние внешних абиотических факторов на физиологические процессы, а частная — особенности этих процессов у отдельных культур.

Дальнейшее развитие физиологии растений связано с успехами смежных наук. В 30—50-х годах XX в. успешно развивались биохимия, цитология, генетика, совершенствовались их методы. Началось проникновение научной информации из этих смежных, более молодых наук в физиологию растений. Например, полученные биохимиками в 40 — 50-х годах данные о ферментных системах дыхания, фотосинтеза, азотного обмена, о принципах передачи энергии открыли перед физиологами новые возможности в исследовании этих процессов.

С 50-х годов XX в. физиологи растений наряду со своими классическими методами (полевой и вегетационный, водная культура и т. д.) стали использовать в своих исследованиях методы этих наук. Первый из них — электронная микроскопия. С помощью электронного микроскопа, имеющего значительно большую разрешающую способность, чем световой микроскоп, детальнее изучили строение органелл. Еще один метод — дифференциальное центрифугирование — применили для выделения органелл. Выделенные хлоропласты, митохондрии, рибосомы и другие органеллы затем используют для экспериментов, цель которых — определить химический состав, структуру и функции каждой из них. Этот метод позволил получить много новой информации о клетках. В физиологии стали использоваться также хроматография, стабильные и радиоактивные изотопы, спектроскопия. В результате вегетационные опыты в обследовании растений в экспедиционно-полевых условиях уступили место лабораторным работам с применением методов высокого разрешения, т. е. изучающих клетки, органеллы, превращения веществ. С помощью этих методов физиологи начали исследовать процессы, идущие в клетках, на молекулярном уровне.

Успешному изучению физиологических процессов способствовало также создание фитотронов — станций искусственного климата, где мож-

но выращивать растения в контролируемых и регулируемых условиях освещенности, температуры и влажности. С помощью фитотронов можно избежать случайного влияния метеорологических факторов и быстро и точно изучать реакции растений в легко воспроизводимых и контролируемых условиях. Первый фитотрон был построен в 1949 г. при Калифорнийском технологическом институте; в 1957 г. фитотрон появился и в Москве в Институте физиологии растений, в 1963 г. — во Французском национальном исследовательском центре в Жиф-сюр-Иветт.

Использование самых современных методов биохимии и биофизики позволило физиологам не ограничиваться только описанием внешних проявлений физиологических процессов, их исходных и конечных продуктов, а вскрыть механизмы обмена веществ, лежащие в основе фотосинтеза, питания растений, дыхания, транспорта веществ, роста, размножения и ответных реакций на раздражения. За вторую половину XX в. физиологией растений накоплен огромный материал по физико-химической организации, интеграции и регуляции функциональных систем и адаптации растительного организма. В 70-е годы стали расширяться контакты физиологии растений с генетикой и молекулярной биологией, что позволило изучить многие механизмы роста, развития растений, действие на эти процессы веществ регуляторного типа. Получаемые физико-химическими методами и обобщенные физиологами данные помогают обогащать растениеводство новыми идеями и разрабатывать новые технологии получения высоких урожаев.

Использование физико-химических методов привело к сближению во второй половине прошлого века физиологии растений, с одной стороны, и биохимии, биофизики, молекулярной биологии, генетики и микробиологии — с другой. Этот период можно назвать периодом ассимиляции. Он пришел на смену периоду обособления и продолжается до сегодняшнего дня. Работы ученых по изучению минерального питания, открытие фитогормонов позволило создать метод культуры изолированных клеток и тканей. Метод культуры изолированных клеток и тканей — это выращивание изолированных из организма клеток в стерильных условиях на искусственной питательной среде *in vitro* (от лат. *vitrum* — стекло), т.е. в пробирке. Этот метод помог превращению биотехнологии в новую самостоятельную науку, а физиологи растений получили возможность изучать процессы, идущие в растениях, в культуре клеток.

Физико-химические методы широко используются физиологами и в настоящее время. Однако применение этих методов в физиологии растений связано с рядом трудностей, так как они разрушают клетки, а физиологический объект должен оставаться живым. Изучая с помощью этих методов элементарные процессы, физиологи не должны забывать, что главным объектом их исследований по-прежнему остается клетка и организм в целом, а конечная задача исследований — определение значения этих явлений в жизни растения и в его общении с окружающей средой.

Основоположником российской физиологии растений является Андрей Сергеевич Фаминцын (1835 -1918) (рис.3). Отдельные исследования по физиологии растений в нашей стране проводили и до него. Так, Н И. Железное (1816-1877) изучал рост, развитие и водный режим растений, С А. Рачинский (1833 1902) выполнил несколько работ, посвященных движениям растений и превращениям химических веществ. Однако их работы носили эпизодический характер.



*Рис. 3. А.С. Фаминцын*

А.С. Фаминцын — организатор Петербургской школы физиологов растений, первый академик по физиологии растений в Российской академии наук. Его интересовали влияние света на фотосинтез, связь фотосинтеза с дыханием, углеводным и азотным обменом, прорастание семян, поступление и выделение воды, дыхание и брожение, рост и развитие растений, физиология больного растения и водорослей. Главный труд его жизни — монография

«Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883). В XX в. результаты исследований А.С. Фаминцына были использованы для создания в ряде стран мира фитотронов, развития новых направлений в растениеводстве, селекции, светотехнике и космонавтике.

В 1861 г. он организовал в своей квартире в Санкт-Петербурге первую в России лабораторию по анатомии и физиологии растений, на основе которой в 1890 г. была организована Академическая лаборатория фи-

зиологам растений. А. С. Фаминцын стал ее первым директором. В этой лаборатории и зародилась отечественная экспериментальная физиология растений. Здесь Д.И. Ивановский открыл вирусы, а М.С. Цвет разработал принципы хроматографического анализа. После революции лаборатория была перевезена в Москву и превратилась в Институт физиологии растений Российской академии наук.

В 1860—1861 учебном году А.С. Фаминцын приступил к чтению курса лекций по физиологии растений в Петербургском университете, а в 1867 г. создал соответствующую кафедру. Он автор первого отечественного учебника по физиологии растений (1887). Изучать физиологию растений как самостоятельную дисциплину впервые в мире студенты начали в России. Его учениками были К.А. Тимирязев, И.П. Бородин, Н.А. Максимов, А.А. Рихтер, Д.Н. Нелюбов и многие другие, ставшие выдающимися учеными. Он выступал с популярными публичными лекциями, посвященными главным образом питанию растений.

Организатором Московской школы физиологов растений стал К.А. Тимирязев — страстный пропагандист эволюционного учения, теоретик рационального земледелия. Основные исследования Тимирязева посвящены роли хлорофилла в превращении световой энергии в химическую. Его работами было доказано, что закон сохранения энергии применим и к физиологии растений, в частности к фотосинтезу. В 1870—1892 гг. К.А. Тимирязев — профессор Петровской земледельческой и лесной академии (впоследствии Сельскохозяйственной академии его имени), в 1878—1911 гг. — профессор Московского университета. Тимирязев был прекрасным лектором, пропагандистом достижений физиологии растений. Его основные труды — «Жизнь растения», «Столетние итоги физиологии растений», «Солнце, жизнь и хлорофилл», «Исторический метод в биологии», «Наука и демократия».

### **Вопросы для самопроверки**

1. Что такое вегетационный опыт?
2. Как деятельность К.А. Тимирязева повлияла на развитие физиологии растений как науки? Какие еще ученые сыграли большую роль в этом?
3. Какие исследования в области физиологии растений были проведены в 20 веке?
4. Деятельность А.С. Фаминцына.

## 2. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

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

Клетка обладает сложной структурной организацией и представляет собой систему, дифференцированную на отдельных органелл. Растительная клетка имеет клеточную стенку и протопласт. Протопласт состоит из ядра с ядрышком, цитоплазмы и включенных в нее мембранных (вакуоль, пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы, эндоплазматический ретикулум) и немембранных (микротрубочки, рибосомы) органелл. Все органеллы погружены в матрикс цитоплазмы - гиалоплазму или основную плазму (рис. 4).

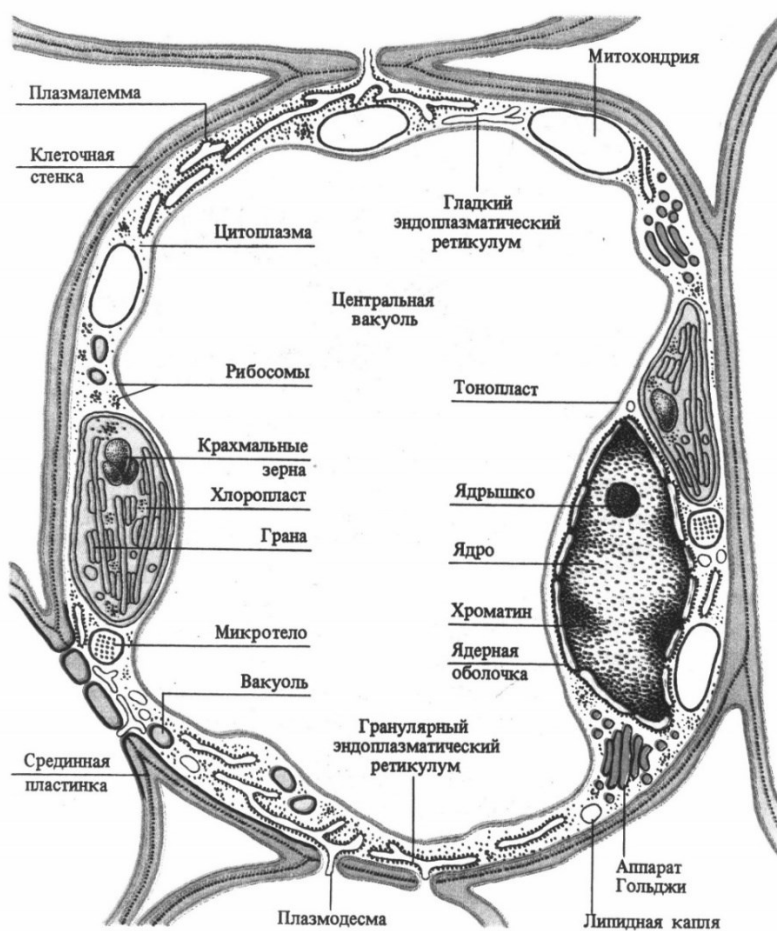


Рис. 4. Схема строения клетки мезофилла листа (по В. В. Полевому)



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

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

## **2.1. Общее строение клетки**

Клетка – структурная единица растительного организма. Она представляет собой сложный комплекс органелл, расположенных в определенном порядке, взаимно связанных друг с другом и выполняющих жизненно важные функции в течение онтогенеза клетки согласно заданной наследственной программе. Снаружи клетки имеется клеточная стенка – особое образование, сформированное на поверхности протопласта.

Клеточная стенка состоит из рыхлого однородного матрикса и жесткого скелета. В составе матрикса находятся пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Арматура, прочный каркас стенки, представлена микрофибриллами целлюлозы. Вторичная клеточная стенка, в отличие от первичной, пропитана лигнином и суберином.

Клеточная стенка характеризуется рядом важных функций: опорной, защитной, транспортной, буферной (по отношению к воде). Содержимое соседних клеток соединяется с помощью плазмодесм – цитоплазматических образований, представляющих собой миниатюрные каналы.

По плазмодесмам осуществляется межклеточный транспорт разнообразных химических веществ, а также происходит передача электриче-

ских сигналов. Совокупность клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами, представляет единую систему растительного организма, которая носит название симпласта. По симпласту происходит транспорт химических веществ, передача сигналов между тканями, органами по растению.

В центре растительной клетки имеется вакуоль – крупное образование, окруженное мембраной тонопластом. Вакуоль является осмотическим резервуаром клетки, содержащим различные вещества (неорганические ионы, низкомолекулярные белки, пигменты и др.). В вакуоли накапливаются продукты обмена веществ, от которых освобождается цитоплазма.

Кроме этого, вакуоль служит депо, резервуаром, в котором хранится запас ценных питательных веществ, например, это может быть сахароза, белки. Высокая концентрация клеточного сока создает необходимый градиент водного потенциала для поступления воды в клетку. Снаружи протопласт ограничен мембраной – плазмалеммой. Внутри клетки находится мембранная сеть – эндоплазматический ретикулум, представляющий собой сложную систему каналов и их расширений – цистерн.

Каналы эндоплазматического ретикулюма включены в состав плазмодесм и участвуют в соединении клеток друг с другом. Главная органелла, являющаяся центром управления всеми функциональными процессами клетки, называется клеточным ядром. Оно включает хроматин, ядрышки и ядерный сок.

Ядро регулирует всю жизнедеятельность клетки путем последовательной избирательной активации или инактивации огромного числа взаимосвязанных генов. Это определяет реализацию программы онтогенетического развития растения и его индивидуальные реакции в ответ на воздействие раздражителей.

Материальным носителем наследственности является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Для растительных клеток характерно наличие органелл пластид. В зависимости от способности накапливать те или иные пигменты и функциональных особенностей пластиды делятся на лейкопласты, хромопласты и хлоропласты. Все они имеют общее происхождение из пропластид.

Наиболее важное значение для жизни автотрофной клетки имеют хлоропласты, в которых происходит превращение лучистой энергии в энергию химических связей, так называемый процесс фотосинтеза. Хлоропласты окружены двойной мембраной и содержат собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы).

К особым «силовым станциям» клетки относятся митохондрии. В этих органеллах происходят большая часть химических реакций дыхания, процессы, связанные с запасанием энергии в образующихся молекулах АТФ. Митохондрии также окружены двойной мембраной и включают собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы).

«Выделительными» структурами клетки, участвующими в ее секреторной деятельности, являются комплекс (аппарат) Гольджи и лизосомы. Комплекс Гольджи накапливает в себе ядовитые вещества и различные отходы жизнедеятельности клетки, подлежащие удалению из нее.

Функции лизосом состоят в «переваривании» с помощью гидролитических ферментов выполнивших свою роль компонентов клетки или запасных питательных веществ. Физиология клетки Клетка – это не только структурная, но и функциональная единица организма. Она представляет собой целостную открытую систему, обладающую всеми свойствами живой материи: обменом веществ, движением, ростом, размножением, раздражимостью, способностью приспосабливаться к изменениям окружающей ее среды.

Главнейшей тонкой структурой клетки является мембрана, которая представляет собой надмолекулярную биологическую пограничную структуру, построенную из фосфолипидов и белков в виде тонкой пленки. Основой клеточной мембраны выступает двойной слой молекул фосфолипидов, гидрофобные группы («хвосты» жирных кислот) которых направлены внутрь, друг к другу, а гидрофильные (полярные «головки») обращены наружу. Белковые глобулы расположены либо полностью на поверхности бислоя, либо частично погружены в него. С помощью мембран клетка разделена на отдельные пространственные отсеки или микрозоны, так называемые компартменты.

Они играют свою собственную роль в жизни клетки («живут автономной жизнью») и одновременно взаимодействуют друг с другом, образуя единую целостную систему. Главное свойство биологических мембран заключается в их избирательной проницаемости для различных химических веществ. Иначе говоря, клетка в основном поглощает то, что ей необходимо. Благодаря этому свойству в клетках сохраняется и поддерживается постоянство значений параметров внутренней среды, так называемый гомеостаз.

Это фундаментальное свойство характерно для любых живых систем – органелл, клеток, растительных организмов. Процесс транспорта растворенных химических веществ через биологическую мембрану может происходить пассивно, без затраты метаболической энергии, т. е. по градиенту электрохимического потенциала. При так называемой облегченной диффузии трансмембранный перенос веществ по градиенту электрохимического потенциала происходит с участием молекулы белка-переносчика, имеющего специальные участки для связывания переносимого через мембрану химического вещества.

Для транспорта веществ через мембрану используются, кроме того, ионные каналы – молекулы специфических интегральных белков, которые погружены в липидный бислой мембран и образуют гидрофильные поры. Процесс транспорта через такие каналы является пассивным, движение ионов происходит в один ряд по так называемому эстафетному механизму. Ионные каналы могут открываться и закрываться. Избирательность ионного канала обеспечивается диаметром его просвета и распределением заряженных групп на белковой молекуле.

Процесс трансмембранного передвижения воды осуществляется в клетках с помощью специальных встроенных в мембраны молекул белков, которые образуют в липидном бислое селективные для воды каналы. Такие белки называются аквапоринами. Транспорт химических веществ через биологическую мембрану против концентрационного градиента, происходящий с затратой метаболической энергии, называется активным. При одновременном переносе через мембрану двух химических веществ имеет место котранспорт.

Процесс одновременного перемещения через мембрану двух веществ в одном направлении называется симпортом. Если одновременный перенос двух веществ через мембрану происходит в разных (противоположных) направлениях, то такой процесс транспорта носит название антипорта. Механизм транспорта растворенных веществ через мембрану против градиента электрохимического потенциала связан с работой молекул специфических белков, так называемых ионных насосов.

Этот процесс переноса веществ происходит за счет затраты энергии, поставляемой при гидролизе АТФ. Молекулярный механизм, который обеспечивает перенос через мембраны протонов (с использованием метаболической энергии), называется протонным насосом или помпой. За счет активного транспорта ионов через клеточные мембраны поддерживается

разность электрических потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны – мембранный потенциал. Он используется клеткой для выполнения различной работы: транспорта веществ, синтеза макроэргических соединений, передачи электрических сигналов.

Иногда происходит потеря клеточной мембраной электрического заряда или изменение его знака на противоположный – процесс деполяризации мембраны. Этот процесс является обычной реакцией мембраны на воздействие любого раздражителя – какого-либо внешнего фактора, действующего на клетку.

По своей природе раздражители делятся на следующие типы: физические, физико-химические, химические и биологические. Принципиальная возможность клетки отреагировать на воздействие определенного раздражителя путем изменения своего метаболизма есть компетентность клетки.

Это свойство клетки обусловлено присутствием в ней в данный момент воспринимающего действующий фактор среды конкретного рецептора. Рецепторы представляют собой специфические молекулы или клеточные структуры, селективно воспринимающие внешний или внутренний сигнал и изменяющие под его воздействием свою структуру. Рецепторы трансформируют полученные сигналы в химические реакции или физические процессы. В качестве рецепторов могут выступать молекулы белков, гликолипидов, пигментов. В клетках найдены фото-, хемо-, механорецепторы и др. Клеточные рецепторы локализованы в плазмалемме, мембранах митохондрий, пластид, ядра либо находятся в цитоплазме.

При восприятии сигнала клеткой происходит определенная цепочка событий – последовательность физических и биохимических процессов, во время которых рецептор, расположенный на плазматической мембране, принимает сигнал, трансформирует его и передает через систему вторичных посредников в геном. При действии сильного раздражителя отмечается денатурация белка или нуклеиновой кислоты, т. е. изменение или потеря нативной, природной конформации (пространственной структуры, формы) макромолекулы под влиянием физических либо химических агентов. Этот процесс сопровождается разрывом слабых связей и, как правило, потерей функциональной активности макромолекул.

Денатурацию разделяют на обратимую или необратимую. Первая соответственно наблюдается при временной потере нативной конформации, а вторая при окончательной. Необратимая денатурация белка может сопровождаться его коагуляцией – слипанием молекул, потерявших гидратные оболочки.

## 2.2. Основные химические вещества клетки

К важнейшим органическим соединениям, из которых состоит клетка, относятся углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты. Углеводы – класс природных органических соединений, представляющих собой гидроксальдозы или гидроксикетозы, химический состав которых может быть выражен так:  $(\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O})_n$ .

Функции углеводов в растениях многообразны, к ним принадлежат: энергетическая функция, пластическая, структурная, запасная, осмотическая, регуляторная, сигнальная, защитная.

По своему химическому строению углеводы подразделяются на моносахариды, олигосахариды и полисахариды. К моносахаридам (монозам) относятся простые углеводы, имеющие в составе молекулы от трех (триозы) до девяти (наннозы) углеродных атомов. Химически они представляют собой гидроксальдозы или гидроксикетозы.

В названиях альдоз используется суффикс «оза» (глюкоза, рибоза), а в названиях кетоз – суффикс «улоза» (ксилулоза, седогептулеза). По положению ОН-группы у самого дальнего от карбонильной группы (или кетогруппы) асимметрического атома углерода определяют принадлежность моноз к L- или D-форме. У последней она расположена так же, как у D-глицеринового альдегида. Если углеродная цепь монозы изображена на рисунке вертикально и карбонильная группа расположена вверху, то у D-стереоизомера спиртовая группа у последнего асимметрического атома углерода находится справа, а у L-стереоизомера – соответственно слева. В растениях содержатся в основном D-формы сахаридов, L-конфигурации молекул встречаются чрезвычайно редко. Самый распространенный в природе моносахарид глюкоза состоит из цепочки с шестью углеродными атомами –  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ .

Глюкоза в клетках содержится в свободном состоянии, а также входит в состав молекул олигосахаридов (сахарозы, мальтозы) и полисахаридов (крахмала, целлюлозы). Фосфорные эфиры глюкозы участвуют в химических реакциях углеводного обмена. Моносахариды могут взаимодействовать друг с другом с выделением молекулы воды. При соединении двух, трех или четырех моноз образуются олигосахариды. Например, дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы, называется сахарозой –  $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$ .

В молекуле сахарозы оба гликозидных гидроксила «заняты», они участвуют в химической связи моносахаров друг с другом. Поэтому молекула сахарозы не обладает редуцирующими (восстанавливающими) свойствами.

Сахароза, являясь довольно химически инертным веществом, выступает основной формой запасных питательных веществ в растениях, а также органическим соединением, которое транспортируется по флоэме. Основным запасным веществом растений является крахмал – полимер, состоящий из мономеров мальтозы. Крахмал представляет собой смесь двух полимерных молекул: амилозы и амилопектина. Известна качественная реакция на крахмал: при добавлении раствора йода в йодистом калии происходит окрашивание в синий цвет. Основным химическим компонентом клеточной стенки является целлюлоза – структурный полисахарид растений, состоящий из мономеров целлобиозы.

Последняя, в свою очередь, состоит из двух остатков глюкозы, соединенных между собой 1–4-гликозидными связями. Молекула целлюлозы включает несколько тысяч остатков глюкозы, представляет собой длинные цепи, имеющие жесткую линейную структуру, в которой не образуется спираль. Молекулы этого полимера с помощью водородных связей соединены параллельно друг другу в пучки, так называемые мицеллы, которые в свою очередь объединяются в микро- и макрофибриллы. Последние в растениях образуют арматуру или прочный каркас клеточных стенок.

Липиды представляют собой разнообразные по химическому строению вещества, обладающие общими гидрофобными свойствами, т. е. они нерастворимы в воде, но растворимы в органических растворителях. Липиды подразделяются на следующие группы: собственно жиры, воска, фосфолипиды, стероиды, липофильные пигменты, сульфолипиды, гликолипиды.

К жирам относятся вещества, являющиеся по химическому строению сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и высших карбоновых кислот. От степени насыщенности жирных кислот зависит консистенция жира: чем больше уровень их ненасыщенности, тем более жидким при нормальных условиях является жир (масло). Большинство растительных масел представлено смесью разнокислотных триглицеридов. В оливковом масле содержится 80 % однокислотных триглицеридов, в которых с гидроксильными группами глицерина связана олеиновая кислота. Жиры отличаются высокой калорийностью, что определяет их основную функцию выступать в качестве эффективных запасных веществ клетки.

Белки – высокомолекулярные биологически активные соединения, состоящие из десятков, сотен или десятков тысяч мономеров, которые представлены остатками аминокислот. Известно более двухсот аминокислот, но в синтезе белка принимают участие лишь 20 аминокислот, которые называются протеиногенными.

При образовании белковой молекулы карбоксильная группа (-COOH) одной аминокислоты соединяется с аминогруппой (-NH<sub>2</sub>) другой аминокислоты ковалентными (пептидными) связями (-HN-CO-). Для белков характерны следующие функции: ферментативная, регуляторная, транспортная, структурная, запасная, иммунная (защитная). В молекулах аминокислот присутствуют асимметрические атомы углерода, поэтому они имеют стереоизомеры (D- и L-формы).

Для того, чтобы определить, к D- или L-конфигурации относится та или иная аминокислота, используется формула серина. При вертикальном ее изображении (карбоксильная группа размещена внизу), правостороннее расположение аминогруппы указывает на D-форму, левостороннее – означает L-серин. Абсолютное большинство молекул аминокислот природного происхождения относятся к L-ряду.

Многие белки являются ферментами – биологическими катализаторами, ускоряющими течение химических реакций за счет образования комплекса фермент-субстрат. Ферменты, согласно международной классификации, делятся на шесть классов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, синтетазы. Ферменты могут состоять только из белков (однокомпонентные) либо из двух компонентов – белковой части (апофермент) и небелковой (простетическая группа, кофермент).

Участок молекулы фермента, в котором происходит удержание или связывание субстрата химической реакции, называется активным центром ферментов. Он определяет: 1) субстратную специфичность фермента и 2) биологическую активность фермента. Небелковая часть молекулы фермента, состоящая из низкомолекулярного органического соединения разнообразной природы, называется коферментом. Эта дополнительная группа сравнительно легко отделяется от белковой части фермента при диссоциации. Многие коферменты представляют собой витамины – низкомолекулярные органические вещества различной химической природы, необходимые в очень малых количествах для существования любого живого организма. Витамины подразделяются на жирорастворимые (А, Е, К и др.) и водорастворимые (С, В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub> и др.).



Материальным носителем наследственности клетки является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – высокомолекулярное соединение, построенное из мономеров нуклеотидов, которые в свою очередь состоят из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. Нуклеотиды включают в качестве азотистых оснований аденин, гуанин, цитозин или тимин, а сахар представлен в форме дезоксирибозы.

Главные функции ДНК заключаются в хранении, передаче и реализации наследственной информации, закодированной в линейной последовательности нуклеотидов в цепочках ДНК, которая определяет последовательность расположения аминокислот в белковой молекуле. Молекулы ДНК способны к синтезу собственных копий с идентичной последовательностью нуклеотидов – процессу репликации. Процесс считывания информации с молекулы ДНК и записи ее на матричную РНК называется транскрипцией. Во время транскрипции фермент РНК-полимераза раскручивает двойную спираль ДНК, и на одной из нитей («значащей») происходит комплементарный синтез мРНК. Последняя является переносчиком генетической информации от молекулы ДНК к рибосоме – месту синтеза белка в клетке.

Процесс биосинтеза белка состоит из активации аминокислоты за счет энергии АТФ, взаимодействия ее с конкретной транспортной РНК, перемещения в рибосому образовавшегося комплекса тРНК - аминокислота и последующей трансляции, т. е. процесса «узнавания» 61 антикодоном транспортной РНК комплементарного кодона матричной РНК, обеспечивающего специфическую последовательность аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Антикодон представляет собой триплет нуклеотидов, находящийся на одном из концевых участков молекулы транспортной РНК, узнающий комплементарный ему участок (кодон), состоящий из трех нуклеотидов, в матричной РНК.

### **2.3. Раздражимость**

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

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

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

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

Установлены следующие законы раздражимости:

1. Закон силы раздражения: чем больше раздражение, тем сильнее ответная реакция.

2. Закон длительности раздражения: чем длительнее раздражение, тем сильнее ответная реакция.

3. Закон количества раздражения: чем больше сила раздражения, тем меньше время презентации.

4. Закон градиента раздражения: чем выше скорость нарастания силы раздражителя, тем больше ответная реакция.

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

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

## 2.4. Репликация, транскрипция и трансляция

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

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

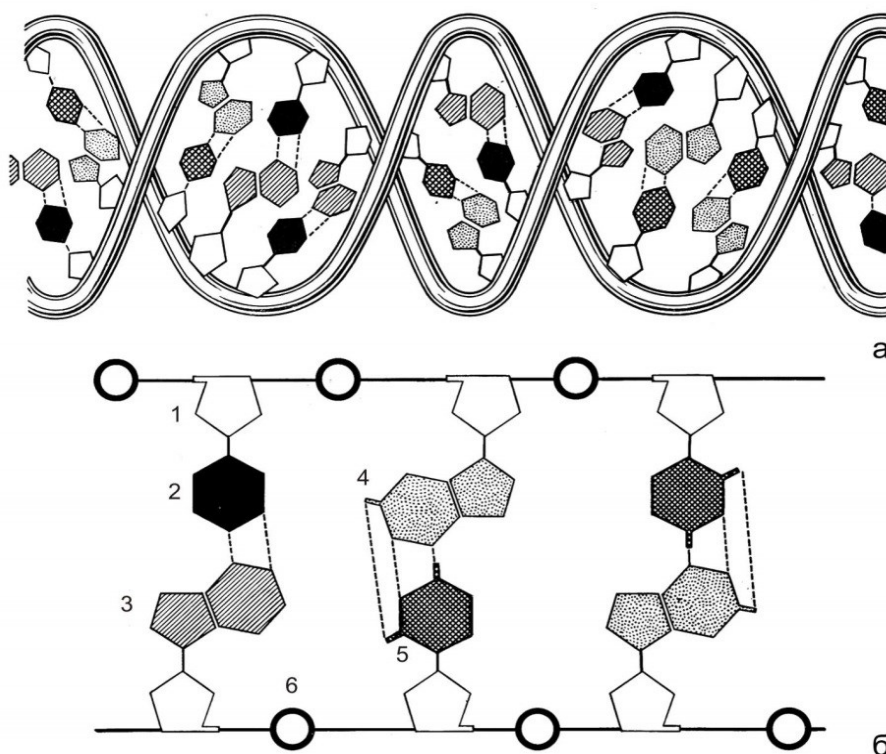


Рис. 5. Схема строения молекулы ДНК в виде двойной спирали (а) и прямой лесенки (б) (по В. Олфри и А. Мирскому):

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

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

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

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

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

Процесс транскрипции подразделяют на 4 стадии: связывание РНК-полимеразы с ДНК и распознавание промотора, инициация, элонгация и

терминация. Предполагается, что после первоначального непрочного связывания с ДНК в случайном месте молекула РНК-полимеразы перемещается вдоль двойной спирали ДНК до тех пор, пока не обнаружит последовательность нуклеотидов промотора. В этом месте связывание молекулы фермента с ДНК становится более прочным. Инициация транскрипции начинается с образования на промоторе предъинициационного комплекса, состоящего из РНК-полимеразы и матричной ДНК. После сборки предъинициационный комплекс претерпевает температурно-зависимые конформационные изменения, которые сопровождаются локальным плавлением, то есть расплетением двойной спирали ДНК, и комплекс становится способным к транскрипции. При наличии рибонуклеозидтрифосфатов происходит образование первых фосфодиэфирных связей в молекуле синтезируемой мРНК, после чего начинается стадия элонгации, то есть последовательное удлинение синтезируемой молекулы мРНК.

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

Участки ДНК, несущие информацию о строении белка - экзоны, разделены неинформативными интронами. В процессе транскрипции считывается информация как с экзонов, так и с интронов. Образуется предшественник мРНК - про-мРНК. Молекулы про-мРНК претерпевают созревание - процессинг. В ядре из про-мРНК происходит вырезание интронов и объединение экзонов - сплайсинг. К образовавшейся мРНК прикрепляется особая группировка поли-А и к одному из концов мРНК присоединяется

защитная химическая группировка КЭП. После этого мРНК соединяется с белком, образуя инфорсому. Она выходит через поры в ядерной оболочке в цитоплазму. мРНК высвобождается из инфорсомы и одноцепочечная неспирализованная молекула мРНК присоединяется к участку малой субъединицы рибосомы, который примыкает к большой субъединице. К рибосоме прикрепляется небольшой участок цепи мРНК, содержащий один кодон, состоящий из трех азотистых оснований. Один кодон соответствует одной аминокислоте. Однако некоторые аминокислоты кодируются несколькими разными кодонами. Таким образом, первый этап синтеза белка - трансляции заключается в образовании комплекса между мРНК и рибосомой.

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

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

Аминоацил-тРНК антикодоном присоединяется к кодону мРНК на малой субъединице рибосомы. После того как первая аминокислота со своей тРНК вошла в малую субъединицу рибосомы, происходит смыкание малой и большой субъединиц рибосомы. После смыкания субъединиц тРНК вместе с аминокислотой переносится на большую субъединицу. Одновременно мРНК перемещается на один кодон. В результате в малую субъединицу входит следующий кодон, кодирующий другую аминокислоту. К этому кодону с помощью антикодона присоединяется вторая тРНК со своей аминокислотой. В рибосоме оказываются две аминокислоты, ориен-

тированные друг около друга таким образом, что карбоксильная группа первой аминокислоты оказывается рядом с аминогруппой второй аминокислоты. В результате сближения этих групп и с участием фермента большой субъединицы рибосомы пептидилтрансферазы аминокислоты соединяются пептидной связью. Образовавшийся дипептид присоединен ко второй тРНК, а первая тРНК освобождается и уходит в цитоплазму. В результате дипептид со второй тРНК оказывается связанным с большой субъединицей рибосомы, а мРНК перемещается еще на один кодон (рис. 6). Присоединение аминокислотных остатков - элонгация повторяется многократно, пока не образуется полипептидная цепочка белка. Окончание образования полипептидной цепочки - терминация связано с тем, что в малую субъединицу вступает терминальный кодон мРНК. Образовавшаяся полипептидная цепочка покидает рибосому. Большое значение имеет объединение рибосом в цепочки - полисомы. В этом случае одна молекула мРНК может последовательно присоединяться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка. Когда синтез белка закончен, мРНК распадается. Синтез белковой молекулы идет с большой скоростью и поэтому время жизни мРНК невелико (от нескольких секунд до 1-2 минут). Однако, на определенных фазах развития растений (например, в набухающих и прорастающих семенах) синтезируются так называемые долгоживущие молекулы мРНК.

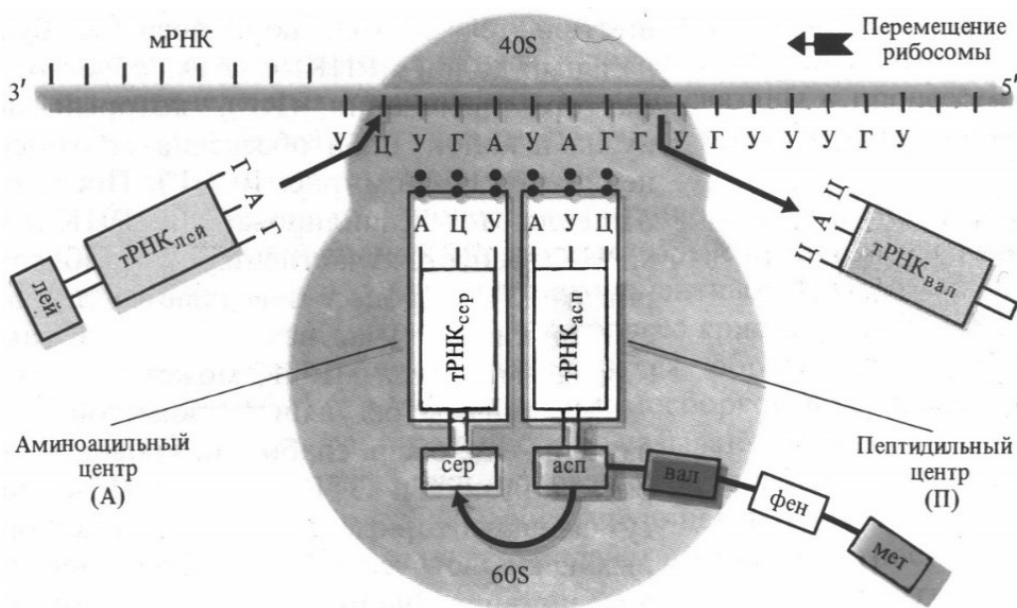


Рис. 6. Схема синтеза полипептидной цепи в рибосоме (по В. В. Полевому)



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

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

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

## 2.5. Регуляция ферментативной активности в клетке

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

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

Ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию и встречающиеся у одного организма, но различающиеся по своим физико-химическим свойствам (например, по электрофоретической подвижности, следовательно, по молекулярной массе и заряду) называют изоферментами или изоэнзимами. Наличие изоферментов позволяет организмам лучше приспособляться к меняющимся условиям внешней среды.

Катализ осуществляется в результате образования фермент-субстратного комплекса, что приводит к сближению реагирующих молекул или созданию напряженных химических связей путем их растягивания. Субстрат должен соответствовать активному центру не только простран-

ственно, но и по распределению зарядов, расположению групп атомов и так далее. Окончательная подгонка происходит лишь в процессе взаимодействия субстрата с ферментом, претерпевающим при этой реакции конформационные изменения. Продукты реакции отделяются от фермента и молекулы фермента регенерируются. Благодаря своей способности регенерироваться, то есть возвращаться к первоначальному состоянию, одна и та же молекула фермента может катализировать большой объем превращений.

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

Известны следующие механизмы внутриклеточной регуляции функционирования ферментов:

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

2. Ферментная регуляция. При этом типе регуляции изменяется активность ферментов. Изменение ферментативной активности может осуществляться несколькими путями: а) Обратимое или необратимое превращение неактивных предшественников ферментов - зимогенов в активные ферменты. Например,  $\beta$ -амилаза инактивирована в запасующих клетках эндосперма семян злаков из-за соединения с запасными белками посредством дисульфидных связей (-S-S-). К началу прорастания семян из живых клеток алейронового слоя в эндосперм поступают вещества, разрушающие

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

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

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

## 2.6. Поступление воды в клетку

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

$$J = - D * dc/dx,$$

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

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

$$dc/dt = D * dc^2/dx^2,$$

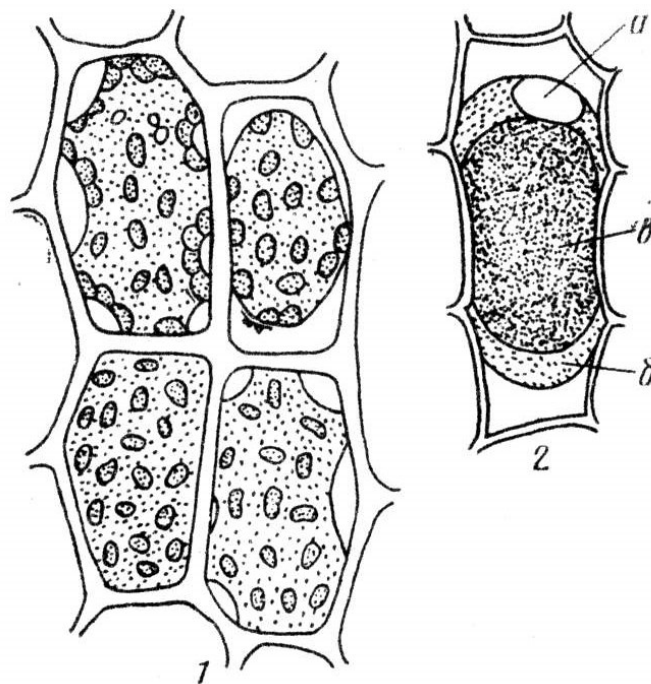
где  $dc/dt$  – изменение концентрации вещества во времени.

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

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

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

Величину осмотического потенциала можно определить плазмолитическим методом. Плазмолиз - это процесс, обусловленный потерей воды клеткой. Он проявляется в отходе протопласта от клеточной стенки. В отдельных местах цитоплазма может в течение более или менее продолжительного времени сохранять связь с клеточной стенкой, образуя так называемые нити Гехта. Наблюдаются различные формы плазмолиза: выпуклый плазмолиз при небольшой вязкости цитоплазмы и вогнутый плазмолиз при высокой вязкости цитоплазмы (рис. 7). При переносе плазмолизованных 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 изотонического (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.



*Рис. 7. Формы плазмолиза:*

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

Иногда при сильном завядании протопласт не отстает от клеточной стенки как при плазмолизе, а сжимается и тянет ее за собой. При этом клеточная стенка прогибается. Это явление называют циторризом. Развивается натяжение или отрицательное давление стенки и потенциал тургорного давления приобретает отрицательное значение. В этом случае величина водного потенциала определяется уже не разностью, а суммой осмотического потенциала и потенциала давления:  $-\psi_w = -\psi_\pi + \psi_p$ .

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

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

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

Таким образом, для клетки характерны следующие уравнения водного потенциала:

$$\text{вакуоль: } -\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p$$

$$\text{протоплазма: } -\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p - \psi_\tau$$

$$\text{клеточная стенка: } -\psi_w = -\psi_\tau$$

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

## 2.7. Поступление ионов в клетку

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

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

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

Для того, чтобы проникнуть в цитоплазму и включиться в обмен веществ, ионы должны пройти через плазмалемму. Транспорт ионов через мембрану может быть пассивным и активным. Пассивное поглощение не



требует затрат энергии и осуществляется путем диффузии по градиенту концентрации вещества, для которого плазмалемма проницаема. Пассивное передвижение ионов определяется не только химическим потенциалом  $\mu$ , как это имеет место при диффузии незаряженных частиц, но и электрическим потенциалом  $\varepsilon$ . Оба потенциала объединяют в виде электрохимического потенциала  $\bar{\mu}$ :  $\bar{\mu} = \mu + nF\varepsilon$ , где  $\mu$  - химический,  $\varepsilon$  - электрический,  $\bar{\mu}$  - электрохимический потенциалы,  $n$  - валентность иона,  $F$  - константа Фарадея. Любая разность электрических потенциалов, которая возникает на мембранах, вызывает соответствующее перемещение ионов.

Электрический потенциал на мембране - трансмембранный потенциал может возникнуть по следующим причинам:

1) если поступление ионов идет по градиенту концентрации, но благодаря разной проницаемости мембраны с большей скоростью поступают катионы, чем анионы. В силу этого на мембране возникает разность электрических потенциалов, что приводит к диффузии противоположно заряженного иона;

2) при наличии на внутренней стороне мембраны белков, фиксирующих определенные ионы. За счет фиксированных зарядов создается дополнительная возможность поступления ионов противоположного заряда;

3) в результате активного транспорта либо катиона, либо аниона, в этом случае противоположно заряженный ион может передвигаться пассивно по градиенту электрического потенциала.

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

Опыты, проведенные на искусственных липидных мембранах, показали, что перенос ионов может происходить под влиянием некоторых антибиотиков - ионофоров, вырабатываемых бактериями и грибами. В одних случаях катион входит во внутреннюю полость молекулы ионофора. Образованный комплекс диффундирует через мембрану во много раз быстрее

по сравнению со свободным ионом. Ионифоры другого типа взаимодействуют с мембранами, образуя в них поры.

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

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

Активный транспорт ионов идет с потреблением энергии, аккумулированной в АТФ. Для использования энергии АТФ должна быть гидролизована:  $АТФ + НОН \rightarrow АДФ + \Phi_n$ . Этот процесс катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФазой). АТФаза обнаружена в мембранах различных клеток. Транспортные АТФазы являются высокомолекулярными липопотеидами с мол. массой 200 - 700 кД. Для растений большое значение имеет  $H^+$ -АТФаза (водородный насос или водородная помпа), которая осуществляет перенос протонов через мембраны, используя энергию гидролиза АТФ.  $H^+$ -АТФаза - это одиночный полипептид с массой несколько большей 100 кД. Его содержание в плазмалемме растительных клеток достигает 15 % от общего количества белка. Перенос ионов водорода сопровождается переносом катионов в обратном направлении. Такой процесс называется антипорт. Вместе с протоном могут двигаться анионы - симпорт. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФазы, благодаря чему участок фермента, связывающий определенный ион, поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны. Также выделены низкомолекулярные транспортные белки пермеазы (10 - 45 кД), лишенные ферментативной активности.

Пройдя через плазмалемму, ионы поступают в цитоплазму, где включаются в метаболизм клетки. Внутриклеточный транспорт ионов

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

### **Вопросы для самопроверки**

1. Предмет физиологии растений. История развития, задачи и методы изучения физиологии растений. Связь физиологии растений с другими науками.
2. Особенности строения растительной клетки. Функциональная роль органоидов клеток, типичных для растений (пластиды, вакуоль, клеточная стенка). Симбиотическая теория происхождения пластид и митохондрий.
3. Немембранные и мембранные структуры клетки. Физиологическая роль мембран и проницаемость клеток для разных соединений.
4. Механизмы движения веществ в клетку. Транспорт веществ. Активный и пассивный транспорт.
5. Химический состав растительной клетки. Структура и функции белков. Ферменты, их общие свойства и особенности.
6. Органические и неорганические вещества растительной клетки. Нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы, функции, биологическая роль. Минеральный состав клетки.
7. Внутриклеточные и межклеточные системы регуляции растений.
8. Раздражимость, неспецифические ответные реакции клетки на внешние воздействия, их использование для диагностики состояния растений.
9. Растительная клетка, как осмотическая система. Явление плазмолиза и тургора. Сосущая сила клетки.
10. Факторы, действующие на изменение осмотического потенциала клетки. Водный потенциал клетки.

## **Практическая работа № 1**

### **Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи**

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения движения цитоплазмы.

Материалы и оборудование: микроскоп, настольная лампа, предметные и покровные стекла, пинцет, препаровальная игла, фильтровальная бумага.

Растения: элодея канадская.

Ход работы:

Отрывают лист вблизи верхушки побега и кладут его в каплю воды, взятой из сосуда с элодеей. Объект накрывают покровным стеклом и рассматривают сначала при малом, затем при большом увеличении. Лист элодеи состоит только из двух слоев клеток, и каждый слой легко просматривается под микроскопом. Обрывание листа вызывает в его клетках движение цитоплазмы, которое легко наблюдать по перемещению всех хлоропластов в одном направлении вдоль клеточной стенки. Такое движение называется ротационным. В двух соседних клетках оно может происходить в разных направлениях – по часовой стрелке и против нее. Наиболее интенсивное движение можно увидеть в длинных узких клетках средней жилки листа. У растений, находившихся перед исследованием при слабом освещении или в темноте, движения хлоропластов обычно не наблюдается. Неподвижные хлоропласты располагаются под клеточными стенками параллельно поверхности листовой пластинки. Но если препарат выдержать несколько минут, не снимая со столика микроскопа, при освещении, то движение появляется.

Хлоропласты начинают двигаться сначала медленно, затем быстрее и занимают положение вдоль боковых клеточных стенок, расположенных перпендикулярно поверхности пластинки листа.

Задание: сделать схематический рисунок клеток листа элодеи и стрелками указать направление движения цитоплазмы. Отметить, наблюдалось ли движение сразу после приготовления препарата или оно менялось под действием освещения.

## **Практическая работа № 2**

### **Свойства клеточных мембран**

Цель работы: изучить функциональные особенности мембран живых клеток.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, стеклянная палочка, препаровальная игла, скальпель, пинцет, пробирки – 3 шт., штатив для пробирок, держатель для пробирок, выпарительная чашка для промывания срезов, фильтровальная бумага, спиртовка, 30 % раствор уксусной кислоты, 1М раствор сахарозы, 1М раствор нитрата калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1М раствор карбамида (мочевины).

Растения: корнеплоды столовой свеклы, луковицы лука репчатого (синеватые или красноватые сорта).

1. Сравнение проницаемости мембран живых и мертвых клеток. В вакуолях клеток корнеплода столовой свеклы содержится бетацианин – пигмент, придающий ткани корнеплода окраску. Тонoplastы живых клеток не проницаемы для молекул этого пигмента. После гибели клеток тонoplast теряет свойство полупроницаемости, становится проницаемым, молекулы пигмента выходят из клеток и окрашивают воду.

Ход работы:

Корнеплод свеклы после удаления покровных тканей нарезают на кубики (сторона кубика 5 мм) и тщательно промывают водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток. Затем по одному кусочку опускают в три пробирки. В первую и вторую наливают по 5 мл воды, в третью – 5 мл 30 % раствора уксусной кислоты. Первую пробирку оставляют для контроля. Содержимое второй кипятят 2-3 мин. Во второй и третьей пробирках, где клетки были убиты кипячением или кислотой, вода окрашивается, а в первой пробирке остается неокрашенной.

Задание: зарисовать схему опыта и его результаты, выявить различия в проницаемости мембран живых и мертвых клеток и сделать вывод о причинах этих различий.

2. Сравнение проницаемости клеточных мембран для различных веществ. Стойкий и временный плазмолиз. Избирательная проницаемость мембран обеспечивает прохождение через них молекул воды, препятствует проникновению растворенных в воде веществ и обуславливает явление плазмолиза при действии на клетку гипертонического раствора. Если же молекулы растворенного вещества через мембрану проходят, но

медленнее, чем молекулы воды, то начавшийся плазмолиз потом исчезает. Деплазмолиз происходит в результате постепенного проникновения растворенного вещества в клетку, изменения водного потенциала снаружи и внутри, а также поступления воды в клетку из наружного раствора по градиенту водного потенциала.

Ход работы:

На два предметных стекла наносят по капле раствора: на одно – 1М раствор сахарозы, на другое – 1М раствор карбамида (мочевины). В каждую каплю помещают по кусочку эпидермы лука, снятой с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковички, накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом сначала при малом, потом при большом увеличении объектива. Находят участки листа, в которых хорошо видны плазмолизованные клетки. Отмечают время начала плазмолиза (начало наблюдения), зарисовывают плазмолизованные клетки и оставляют препараты на 30-60 мин, затем вновь их рассматривают. В растворе сахарозы плазмолиз в клетках сохранился, а в растворе карбамида произошел деплазмолиз. В растворе сахарозы наблюдается стойкий плазмолиз, а в растворе карбамида – временный. Причиной деплазмолиза в растворе карбамида является проницаемость клеточных мембран для его молекул. Так как проницаемость для карбамида меньше, чем для воды, то вода из клетки выходит быстрее, чем в нее входит карбамид. Это и вызывает плазмолиз, который потом исчезает при проникновении в клетку карбамида и поступлении воды.

Задание: зарисовать схему опыта, плазмолизованные и деплазмолизованные клетки и сформулировать выводы.

3. Влияние ионов калия и кальция на форму плазмолиза. В ходе плазмолиза форма плазмолизованного протопласта меняется. Вначале протопласт отстает от клеточной стенки лишь в отдельных местах, чаще всего в уголках. Плазмолиз такой формы называют уголковым. Затем протопласт продолжает отставать от клеточных стенок, сохраняя связь с ними в отдельных местах, поверхность протопласта между этими точками имеет вогнутую форму. На этом этапе плазмолиз называется вогнутым. Постепенно протопласт отрывается от клеточных стенок по всей поверхности и принимает округлую форму. Такой плазмолиз носит название выпуклого. Если у протопласта связь с клеточной стенкой в отдельных местах сохраняется, то при дальнейшем уменьшении объема в ходе плазмолиза протопласт приобретает неправильную форму. Такой

плазмолиз носит название судорожного. Время, в течение которого вогнутый плазмолиз переходит в выпуклый, позволяет оценивать степень вязкости цитоплазмы.

При сравнении вязкости цитоплазмы в растворах солей калия и кальция можно отметить, что ионы калия, проникая в цитоплазму, повышают ее гидрофильность, уменьшают вязкость и способствуют ее быстрому отрыву от клеточной стенки. Поэтому в растворах солей калия плазмолиз быстро принимает форму выпуклого. Ионы кальция, наоборот, повышают вязкость цитоплазмы, увеличивают силы сцепления ее с клеточной стенкой, и плазмолиз принимает форму судорожного плазмолиза.

Ход работы:

На одно предметное стекло наносят каплю 1М раствора нитрата калия, на другое – 0,7 М раствора нитрата кальция. В обе капли помещают по кусочку эпидермы лука, снятой с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковичицы, накрывают покровными стеклами. Через 5-10 мин препараты рассматривают под микроскопом.

Задание: зарисовать схему опыта, плазмолизованные и деплазмолизованные клетки и сформулировать выводы.

### **3. ВОДНЫЙ ОБМЕН**

#### **3.1. Значение воды для растения**

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

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

Заряды в молекуле воды распределены неравномерно, так как атом кислорода воды оттягивает электроны от атомов водорода. Поэтому молекула воды представляет собой диполь: один полюс молекулы заряжен положительно, а другой отрицательно. Благодаря этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом, ионами и белковыми молекулами. Вода участвует в поглощении и транспорте веществ, так как является хорошим растворителем. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие.

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

#### **3.2. Формы почвенной влаги**

По степени доступности для растения различают следующие формы почвенной влаги. Гравитационная вода заполняет промежутки между частицами почвы и хорошо доступна растениям. Однако она быстро испаря-



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

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

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

### **3.3. Формы воды в растении**

Вода в растении состоит из фракций, различающихся по своей подвижности из-за связи с различными соединениями. 85-90 % воды приходится на более подвижную фракцию. В эту фракцию входит резервная вода, заполняющая вакуоли и другие компартменты клетки. Она осмотически связана с сахарами, органическими кислотами, минеральными солями и другими растворенными в ней веществами. Осмотически связанной водой называют воду, образующую периферические слои гидратационных оболочек вокруг ионов и молекул. К подвижной фракции относят и интерстициальную воду, выполняющую транспортную функцию и находящуюся в клеточных стенках, межклетниках и сосудах растения.

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

### **3.4. Корневая система как орган поглощения воды**

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

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

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

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

Затем вода попадает в клетки эндодермы. Эндодерма - это внутренний слой клеток коры, граничащий с центральным цилиндром. Их клеточные стенки водонепроницаемы из-за отложения суберина и лигнина (пояски Каспари). Поэтому вода и соли проходят через клетки эндодермы по симпласту и транспорт воды в эндодерме замедляется (рис. 8). Это необходимо, так как диаметр стели (центрального цилиндра), куда попадает вода из эндодермы, меньше всасывающей поверхности корня.

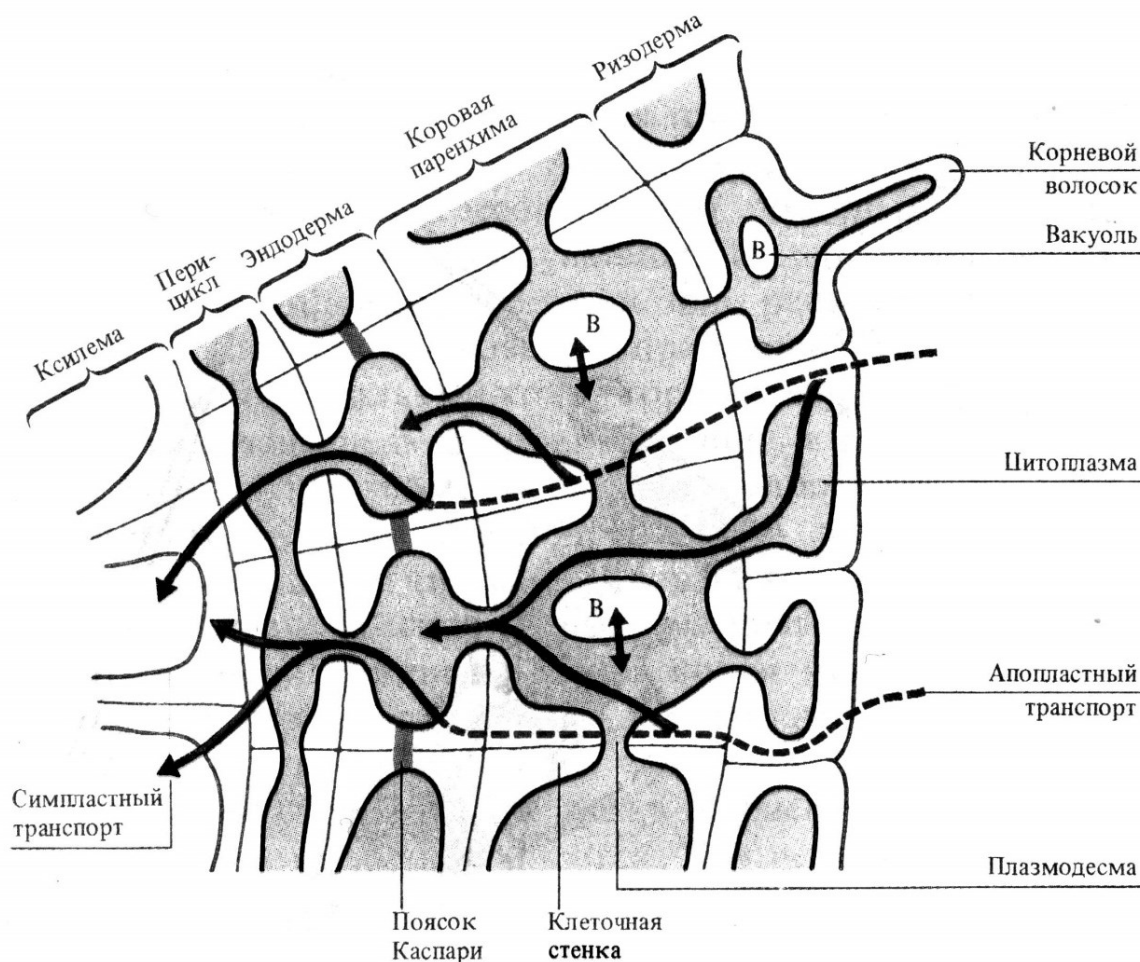


Рис. 8. Схема путей радиального транспорта воды и ионов через корень до сосудов ксилемы

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

Вода пассивно диффундирует в сосуды ксилемы благодаря осмотическому механизму. Осмотически активными веществами в сосудах являются минеральные ионы и метаболиты, выделяемые насосами плазмалеммы паренхимных клеток, окружающих сосуды. Сосущая сила сосудов выше, чем у окружающих клеток из-за повышающейся концентрации ксилемного сока и отсутствия значительного противодействия со стороны малоэластичных клеточных стенок. В результате поступления воды в 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.

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

Поступление воды через корневую систему сокращается с понижением температуры. Это происходит по следующим причинам:

- 1) повышается вязкость воды и поэтому снижается ее подвижность
- 2) уменьшается проницаемость протоплазмы для воды
- 3) тормозится рост корней
- 4) уменьшается скорость метаболических процессов.

Поступление воды снижается при ухудшении аэрации почвы. Это можно наблюдать, когда после сильного дождя почва залита водой, но при ярком солнце из-за сильного испарения растения завядают. Большое значение имеет концентрация почвенного раствора. Вода поступает в корень только тогда, когда водный потенциал корня меньше водного потенциала почвы. Если почвенный раствор имеет более отрицательный потенциал, вода не будет поступать в корень, а выходить из него.

### **3.5. Передвижение воды по сосудистой системе**

Восходящий поток воды в растении идет по сосудам ксилемы, лишенной 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.

### 3.6. Транспирация

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

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

Транспирацию обычно выражают в следующих единицах. Интенсивность транспирации - это количество воды, испаряемой растением в г за единицу времени в часах единицей поверхности в  $\text{дм}^2$ . Эта величина колеблется от 0,15 до 1,5. Транспирационный коэффициент - это количество воды в г, испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества. Продуктивность транспирации - это величина, обратная транспирационному коэффициенту и равна количеству сухого вещества в г, накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды. Относительная транспирация - это отношение воды, испаряемой листом, к воде, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же период времени. Экономность транспирации - это количество испаряемой воды в мг на 1 кг воды, содержащейся в растении.

**Кутикулярная транспирация.** Снаружи листья имеют однослойный эпидермис, внешние стенки клеток которого покрыты кутикулой и воском, образующие эффективный барьер на пути движения воды. На поверхности листьев часто развиты волоски, которые также влияют на вод-

ный режим листа, так как снижают скорость движения воздуха над его поверхностью и рассеивают свет и тем самым уменьшают потери воды за счет транспирации. Интенсивность кутикулярной транспирации варьирует у разных видов растений. У молодых листьев с тонкой кутикулой она может составлять около половины всей транспирации. У зрелых листьев с более мощной кутикулой кутикулярная транспирация равна 1/10 общей транспирации. В стареющих листьях из-за повреждения кутикулы она может возрастать. Таким образом, кутикулярная транспирация регулируется главным образом толщиной и целостностью кутикулы и других защитных покровных слоев на поверхности листьев.

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

Транспирация складывается из двух процессов:

1) передвижения воды в листе из сосудов ксилемы по симпласту и, преимущественно, по клеточным стенкам, так как в стенках транспорт воды встречает меньшее сопротивление

2) испарения воды из клеточных стенок в межклетники и подустьичные полости с последующей диффузией в окружающую атмосферу через устьичные щели. Чем меньше относительная влажность атмосферного воздуха, тем ниже его водный потенциал. Если водный потенциал воздуха меньше водного потенциала подустьичных полостей, то молекулы воды испаряются наружу.

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

лее толстая, а внешняя – более тонкая. По мере того как замыкающая клетка осмотически поглощает воду, более тонкая и эластичная часть ее клеточной стенки растягивается и оттягивает внутреннюю часть стенки. Замыкающие клетки принимают полукруглую форму и устьица раскрываются. При недостатке воды замыкающие клетки выпрямляются и устьичная щель закрывается (рис. 9). Кроме того, по мере увеличения водного дефицита в тканях растения повышается концентрация ингибитора роста абсцизовой кислоты. Она подавляет деятельность  $H^+$ -насосов в плазмалемме замыкающих клеток, вследствие чего снижается их тургор и устьица закрываются. Абсцизовая кислота также ингибирует синтез фермента  $\alpha$ -амилазы, что приводит к снижению гидролиза крахмала. По сравнению с низкомолекулярными углеводами крахмал не является осмотически активным веществом, поэтому сосущая сила замыкающих клеток уменьшается и устьица закрываются.

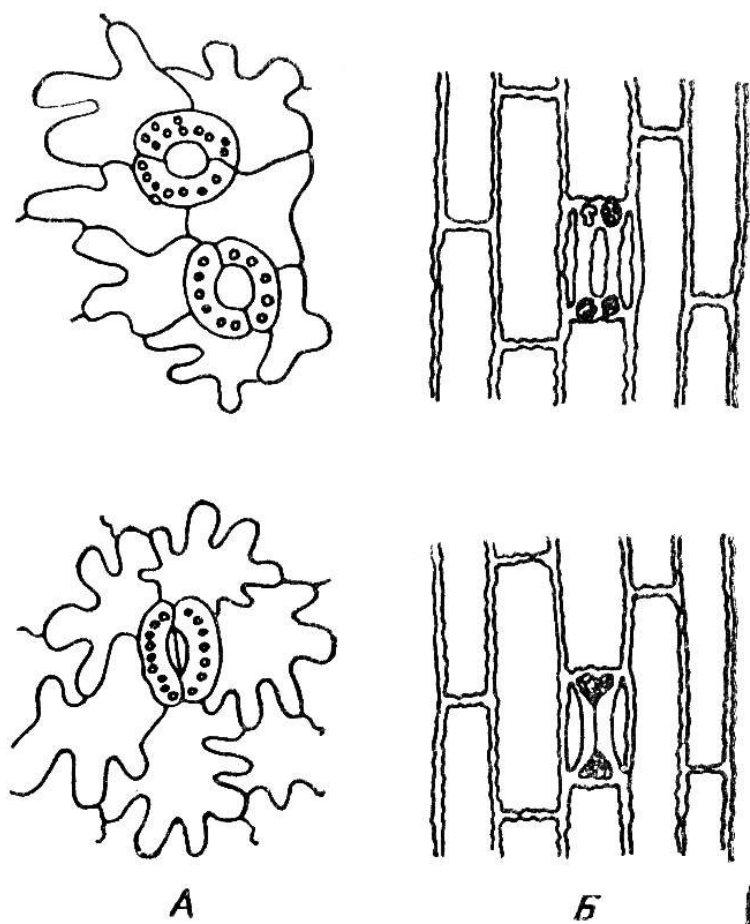


Рис. 9. Устьица в открытом (вверху) и закрытом (внизу) состоянии:  
 А – двудольного растения, Б – злака (по С. И. Лебедеву)



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

Состояние устьиц зависит от углекислого газа. Если концентрация  $\text{CO}_2$  в подустьичной полости падает ниже 0,03 %, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются. Повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе вызывает закрытие устьиц. Это происходит в межклетниках листа ночью, когда в результате отсутствия фотосинтеза и продолжающегося дыхания уровень углекислого газа в тканях повышается. Такое влияние углекислого газа объясняет, почему ночью устьица закрыты и открываются с восходом солнца. Сдвиг pH в щелочную сторону вследствие уменьшения концентрации  $\text{CO}_2$  увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как при кислом pH при повышении содержания  $\text{CO}_2$  в межклетниках повышается активность ферментов, катализирующих синтез крахмала.

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

Периодичность суточного хода транспирации наблюдается у многих растений, но у разных видов растений устьица функционируют неодинаково. У деревьев, теневыносливых растений, многих злаков и других гидроустойчивых 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 транс-

пирации с максимумом в полуденные часы. В обоих случаях ночью транспирация минимальна или полностью прекращается.

### **3.7. Особенности водного обмена у растений разных экологических групп**

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

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

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

Гомойгидрические растения (наземные папоротникообразные, голосеменные, цветковые) составляют большинство обитателей суши. Они обладают механизмами регуляции устьичной транспирации, а также корневой системой, обеспечивающей доставку воды. Поэтому даже при значительных изменениях влажности среды у этих растений не наблюдается

резких колебаний содержания воды в клетках, в которых, как правило, развита вакуолярная система. Их клетки не способны к обратимому высыханию. У этих растений гидростабильный тип водного режима. Стабилизации водного режима у многих видов растений способствуют запасы воды в корнях, стеблях и запасающих органах. Гомойгидрические растения делятся на три экологические группы:

1. Гигрофиты (тонколистные папоротники, некоторые фиалки и другие), произрастающие в условиях повышенной влажности и недостаточной освещенности. Теневыносливые гигрофиты, с почти всегда открытыми устьицами, имеют гидатоды, через которые выделяют избыток воды в капельножидком состоянии. Гигрофиты плохо переносят почвенную и воздушную засуху.

2. Мезофиты (лиственные деревья, лесные и луговые травы, большинство культурных растений) обитают в среде со средним уровнем обеспеченности водой и не имеют ясно выраженных приспособлений к избытку или недостатку воды.

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

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

2. Растения, запасающие влагу (ложные ксерофиты). К этой группе растений относятся суккуленты (кактусы и растения семейства толстянковых). Эти растения живут в районах, где засушливые периоды сменяются периодами дождей. Они имеют толстые и мясистые стебли. Листья часто редуцированы, вся поверхность растений покрыта толстым слоем кутикулы, что существенно снижает их транспирацию. Суккуленты обладают неглубокой, но широко распространяющейся корневой системой. Клетки корня характеризуются сравнительно низкой концентрацией клеточного сока. Вода, запасаемая в мясистых органах, тратится очень медленно.

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

дном устьицах. Растения этой группы не устойчивы к длительному водному стрессу.

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

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

### **Вопросы для самопроверки**

1. Выделите специфические особенности клеток растений по сравнению с бактериями и клетками животных.
2. Укажите функциональную роль отдельных органоидов клеток.
3. Какова специфическая роль в метаболизме органоидов, типичных для растений (пластиды, вакуоль, клеточная стенка).
4. В чем сущность симбиотической теории происхождения пластид и митохондрий.

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

### Практическая работа № 3

#### Определение степени набухания семян

При соприкосновении с влагой сухие семена быстро поглощают воду, и увеличиваются в размерах благодаря набуханию белков, пектинов и других гидрофильных веществ. В основе набухания лежит гидратация коллоидов – взаимодействие веществ с водой, приводящее к уменьшению ее подвижности.

Цель работы: определение степени набухания семян зерновых культур.

Материалы и оборудование: весы технические, чашки Петри, стакан с водой, фильтровальная бумага.

Растения: сухие семена зерновых злаков.

Ход работы:

Берут навески 2 – 3 г семян разных видов растений, помещают их в чашки Петри, заливают водой, обращая внимание на полное смачивание семян. Чашки Петри закрывают крышками, оставляют на 3 часа. Через три часа семена вынимают из чашки Петри, быстро обсушивают фильтровальной бумагой, и взвешивают. Результаты записывают в таблицу.

#### Степень набухания семян злаковых культур

Вид растения	Масса семян,г		Увеличение массы семян	
	исходная	После набухания	г	% от исходной

Задание: описать ход работы.

Сделать вывод о содержании гидрофильных коллоидов в семенах.

### Практическая работа № 4

#### Наблюдение за движением устьиц под микроскопом

Транспирация, как и испарение, – диффузионный процесс, а потому определяется градиентом водного потенциала в системе «растение-

воздух». Транспирация как физический процесс зависит от дефицита насыщения воздуха водяными парами, температуры, освещенности, ветра (движения воздуха), а также величины и формы испаряющей поверхности, определяемой особенностями строения растения.

Цель работы: изучить строение устьиц и пронаблюдать за их движением.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, лезвие, стакан с водой, фильтровальная бумага, 5%-й раствор глицерина в капельнице.

Растения: листья традесканции.

Газообмен между межклетниками листа и атмосферой регулируется устьицами. Устьице состоит из двух специализированных клеток эпидермиса, называемых замыкающими, между которыми находится устьичная щель. Устьица регулируют газо- и водообмен в растении благодаря тому, что обладают способностью периодически открываться и закрываться. Цель работы: изучить строение устьиц и пронаблюдать за их движением.

Ход работы: Изучение строения устьиц. С нижней стороны листа традесканции виргинской снять эпидермис, поместить его на предметное стекло в каплю воды и накрыть покровным стеклом. При малом и большом увеличении микроскопа рассмотреть строение устьиц. Замыкающие клетки устьица имеют бобовидную форму, и содержат цитоплазму, ядро с ядрышком, хлоропласты, небольшие вакуоли. Оболочки замыкающих клеток утолщены неравномерно: оболочка внутренней стороны, обращенная к щели, толще, чем противоположная. Наблюдение за открыванием и закрыванием устьиц. Приготовить срез эпидермиса с нижней стороны листа традесканции виргинской, поместить его в каплю 5 % раствора глицерина на предметное стекло, накрыть покровным стеклом и сразу начать наблюдения плазмолиза под микроскопом, как в замыкающих клетках, так и в остальных клетках эпидермиса. Устьичные щели при этом закрываются. Заменить глицерин водой, для этого нанести рядом с покровным стеклом каплю воды, а с другой стороны покровного стекла оттянуть глицерин фильтровальной бумагой. При этом устьица открываются. Задание: зарисовать схему опыта и его результаты: открытое и закрытое устьице, объяснить причины устьичных движений.

## 4. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

### 4.1. Почва как источник питательных веществ

Растения получают углерод и кислород преимущественно из воздуха, а остальные элементы из почвы. Питательные элементы - это химические элементы, которые необходимы растению и не могут быть заменены никакими другими. Питательные вещества - это соединения, в которых имеются эти элементы. Питательные элементы содержатся в почве в 4 формах:

- 1) прочно фиксированные и недоступные для растения (например, ионы калия и аммония в некоторых глинистых минералах)
- 2) труднорастворимые неорганические соли (сульфаты, фосфаты, карбонаты) и в такой форме недоступные для растения
- 3) адсорбированные на поверхности коллоидов, доступные для растений благодаря ионному обмену на выделяемые растением ионы
- 4) растворенные в воде и поэтому легко доступные для растений.

Ионы поступают в клетки ризодермы из почвенного раствора и благодаря контактному обмену  $H^+$ ,  $HCO_3^-$  и анионов органических кислот на ионы минеральных веществ почвенных частиц. Контактный обмен ионов клеточной стенки ризодермы с частицами почвы осуществляется без перехода ионов в почвенный раствор. Тесный контакт обеспечивается благодаря выделению слизи корневыми волосками и отсутствию у ризодермы кутикулы и других защитных покровов. Так как адсорбированные ионы находятся в постоянном колебательном движении и занимают определенный объем - сферу колебаний, при тесном контакте поверхностей сферы колебаний двух ближайших адсорбированных ионов могут перекрываться, в результате чего осуществляется ионный обмен.

Выделяя различные вещества (углекислый газ, аминокислоты, сахара и другие), корень растения изменяет состояние питательных веществ в прикорневой зоне непосредственно, например, путем выделения  $CO_2$  ( $CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$ : повышение растворимости фосфатов и карбонатов) и косвенно, создавая благоприятные условия для ризосферы, которая играет большую роль в превращении почвенных минералов.



## 4.2. Содержание минеральных элементов в растениях

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

Для нормальной жизнедеятельности растений должно быть определенное соотношение различных ионов в окружающей среде. Чистые растворы одного какого-либо катиона оказываются ядовитыми. Так, при помещении проростков пшеницы на чистые растворы  $KCl$  или  $CaCl_2$  на корнях сначала появлялись вздутия, а затем корни отмирали. Смешанные растворы этих солей не обладали ядовитым действием. Смягчающее влияние одного катиона на действие другого катиона называют антагонизмом ионов. Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности, например, между ионами натрия и калия, так и между ионами разной валентности, например, калия и кальция. Одной из причин антагонизма ионов является их влияние на гидратацию белков цитоплазмы. Двухвалентные катионы (кальций, магний) дегидратируют коллоиды сильнее, чем одновалентные (натрий, калий). Следующей причиной антагонизма ионов является их конкуренция за активные центры ферментов. Так, активность некоторых ферментов дыхания ингибируется ионами натрия, но их действие снимается добавлением ионов калия. Кроме того,

ионы могут конкурировать за связывание с переносчиками в процессе поглощения. Действие одного иона может и усиливать влияние другого иона. Это явление называется синергизмом.

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

#### ***Углерод***

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

Мировой океан принимает участие в регуляции содержания углекислого газа в атмосфере. Морская и пресная вода, кроме карбонатов и оснований, содержит также растворенную углекислоту и бикарбонаты. При изменении давления  $\text{CO}_2$  в воздухе часть его для достижения динамического равновесия между свободным газом атмосферы и растворенным в воде переходит в воду или обратно в атмосферу. Однако постоянство парциального давления углекислого газа в атмосфере достигается, главным образом, соответствием между выделением углекислоты и потреблением ее растениями. Ежегодно в процессе фотосинтеза наземные и морские растения поглощают около  $15,6 \times 10^{10}$  т углекислоты, то есть 1/16 всего мирового запаса.

#### ***Азот***

Азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот, пигментов, коферментов, фитогормонов и витаминов. При недостатке азота тормозится рост растений, ослабляется образование боковых побегов и кущение у зла-

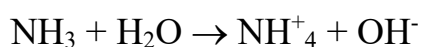
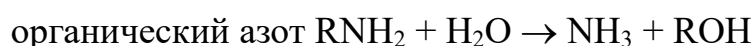
ков, наблюдается мелколистность, уменьшается ветвление корней. Симптомом азотного дефицита является хлороз листьев - бледно-зеленая окраска листьев, вызванная ослаблением синтеза пигмента хлорофилла. Длительное азотное голодание ведет к гидролизу белков и разрушению хлорофилла в нижних более старых листьях и оттоку растворимых соединений азота к молодым листьям, точкам роста и генеративным органам. Вследствие разрушения хлорофилла окраска нижних листьев в зависимости от вида растения приобретает желтые, оранжевые или красные тона, а при сильно выраженном азотном дефиците возможно высыхание и отмирание тканей.

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

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

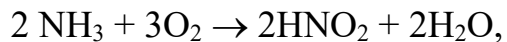
Запасы азота в почве могут пополняться разными путями. При возделывании сельскохозяйственных культур вносят в почву минеральные и органические азотные удобрения. В естественных условиях основная роль принадлежит специализированным группам микроорганизмов. Это азотфиксаторы, усваивающие молекулярный азот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

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

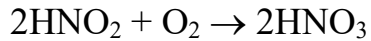


Биологическое окисление  $\text{NH}_4^+$  до  $\text{NO}_3^-$ , то есть нитрификация - это двухступенчатый процесс, осуществляемый двумя группами автотрофных

бактерий: *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. *Nitrosomonas* окисляют аммиак до азотистой кислоты:



а *Nitrobacter* окисляют азотистую кислоту до азотной:



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

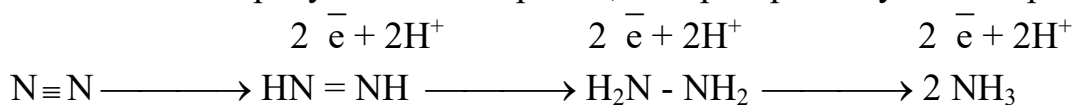
Однако основная масса азота, содержащегося в населяющих нашу планету живых организмах, своим происхождением обязана деятельности микроорганизмов, способных ассимилировать молекулярный азот атмосферы, восстанавливая его до аммиака. Этот процесс называется биологической азотфиксацией.

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

К группе симбиотических азотфиксаторов относятся бактерии рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых растений и фиксирующие, в среднем, от 100 до 400 кг азота на га. Большое значение в природе имеют некоторые лишайники, представляющие собой симбиоз гриба и азотфиксирующих цианобактерий. Они развиваются в субарктических зонах, на скалах и других бесплодных участках, являясь, таким образом, пионерами заселения суши. В настоящее время насчитывается около 190 видов растений разных семейств, способных симбиотически усваивать азот. К их числу относятся некоторые деревья и кустарники: ольха, восковница, лох, облепиха и другие.

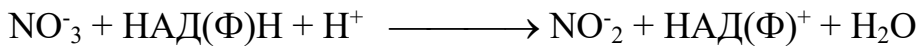
Инфицирование растения-хозяина начинается с проникновения бактерий рода *Rhizobium* в клетку корневого волоска. Затем бактерии мигрируют в клетки коры и вызывают интенсивное деление инфицированных клеток, что приводит к образованию клубеньков на корнях. При этом сами бактерии превращаются в бактериоиды,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

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



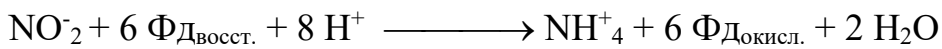
Поскольку нитрогеназный комплекс разрушается в присутствии кислорода, у азотфиксирующих микроорганизмов используется ряд механизмов для его защиты. У *Rhizobium* эту функцию выполняет гемсодержащий белок леглобин или леггемоглобин, обладающий очень высоким сродством к кислороду. Он синтезируется клетками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

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



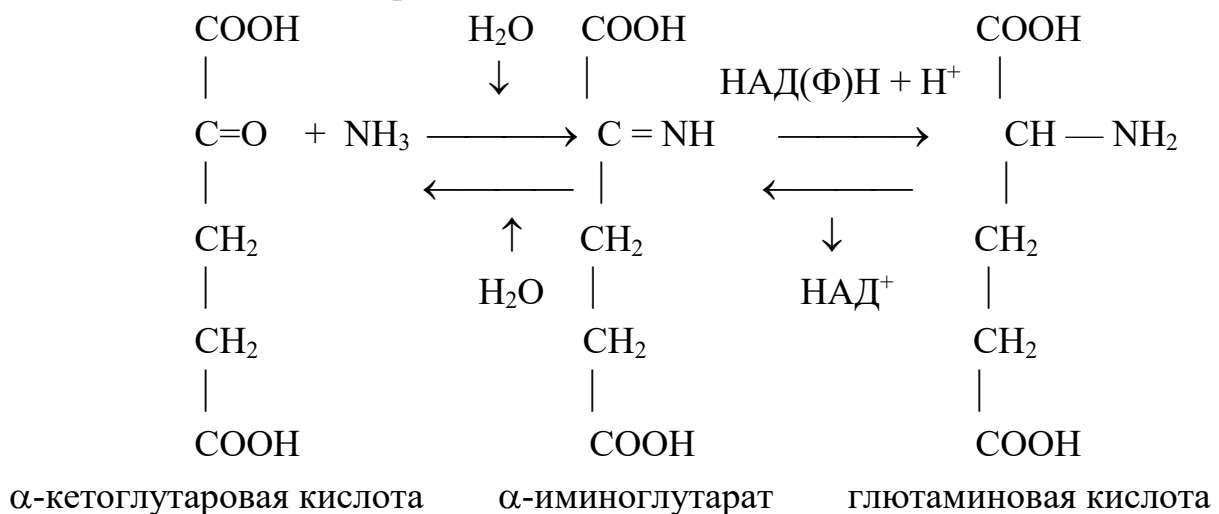
Грибы и зеленые водоросли в качестве донора электронов используют восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный (НАДФН). У высших растений фермент имеет сродство к никотинамидадениндинуклеотиду восстановленному (НАДН), который образуется в ходе реакций гликолиза и цикла Кребса.

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



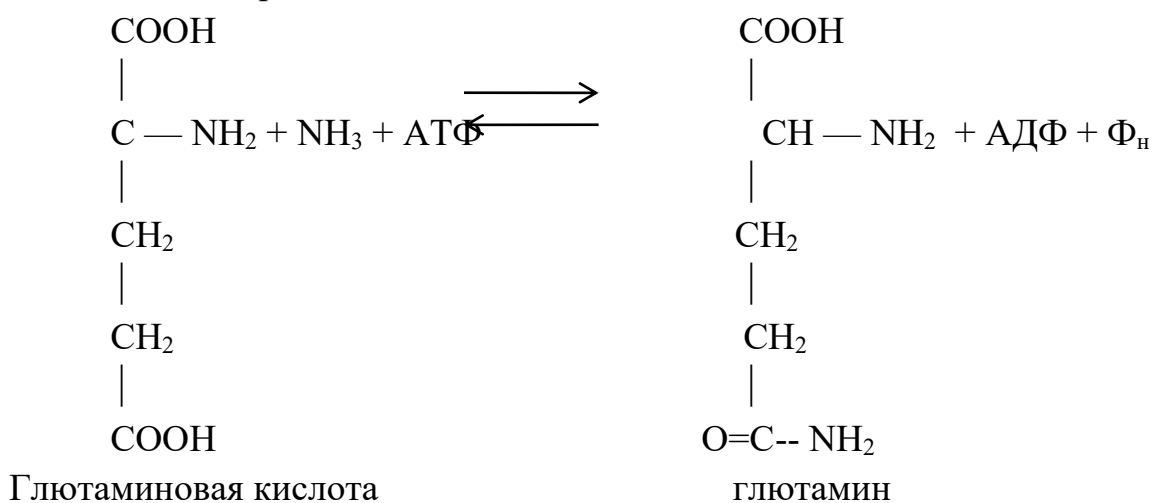
Обе эти реакции происходят в листьях и корнях. В зеленых частях растения нитритредуктаза локализована в хлоропластах. Восстановитель ферредоксин получает электроны прямо из фотосинтетической электронтранспортной цепи. В корнях нитрит восстанавливается в пропластидах. Так как в корнях ферредоксин отсутствует,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

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



Глютамаатдегидрогеназа (мол. масса 200-300 кДа) обнаружена в листьях и корнях у всех высших растений, но в корнях ее активность выше. Фермент локализован преимущественно в митохондриях, хотя имеется в цитоплазме и в хлоропластах. Он состоит из 4-6 субъединиц. Это фермент обратимого действия и зависит от рН. Оптимум рН для аминирования на 1,5 единицы выше, чем для дезаминирования.

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



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

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

Принято считать, что образование аспарагина преобладает в том случае, когда происходит распад белков в семенах. В клетках корня и листьев растущего растения идет, главным образом, образование глютамина.

Таким образом, образование аспарагина - это путь обезвреживания аммиака, появляющегося при распаде белка - так называемая регрессивная ветвь азотного обмена, тогда как синтез глутамина - это путь обезвреживания аммиака при синтезе белка - прогрессивная ветвь азотного обмена.

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

### ***Фосфор***

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

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

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

При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, снижается активность дыхательных ферментов, локализованных в митохондриях, и активируются ферменты (оксидаза гликолевой кислоты, аскорбатоксидаза) немитохондриальных систем окисления, происходит распад фосфорорганических соединений, тормозится синтез белков и свободных нуклеотидов. Наиболее чувствительны к недостатку фосфора молодые растения. Симптомом фосфорного голодания является синевато-зеленая



окраска, в первую очередь, старых листьев нередко с пурпурным из-за накопления антоцианов или бронзовым оттенком (свидетельство задержки синтеза белка и накопления сахаров). Листья становятся мелкими и более узкими. Приостанавливается рост растений, задерживается созревание урожая.

### *Сера*

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

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

Одна из основных функций серы в белках - это участие SH-группы в образовании 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. Метиониновые остатки могут придавать молекуле белка гидрофобные свойства, что играет важную роль в стабилизации активной конформации ферментов в солевом окружении. Сера входит в состав многих витаминов и коферментов, таких как биотин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота. В связи с этим сера необходима для многих процессов обмена веществ (например, аэробная фаза дыхания, синтез жиров и так далее). Сера участвует в образовании полиаминов, которые влияют на структуру нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток. Недостаточное снабжение растений

серой тормозит синтез серосодержащих аминокислот и белков, снижает фотосинтез и скорость роста растений, приводит к разрушению хлоропластов. Симптомы дефицита серы - побледнение и пожелтение молодых, а затем и старых листьев.

### *Калий*

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

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

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

## *Кальций*

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

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

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

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

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

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

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

### *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 pH 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 элек-

тронов при фотофосфорилировании, он необходим при передаче электронов от фотосистемы I к фотосистеме II. Магний является кофактором почти всех ферментов, катализирующих перенос фосфатных групп. Это связано со способностью магния к комплексообразованию.

Магний необходим для многих ферментов гликолиза и цикла Кребса. Для 9 из 12 реакций гликолиза требуется участие металлов-активаторов и 6 из них активируются магнием. За исключением фумаразы, все ферменты цикла Кребса активируются магнием или содержат его как компонент структуры. Для двух из семи (глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа и транскетолаза) ферментов пентозофосфатного пути необходим магний. Он требуется для работы ферментов молочнокислого и спиртового брожения. Магний усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов А и С. Ионы магния необходимы для формирования рибосом и полисом, связывая РНК и белок, активации аминокислот и синтеза белка. Он активирует ДНК- и РНКполимеразы, участвует в формировании пространственной структуры нуклеиновых кислот.

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

### ***Кремний***

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

## **Микроэлементы**

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

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

**Марганец** в клетки поступает в форме ионов  $Mn^{2+}$ . Среднее его содержание составляет 1 мг на 1 кг сухой массы. Марганец накапливается в листьях. Он необходим для 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 - малат- и изоцитратдегидрогеназы - активируются ионами марганца. Он также необходим для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов. Марганец является кофактором РНКполимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей фитогормон 3-индолилуксусную кислоту.

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

**Молибден.** Наибольшее содержание молибдена характерно для бобовых (0,5-20 мг на 1 кг сухой массы), злаки содержат от 0,2 до 2 мг на кг сухой массы. Он поступает в растения в форме аниона  $MoO_4^{2-}$ , концентрируется в молодых, растущих органах. Его больше в листьях, чем в корнях и стеблях, а в листе сосредоточен, в основном, в хлоропластах.

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

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

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

Внешние признаки недостатка кобальта сходны с признаками азотного голодания.

**Медь** поступает в клетки в форме иона  $\text{Cu}^{2+}$ . Среднее содержание меди в растениях 0,2 мг на кг сухой массы. Около 70 % всей меди, находящейся в листьях, сосредоточены в хлоропластах и почти половина ее в составе пластоцианина - переносчика электронов между фотосистемами II и I. Она входит в состав ферментов, катализирующих окисление аскорбиновой кислоты, дифенолов и гидроксигирование 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. Она также повышает засухо-, морозо- и жароустойчивость. Недостаток меди вызывает задержку роста и цветения, хлороз, потерю тургора и завядание растений. У злаков при недостатке меди не развивается колос, у плодовых появляется суховершинность. При дефиците меди белеют и отмирают кончики листьев, листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами.

**Цинк.** Содержание цинка в надземных частях бобовых и злаковых растений составляет 15-60 мг на кг сухой массы. Повышенная концентра-

ция отмечается в листьях, репродуктивных органах и конусах нарастания, наибольшая - в семенах.

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

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

**Бор.** Его среднее содержание составляет 0,1 мг на кг сухой массы. В боре наиболее нуждаются двудольные растения. Много бора в цветках. В клетках большая часть бора сосредоточена в клеточных стенках. Бор усиливает рост пыльцевых трубок, прорастание пыльцы, увеличивает количество цветков и плодов. Без него нарушается созревание семян. Бор снижает активность некоторых дыхательных ферментов, оказывает влияние на углеводный, белковый и нуклеиновый обмен. При недостатке бора нарушаются синтез, превращения и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, оплодотворение и плодоношение. Он не может реутилизироваться и поэтому при борном голодании прежде всего отмирают конусы нарастания, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются.



#### 4.4. Применение удобрений

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

Для предотвращения истощения почвы и получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур необходимо внесение удобрений. Сопоставляя количество элементов в почве и растении с величиной урожая Ю. Либих сформулировал закон минимума или закон ограничивающих факторов. Согласно этому закону величина урожая зависит от количества того элемента, который находится в почве в относительном минимуме. Увеличение содержания этого элемента в почве за счет внесения удобрений будет приводить к возрастанию урожая до тех пор, пока в минимуме не окажется другой элемент. Позже было установлено наличие у растений критических периодов по отношению к тому или иному минеральному элементу, то есть периодах более высокой чувствительности растений к недостатку этого элемента на определенных этапах онтогенеза. Это позволяет регулировать соотношение питательных веществ в зависимости от фазы развития и условий среды. Так, известно, что в осенний период для озимых культур не рекомендуется вносить азотные удобрения, так как они усиливают ростовые процессы, снижая устойчивость растений. В осенний период надо проводить подкормки фосфором и калием, а весной азотом.

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

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

свойств удобрений. Система удобрений создается с учетом круговорота веществ и их баланса в земледелии. Баланс питательных веществ учитывает поступление их в почву с удобрениями, суммарный расход на формирование урожая и непродуктивные потери в почве. Необходимое условие функционирования системы удобрений - это предотвращение загрязнения окружающей среды вносимыми в почву химическими соединениями.

Удобрения подразделяют на минеральные и органические, промышленные (азотные, калийные, фосфорные, микроудобрения, бактериальные) и местные (навоз, торф, зола), простые (содержат один элемент питания - азотные, калийные, борные) и комплексные (содержат два или более питательных элементов). Среди комплексных удобрений выделяют сложные и комбинированные. Сложные удобрения в составе одного химического соединения содержат два или три питательных элемента, например, калийная селитра ( $KNO_3$ ), аммофос ( $NH_4H_2PO_4$ ) и другие. Одна гранула комбинированных удобрений включает два или три основных элемента питания в виде различных химических соединений, например, нитроаммофоска.

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

### **Вопросы и задачи для самопроверки**

1. Что такое минеральное питание?
2. Какие элементы минерального питания нужны растению?
3. Откуда древесные растения усваивают азот?
4. Химический состав растений?
5. Какие элементы называются органогенами?
6. Какие микроорганизмы могут связывать атмосферный азот?
7. В каких частях растения более высокое содержание зольных элементов: в древесине или в листьях, в старых или молодых листьях? Как объяснить эти различия?
8. Какие элементы питания относят к микро-, а какие к макроэлементам?

9. При помощи каких микроорганизмов происходит минерализация органического азота?
10. Опишите подробно, как установить, имеет ли натрий существенное значение для высших растений?
11. Почему при возделывании растений на поливных землях следует применять повышенные дозы удобрений?
12. Какие из ниже перечисленных удобрений являются односторонними, какие двусторонними и какие многосторонними: калийная селитра, навоз, хлорид калия, печная зола, торф, фосфорнокислый аммоний, бора, аммиачная селитра, аммофос?
13. Д.Н. Прянишников установил, что урожай люпина повышается примерно одинаково как при внесении фосфорита  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , так и при внесении фосфата  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ , тогда как овёс усиливал свой рост только при удобрении фосфатом, а при внесении фосфорита рос почти так же плохо, как и без фосфорных удобрений. Как объяснить результаты этого опыта?
14. Сколько суперфосфата с содержанием 7 % фосфора следует внести на делянку площадью 5 м, чтобы количество фосфора в расчёте на 1 га составило 14 кг?
15. Какое количество сернокислого аммония нужно внести в вегетационный сосуд, содержащий 2,7 кг почвы, исходя из нормы 0,08 г азота на 1 кг почвы?
16. Что такое антагонизм ионов?
17. Что такое синергизм ионов?
18. Что такое аддитивность?
19. Какие растворы называют уравновешенными?
20. Каково значение калия и кальция и в каком состоянии они находятся в растении?
21. Понятие о физиологически необходимых элементах?
22. Какое значение имеет бор, цинк, медь, марганец, молибден?
23. Способны ли железо и бор к реутилизации?
24. Как влияют внутренние и внешние условия на поступление элементов минерального питания?
25. Что такое внекорневая подкормка?

26. Ионный транспорт в растении?
27. Поступление и превращение соединений азота в растениях?
28. Какие листья обнаруживают более резко выраженные симптомы фосфорного голодания - верхние или нижние? С чем это связано?
29. Почему органические удобрения рекомендуется вносить в больших дозах и задолго до посева?
30. Для чего фосфор нужен растению?
31. В качестве основных питательных веществ сейчас выделены 16 элементов. Предполагаете ли вы, что в будущем к этому списку могут быть добавлены другие элементы? Если да, то почему они до сих пор ещё не были открыты?
32. Некоторые минеральные вещества считаются основными, так как они представляют собой составную часть главных органических молекул в растении. Назовите две важные органические молекулы, в состав которых входят: а) азот, б) фосфор, в) сера. Какую функцию выполняют остальные основные элементы, которые не входят в структуру органических молекул?
33. При полевом опыте в почву вносили азотные, фосфорные и калийные удобрения в разных сочетаниях и дозировках. Урожай высеянной на этом поле культуры оказался наивысшим (и примерно одинаковым) в двух вариантах: 1) N - 10, P - 15, K - 10 кг; 2) N - 15, P- 10, K- 15 кг/га. Какой из вариантов следует рекомендовать для практического использования?
34. Большинство растений растут лучше всего при использовании нитратов в качестве источника азота, но некоторые, по-видимому, предпочитают ион аммония. Что, по вашему мнению, является биохимической причиной этого различия в поведении растений?
35. Проследите путь иона калия по мере его продвижения из почвы к листу. Какие силы вовлечены в это движение?
36. Рассмотрите несколько способов, с помощью которых можно определить степень обеспеченности данного растения основными минеральными элементами.
37. Почва, богата фосфатом кальция, в действительности поставляет слишком много фосфора для оптимального роста растений. Объясните?

38. Внесение удобрений под растения гороха, растущего на почве с азотной недостаточностью, может и не привести к существенному улучшению роста. Почему?
39. Значение транспорта органических веществ для растений?
40. Неблагоприятные действия на растение избыточно-высокого уровня минерального питания?
41. Причины накопления избыточных количеств нитратов в растениях и пути их снижения в сельскохозяйственной продукции?
42. Особенности нитратного и аммонийного питания растений?
43. Радиальное перемещение ионов в корнях?
44. Ритмичность в поглощении ионов корнями растений?
45. Особенности питания растений в беспочвенной культуре?
46. Минеральные вещества в фитоценозах и их круговорот в экосистеме?
47. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ?
48. Восходящий транспорт растворенных веществ в растении?
49. Признаки недостатка элементов питания для растений?
50. Факторы, влияющие на содержание того или иного элемента в тканях растений?

### **Практическая работа № 5**

#### **Демонстрационные опыты на тему «Корень как орган поглощения воды и минеральных веществ»**

Корневая система поглощает минеральные вещества из почвы в виде растворов вместе с водой. Корневые волоски принимают непосредственное участие в их поглощении.

##### **1. Наблюдение корневых волосков**

Цель работы: описать внешнее строение первичного корня.

Материалы и оборудование: лупа, стеклянные бюксы 3 шт., предметные стекла, покровные стекла, растворы метиленовой сини и эозина, склянка с водой, пинцет.

Растения: 10-дневные проростки любых зерновых культур.

Ход работы:

В стеклянные бюксы наливают воду, растворы метиленовой сини и эозина на высоту около 1мм. Помещают проростки, доливают жидкости так, чтобы была покрытой вся корневая система. Через 15 мин промывают корневые системы проростков, находившихся в растворах метиленовой сини и эозина, под лупой рассматривают внешний вид корневой системы проростков, выделяют зоны корня, зарисовывают. Пинцетом отделяют один корешок, помещают на предметное стекло, добавляют каплю воды, накрывают покровным стеклом, под микроскопом рассматривают зоны перемещения красителей.

Задание: описать ход работы, зарисовать строение первичного корня. Сделать вывод о роли корневых волосков в поглощении веществ из внешней среды.

## 2. Выделение воды из корня

Цель работы: описать реакцию первичного корня на помещение в гипертонический раствор.

Материалы и оборудование: стеклянные бюксы 2 шт., насыщенный раствор NaCl.

Растения: 10-дневные проростки гороха или фасоли.

Ход работы: В стеклянные бюксы наливают воду и насыщенный раствор NaCl, отбирают два более или менее одинаковых проростка, помещают их в бюксы, доливают жидкости так, чтобы был покрыт весь корень. Через 15 мин проростки вынимают из бюксов, определяют наличие тургора в их корнях.

Задание: описать ход работы. Сделать вывод о причине потери тургора корнем одного из проростков.

## 5. ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез – это процесс трансформации поглощенной растением электромагнитной энергии солнечного света в химическую энергию органических соединений. Чтобы свет мог быть использованным в процессе фотосинтеза, необходимо его поглощение фоторецепторами – пигментами.

### 5.1. Пигменты

#### *Хлорофиллы*

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

У хлорофилла *a* четыре пиррольных кольца соединены между собой метиновыми мостиками (=NH-), образуя порфириновое кольцо. Кроме того, атомы азота пиррольных колец связаны с атомом магния. С порфириновым ядром соединено циклопентановое кольцо, образованное остатком кетопропионовой кислоты и содержащее активные карбонильную (C=O) и метилированную карбоксильную (O=C-O-CH<sub>3</sub>) группы. Структура, состоящая из порфиринового ядра и циклопентанового кольца, называется форбином. Боковая цепь, состоящая из пропионовой кислоты и непредельного спирта фитола, связана с атомом углерода IV пиррольного кольца (рис. 10). Хлорофилл, лишенный фитола, называется хлорофиллидом. Если атом магния замещен протоном, то такое соединение носит название феофитина. Активность хлорофиллов, также как и других пигментов, обусловлена наличием большого количества двойных связей с делокализованными электронами.

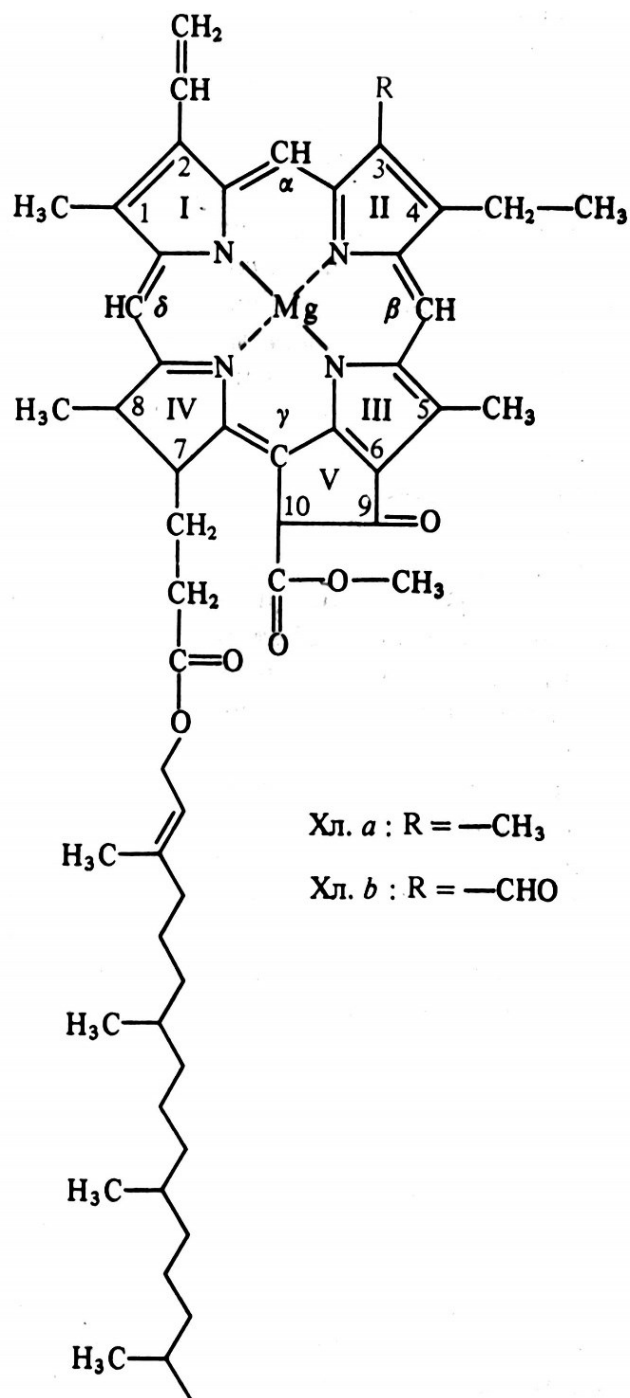


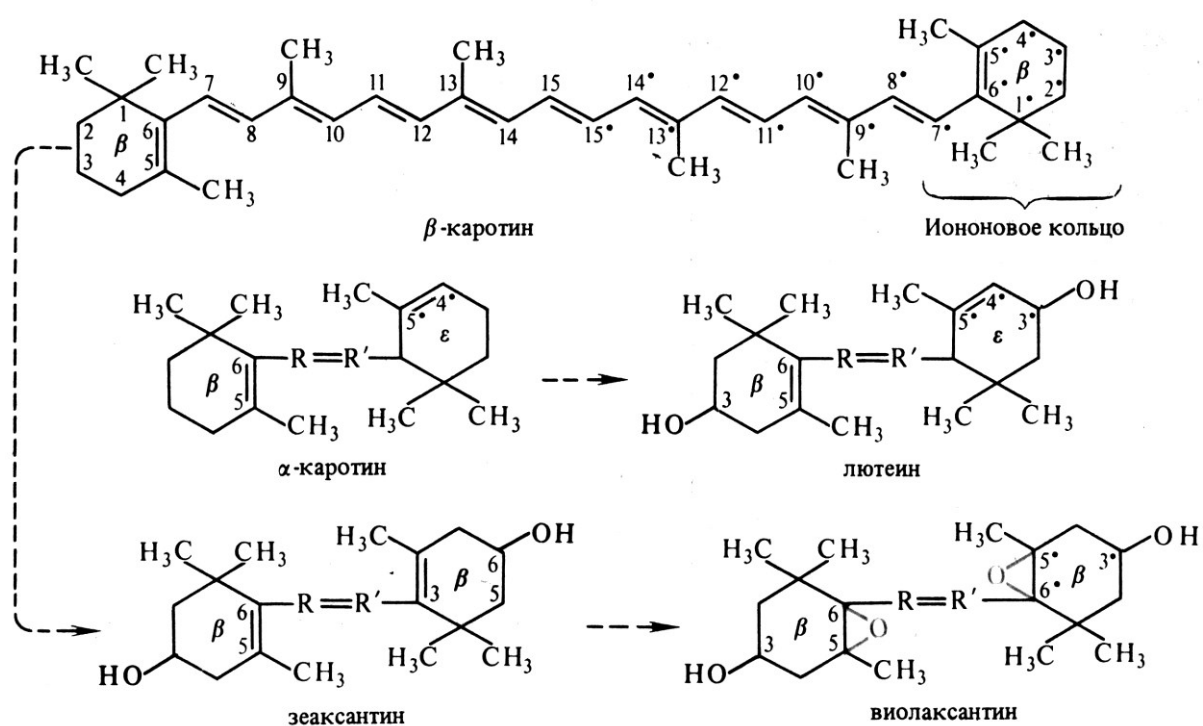
Рис. 10. Структурные формулы хлорофиллов *a* и *b* (по В. В. Полевому)

Хлорофиллы хорошо растворимы в органических растворителях (этиловом эфире, бензоле, хлороформе, ацетоне, этиловом спирте) и нерастворимы в воде. Хлорофиллы имеют максимумы поглощения света в красной и синей частях спектра. Растворы хлорофиллов обладают флуоресценцией и фосфоресценцией.



## Каротиноиды

Каротиноиды – жирорастворимые пигменты, присутствующие в хлоропластах всех растений. Они входят в состав хромопластов в незеленых частях растений, например, корнеплодов моркови. К каротиноидам относят 3 группы соединений: 1) оранжевые или красные каротины, 2) желтые ксантофиллы, 3) каротиноидные кислоты. Каротины и ксантофиллы состоят из 8 остатков изопрена, которые образуют цепь конъюгированных двойных связей (рис. 11). Основные каротиноиды -  $\beta$ -каротин, лютеин, виолаксантин и неоксантин.



*Рис. 11. Структурные формулы каротиноидов и последовательность их превращений (по В. В. Полевому)*

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

Главные функции каротиноидов: поглощение света в качестве дополнительных пигментов, защита молекул хлорофиллов от необратимого

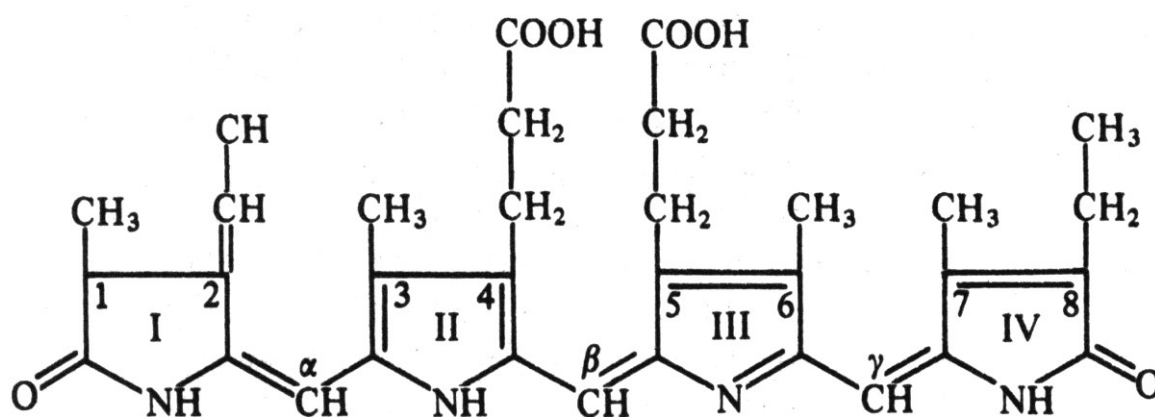
фотоокисления, тушение активных радикалов, участие в фототропизме, так как способствуют определению направления роста побега.

### Фикобилины

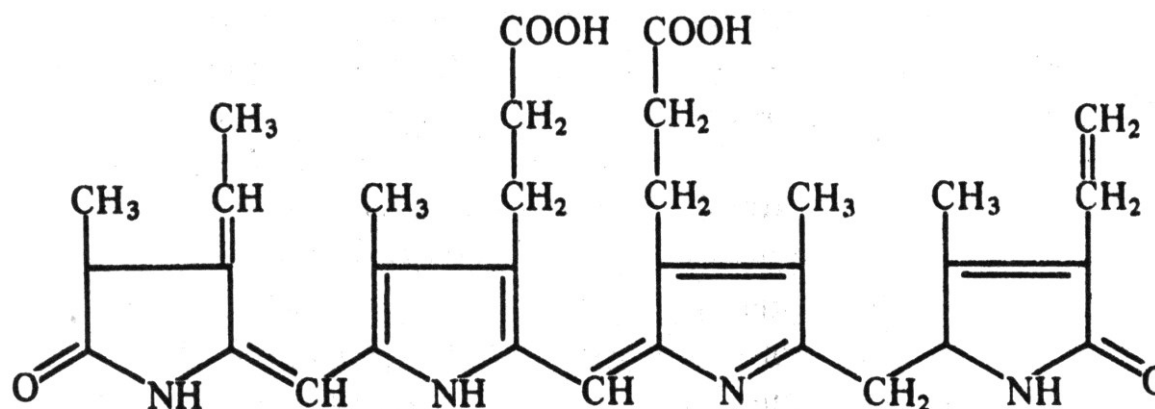
Сине-зеленые и красные водоросли помимо хлорофилла *a* и каротиноидов содержат пигменты фикобилины. Их молекула состоит из 4 последовательных пиррольных колец (рис. 12). Фикобилины являются хромофорными группами глобулиновых белков фикобилипротеинов. Они делятся на 3 группы:

- 1) фикоэритрины – белки красного цвета
- 2) фикоцианины – сине-голубые белки
- 3) аллофикоцианины – синие белки.

Все они обладают флуоресценцией и растворимы в воде.



ficoцианобилин



ficoэритробилин

Рис. 12. Структурные формулы фикобилинов (по В. В. Полевому)

Фикобилины имеют максимумы поглощения в оранжевой, желтой и зеленой частях спектра света. Это позволяет водорослям полнее использовать свет, проникающий в воду. Вода обладает светопоглощающей способностью. На глубине около 30 м полностью исчезают красные лучи, около 180 м – желтые, 320 м – зеленые, а на глубину более 500 м не проникают синие и фиолетовые лучи. Фикобилины – это дополнительные пигменты, участвующие в светособирающем комплексе. Около 90 % энергии света, поглощенного фикобилинами, передается на хлорофилл *a*.

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

## 5.2. Световая фаза фотосинтеза

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

### *Поглощение света и возбуждение хлорофилла*

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

кула находится в синглетном возбужденном состоянии  $S^*$ . Если возбужденный электрон меняет спин, то такое возбужденное состояние называется триплетным  $T^*$ .

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

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

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

хлорофилла *b* к хлорофиллу *a* передается примерно 90 %, а от каротиноидов к хлорофиллу *a* – 40 % поглощенной энергии.

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

### *Нециклический и циклический транспорт электронов*

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

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

Вакантные места в  $P_{680}^+$  заполняются 2 электронами из содержащего Mn переносчика электронов, который восстанавливается с участием белкового комплекса S. Окисленный комплекс S связывает воду и восстанавли-

ливается за счет электронов воды. При фотоокислении воды комплексом S вторая пара протонов освобождается в полость тилакоида, а атом кислорода диффундирует из хлоропласта.

После возбуждения реакционного центра фотосистемы I - молекулы хлорофилла *a* с максимумом поглощения при 700 нм ( $P_{700}$ ), 2 квантами длинноволнового красного света 2 электрона передаются мономерной форме хлорофилла *a* –  $A_1$  и затем переносчикам электронов железосерным белкам  $A_2$  и  $A_3$ , ферредоксину на наружной стороне мембраны тилакоида, НАДФ-редуктазе. Этот фермент восстанавливает НАДФ в НАДФН. На вакантные места в  $P_{700}^+$  переходят электроны с пластоцианина и нециклическая цепь транспорта электронов замыкается.

В мембранах хлоропластов может функционировать циклический транспорт электронов, когда действует только фотосистема I. Возбужденные молекулы  $P_{700}$  передают электроны на  $A_1$ , железосерные белки  $A_2$  и  $A_3$ , переносящие электроны на другую сторону мембраны, ферредоксин, пластохинон, цитохром  $b_6$ , железосерный белок FeS<sub>R</sub>, цитохром *f*, пластоцианин и  $P_{700}$  (рис. 13). Энергия, освобождающаяся при транспорте электронов, используется для фосфорилирования АДФ.

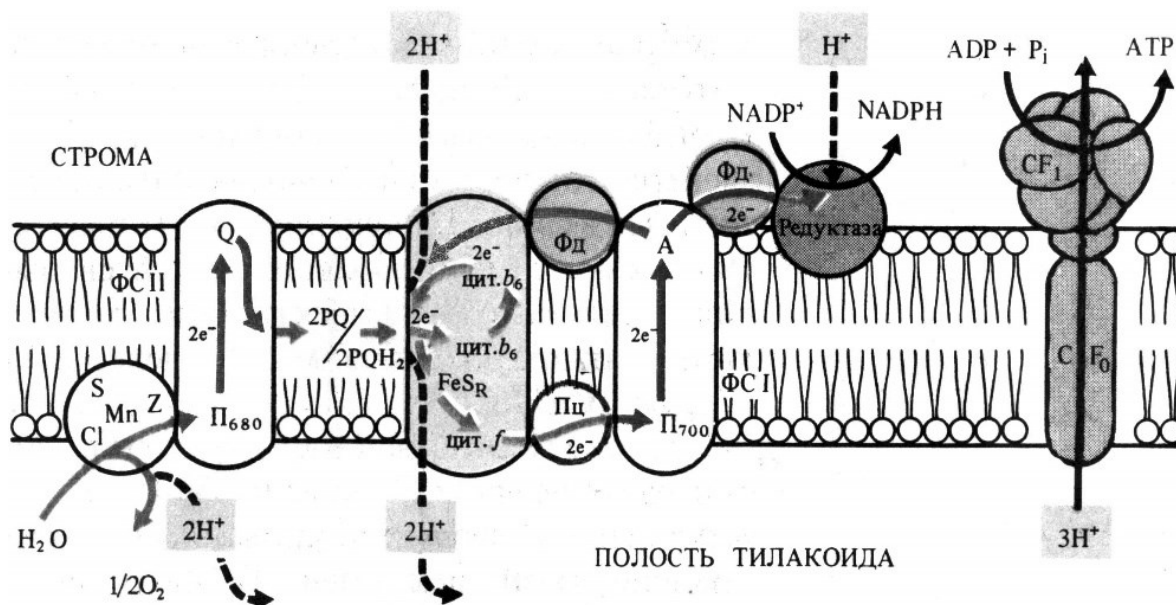


Рис.13. Локализация электрон- и протонтранспортных реакций в тилакоидной мембране хлоропласта (по В. В. Полевому)

Механизм фотофосфорилирования АДФ объясняет теория П. Митчелла. Согласно этой теории, трансмембранный перенос пластохинонами электронов и протонов в одну сторону чередуется с переносом цитохромной системой в обратную сторону электронов. Поэтому по одну сторону мембраны накапливается избыток протонов и возникает электрохимический мембранный потенциал. Его энергия используется для синтеза АДФ при разрядке мембраны в результате транспорта протонов через мембрану посредством  $H^+$ -АДФазы, которая действует как АДФсинтетаза. Этот фермент выглядит как грибовидная частица на поверхности мембраны тилакоидов. Его молекула состоит из двух частей: головки, выступающей с наружной стороны мембраны и содержащей активный центр фермента, и ножки, погруженной в мембрану и представляющей канал, через который передвигаются протоны.

### 5.3. Темновая фаза фотосинтеза

#### *С<sub>3</sub>-путь фотосинтеза, или цикл Кальвина*

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

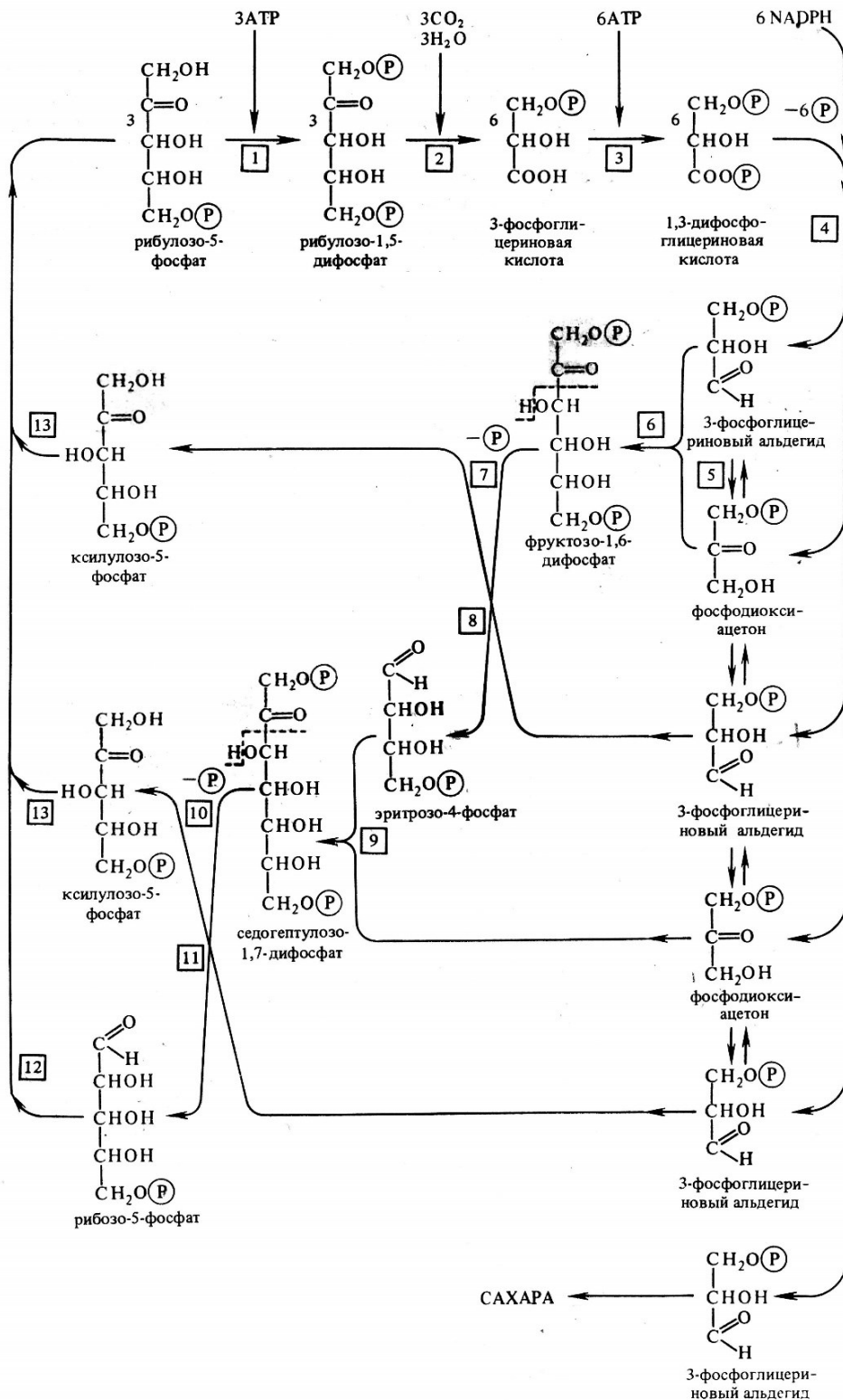


Рис. 14. Цикл Кальвина ( $C_3$ -путь фотосинтеза):

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



**1. Карбоксилирование.** Фосфорibuлокиназа фосфорилирует при участии АТФ рибулозо-5-фосфат с образованием АДФ и рибулозо-1,5-дифосфата. Последний является акцептором  $\text{CO}_2$  и под действием рибулозодифосфаткарбоксилазы присоединяет  $\text{CO}_2$ . В результате образуются 2 молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

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

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

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

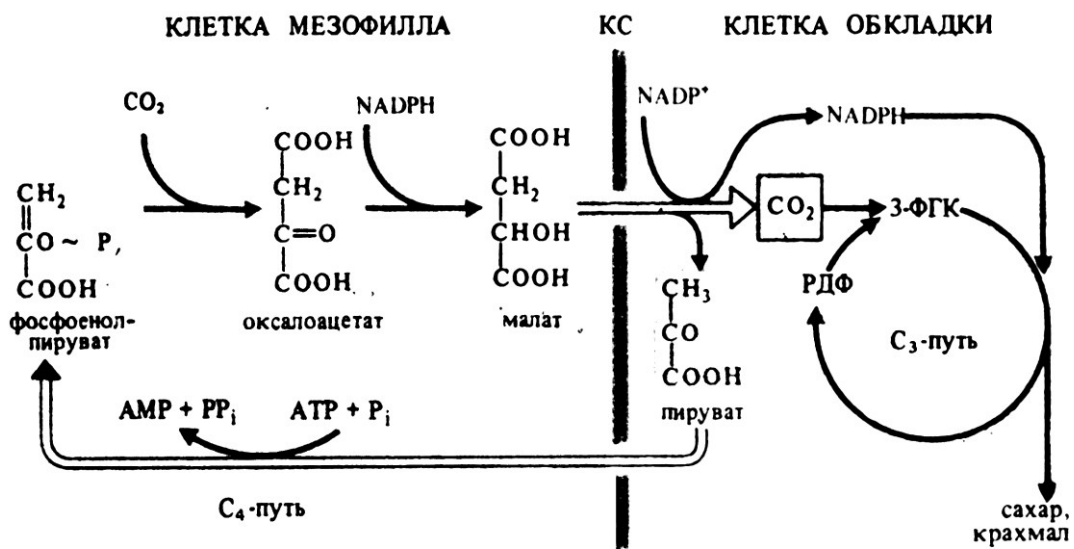
Шестая молекула 3-ФГА используется для синтеза фруктозо-1,6-дифосфата при повторении цикла. Из двух молекул фруктозо-1,6-дифосфата образуются фруктозо-6-фосфат и глюкозо-1-фосфат. Последний, взаимодействуя с уридинтрифосфатом, дает уридинфосфоглюкозу. Она и фруктозо-6-фосфат образуют сахарозофосфат,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

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

### *C<sub>4</sub>-путь фотосинтеза, или цикл Хетча – Слэка*

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

В цитоплазме клеток мезофилла фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет CO<sub>2</sub> к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она транспортируется в хлоропласты, где восстанавливается до яблочной кислоты при участии НАДФН. В присутствии ионов аммония щавелевоуксусная кислота превращается в аспарагиновую кислоту. Яблочная и (или) аспарагиновая кислоты переходят в хлоропласты клеток обкладки, декарбоксилируются до пировиноградной кислоты и CO<sub>2</sub>. CO<sub>2</sub> включается в цикл Кальвина, а пировиноградная кислота переносится в клетки мезофилла, где превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту (рис. 15). Такой механизм позволяет растениям фотосинтезировать при закрытых из-за высокой температуры устьицах. Кроме того, продукты цикла Кальвина образуются в хлоропластах клеток обкладки, окружающих проводящие пучки. Это способствует быстрому оттоку фотоассимилятов и тем самым повышает интенсивность фотосинтеза.



*Рис. 15. Цикл Хэтча и Слэка (C<sub>4</sub>-путь фотосинтеза)  
Фотосинтез по типу толстянковых (суккулентов)*

У суккулентов (кактусов и растений сем. толстянковых (*Crassulaceae*) процессы фотосинтеза разделены не в пространстве, как у других  $C_4$ -растений, а во времени. Этот тип фотосинтеза получил название САМ (crassulacion acid metabolism)-путь. Устьица днем обычно закрыты, что предотвращает потерю воды в ходе транспирации, и открыты ночью. В темноте  $CO_2$  поступает в листья, где фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет его к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она восстанавливается НАДФН-зависимой малатдегидрогеназой до яблочной кислоты, которая накапливается в вакуолях. Днем яблочная кислота переходит из вакуоли в цитоплазму, где декарбоксилируется с образованием  $CO_2$  и пировиноградной кислоты.  $CO_2$  диффундирует в хлоропласты и включается в цикл Кальвина (рис. 16).

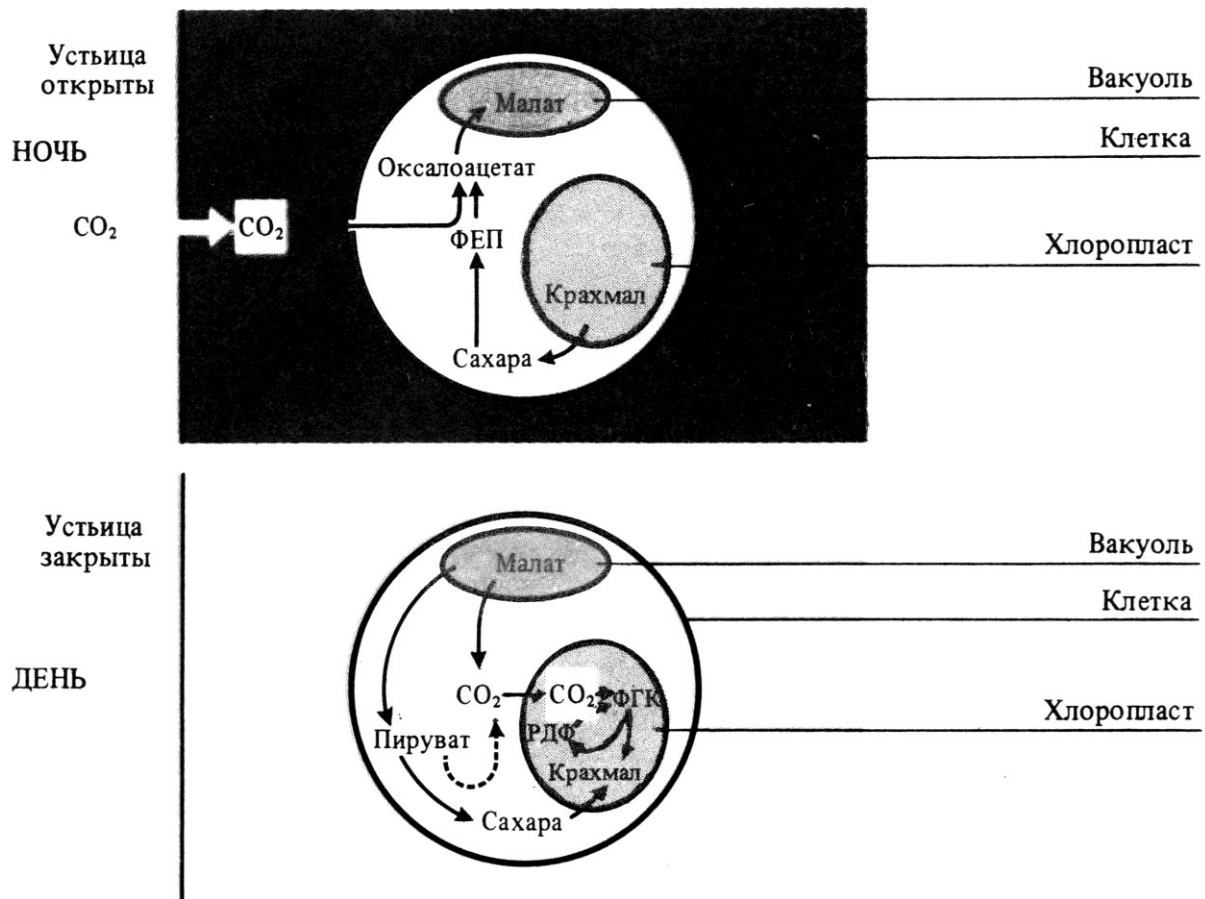


Рис. 16. Метаболизм органических кислот при фотосинтезе по типу толстянковых (САМ-метаболизм) (по В. В. Полевому)

## Фотодыхание

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

Гликолевая кислота из хлоропласта переходит в пероксисому, где окисляется гликолатоксидазой до глиоксиловой кислоты. Образующаяся при этом перекись водорода разлагается каталазой, присутствующей в пероксисоме. Глиоксиловая кислота аминируется, превращаясь в глицин. Глицин транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина синтезируется серин и освобождается  $\text{CO}_2$ .

Серин может поступать в пероксисому и под действием аминотрансферазы передает аминогруппу на пировиноградную кислоту с образованием аланина, а сам превращается в гидроксипировиноградную кислоту. Последняя при участии НАДФН восстанавливается в глицериновую кислоту. Она переходит в хлоропласты, где включается в цикл Кальвина (рис. 17).

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

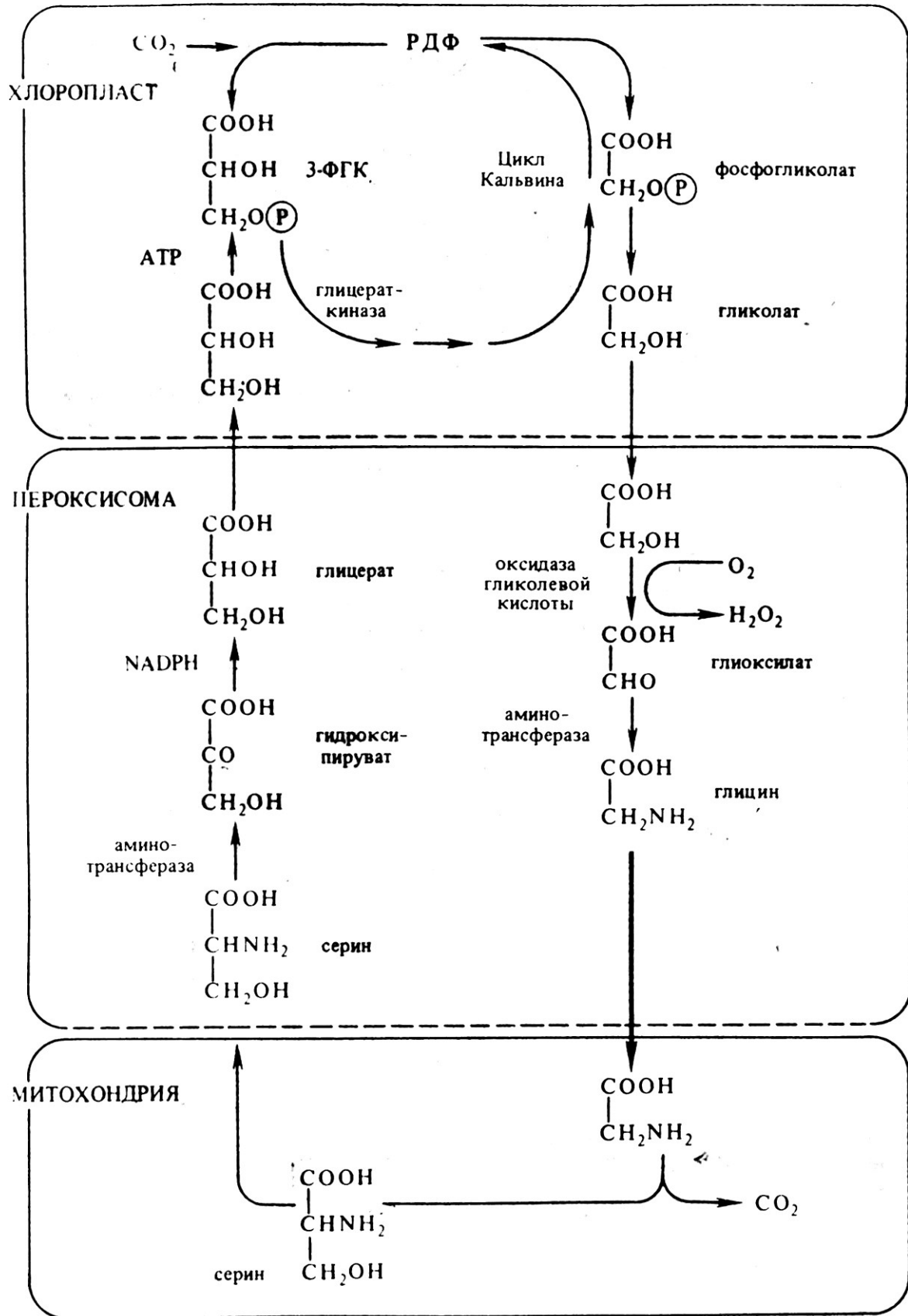


Рис. 17. Фотодыхание (по В. В. Полевому)

#### 5.4. Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез

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

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

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

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

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

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

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

**Содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе.** Повышение содержания  $\text{CO}_2$  с 0,03 % до 0,3 % вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза. Дальнейшее

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

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

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

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

## 5.5. Значение фотосинтезирующих организмов для биосферы

Выделяют пять основных аспектов планетарной роли фотосинтезирующих организмов.

**Накопление органической массы.** В процессе фотосинтеза наземные растения образуют до 170 млрд. тонн, а растения мирового океана – до 70 млрд. тонн биомассы в год в пересчете на сухое вещество, используемой гетеротрофными организмами.

**Обеспечение постоянства содержания  $\text{CO}_2$  в воздухе.** Связывание  $\text{CO}_2$  в ходе фотосинтеза в значительной мере компенсирует его выделение в результате других процессов (дыхание, брожение, деятельность вулканов, производственная деятельность человечества).

**Препятствие развитию парникового эффекта.** Часть солнечного света отражается от поверхности Земли в виде тепловых инфракрасных лучей.  $\text{CO}_2$  поглощает инфракрасное излучение и тем самым сохраняет тепло на Земле. Повышение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере может способствовать увеличению температуры, то есть создавать парниковый эффект. Это приведет к затоплению прибрежных зон из-за поднятия уровня мирового океана в результате таяния ледников в горах и на полюсах. Однако высокое содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе активизирует фотосинтез и, следовательно, концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе опять уменьшится.

**Накопление кислорода в атмосфере.** Первоначально в атмосфере Земли кислорода было очень мало. Сейчас его содержание составляет 21 % по объему воздуха. В основном, этот кислород является продуктом фотосинтеза. Ежегодно растения и другие фотосинтезирующие организмы поставляют в атмосферу примерно 120 млрд. тонн кислорода.

**Озоновый экран.** Озон ( $\text{O}_3$ ) образуется в результате фотодиссоциации молекул кислорода под действием солнечной радиации на высоте около 25 км. Озон задерживает большую часть ультрафиолетовых лучей, губительных для всего живого.

### Вопросы для самопроверки

1. В чем уникальность процесса фотосинтеза?
2. Каково значение фотосинтеза в круговороте углерода и кислорода на Земле, в жизни биосферы?
3. Какие пигменты участвуют в процессе фотосинтеза?
4. Каковы химические и оптические свойства хлорофиллов, фикобилинов, каротиноидов?
5. Хлоропласты, их ультраструктура.
6. Фотофизические процессы в фотосинтезе.
7. Происхождение кислорода при фотосинтезе.
8. Темновая и световая фазы фотосинтеза. Их локализация в структурах хлоропласта.
9. Из каких этапов складывается цикл Кальвина?
10. Охарактеризуйте анатомическую структуру листьев  $\text{C}_4$ -растений, особенности хлоропластов из клеток мезофилла и обкладки.
11. САМ-путь фотосинтеза.



12. Связь процессов фотосинтеза и дыхания.
13. Почему необходимо затрачивать энергию для поддержания жизни?
14. Что такое энергетический и конструктивный обмены?
15. Какие типы энергетического обмена вам известны?
16. Анаэробная и аэробная фазы дыхания.
17. Каковы особенности окислительного фосфорилирования: субстратного и мембранного?
18. Какое количество АТФ образуется в анаэробной и аэробной фазах дыхания?
19. Каков механизм мембранного фосфорилирования?
20. Где локализованы процессы дыхания в клетке?
21. Как устроены и зачем нужны митохондрии в клетке?
22. Различия между фотодыханием и темновым дыханием у растений.

### **Практическая работа № 6** **Получение спиртового раствора пигментов** **Фотосинтеза**

Пигментная система хлоропласта высших растений представлена двумя типами пигментов: хлорофиллами и каротиноидами. Основной функциональный пигмент хлорофилл а обнаружен у всех фотосинтезирующих организмов за исключением бактерий. У большинства наземных высших растений содержание хлорофилла а в 2,5 – 3,5 раза выше, чем содержание хлорофилла в. По химической природе хлорофиллы – сложные эфиры дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метанола и фитола. Каротиноиды – это полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов. Каротиноиды содержат 40 атомов углерода и представляют собой цепи, обладающие сопряженными двойными связями. Каротиноиды присутствуют в хлоропластах всех растений.

Цель работы: ознакомиться с методами экстракции пигментов фотосинтеза.

Материалы и оборудование: весы технические, ножницы, ступка с пестиком, воронка, насос Камовского, колба Бунзена, воронка Бюхнера, колба на 50 мл с пробкой, этанол, СаСО<sub>3</sub>, песок.

Растения: зеленые листья любых растений.

Ход работы:

Навеску листьев в 5-10 г измельчают ножницами, переносят в фарфоровую ступку, прибавляют на кончике шпателя  $\text{CaCO}_3$  (для нейтрализации кислот клеточного сока), небольшое количество кварцевого песка (для лучшего растирания) и 1-2 мл спирта. Все это тщательно и быстро растирают в ступке, постепенно добавляя (после получения гомогенной массы) спирт несколькими порциями (в целом 10-15 мл). Гомогенат вместе с осадком аккуратно по пестик у переносят на стеклянный фильтр воронки Бюхнера, установленный в колбе Бунзена. Фильтруют с помощью насоса. После окончания фильтрования пестик и стенки ступки обмывают спиртом (3-5 мл) и профильтровывают (повторить 2-3 раза). Прозрачную вытяжку пигментов количественно переносят в коническую колбу на 50 мл, обмывая стенки колбы Бунзена небольшой порцией спирта (общий расход спирта на получение вытяжки не более 50 мл).

Задание: описать порядок извлечения пигментов фотосинтеза из растительного материала.

### **Практическая работа № 7**

#### **Обнаружение фотосинтеза методом крахмальной пробы (по Ю. Саксу)**

Видимым продуктом фотосинтеза у высших растений является крахмал, который накапливается в виде зерен в хлоропластах листа. Перед опытом растения выдерживают 1 – 2 дня в темноте.

Цель работы: освоение методики демонстрационного опыта «крахмальная проба».

Материалы и оборудование: цветная бумага, ножницы, скрепки, электроплитка, химический стакан на 600 мл, водяная баня, чашка Петри, этанол, раствор Люголя.

Растения: невысокие экземпляры пеларгонии в горшках.

Ход работы:

Листья на выдержанных в темноте растениях с обеих сторон покрывают полосками цветной бумаги с вырезанными в ней различными фигурами, скрепляя их скрепками, и выставляют растения на свет на 1 час. По окончании экспозиции бумагу убирают, листья срезают, помещают на несколько минут в кипящую воду, затем переносят в стакан со спиртом, выдерживают на горячей бане до обесцвечивания тканей листа. Листья

промывают водой, раскладывают в чашке Петри и заливают раствором Люголя. Наблюдают окраску разных зон листа.

*Задание:* описать ход работы, зарисовать схему опыта и его результат.

Объяснить причину появления окраски разных зон листа.

## **Практическая работа № 8** **Определение площади листьев**

При изучении интенсивности фотосинтеза, дыхания, транспирации чаще всего получаемые величины рассчитывают на единицу листовой поверхности, поэтому возникает необходимость ее измерения.

### **Метод отпечатков**

Цель работы: определить площадь листьев разных видов растений.

Материалы и оборудование: тетрадная бумага, ножницы, весы технические.

Растения: листья пеларгонии, гибискуса, традесканции. Можно использовать листья древесных и травянистых растений.

Ход работы:

Лист растения накладывают на тетрадную бумагу, обводят контур остро отточенным карандашом, получают отпечаток листа. Вырезают бумагу по контуру листовой пластинки и взвешивают. Одновременно из такой же бумаги вырезают квадрат, например площадью 100 см<sup>2</sup> (10×10 см), и взвешивают. Площадь исследуемого листа находят по формуле  $\frac{a}{b} \cdot c$ , где  $a$  – масса контура листа, г;  $b$  – масса квадрата бумаги, г;  $c$  – площадь квадрата бумаги, см<sup>2</sup>. Данный метод прост и достаточно точен, но малопроизводителен. Кроме того, его практически нельзя использовать при исследовании гофрированных и сложных листьев.

*Задание:* описать ход работы, сравнить площадь листьев разных видов растений.

### **Метод высечек**

Цель работы: определить площадь листьев разных видов растений.

Материалы и оборудование: ножницы, весы технические, сверла.

Растения: листья пеларгонии, гибискуса, традесканции.

Ход работы:

С растений быстро срезают листья и взвешивают. Затем из каждого листа пробочным сверлом определенного диаметра выбирают несколько

высечек, объединяют их и взвешивают. Площадь исследуемого листа находят по формуле  $\frac{a-b}{c}$ , где  $a$  – общая масса сырых листьев, г;  $b$  – общая масса сырых высечек, г;  $c$  – площадь квадрата бумаги, общая площадь высечек, см<sup>2</sup>. Данный метод наиболее доступен и продуктивен, особенно ценен в полевых условиях.

## **Практическая работа № 9**

### **Влияние внешних условий на интенсивность фотосинтеза водного растения**

Для определения интенсивности фотосинтеза водных растений можно использовать метод счета пузырьков кислорода. На свету в листьях происходит процесс фотосинтеза, продуктом которого является кислород, накапливающийся в межклетниках. При срезании стебля избыток газа начинает выделяться в виде непрерывного тока пузырьков, быстрота образования которых зависит от интенсивности фотосинтеза. Данный метод не отличается большой точностью, но зато очень прост и дает наглядное представление о тесной зависимости процесса фотосинтеза от внешних условий.

Цель работы: выявить зависимость интенсивности фотосинтеза от внешних условий.

Материалы и оборудование: пробирка, стакан на 400 – 600 мл для теплового экрана, стеклянная палочка, пинцет, электрическая лампа, термометр, линейка, 0,5 % раствор NaHCO<sub>3</sub>, 1 % раствор K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>, серно-аммиачно-медная соль (4 % раствор медного купороса, насыщенный аммиаком).

Растения: элодея канадская.

Ход работы:

Выбирают здоровое растение элодеи. Под водой пинцетом обламывают веточку длиной 3–4 см с верхушечной почкой и помещают в пробирку с водой, обогащенной CO<sub>2</sub> с помощью 0,5 % раствора пищевой соды. Элодею помещают в пробирку верхушкой вниз, так, чтобы свежесрезанный кончик ветки был на 5 см ниже поверхности воды. Пробирку с веточкой помещают во внешний стакан с температурой воды 27 °С. Слой воды служит тепловым фильтром. Из свежесрезанного побега, помещенного на свет, начинают выделяться пузырьки газа – происходит фотосинтез. Если пузырьки крупные и посту-

пают редко, то нужно слегка придавить кончик среза пинцетом или слегка прижать его стеклянной палочкой к стенке пробирки. Это изменит величину пузырьков и скорость их выделения. Иногда полезно обновить срез.

**Влияние освещенности.** Веточку элодеи помещают сначала под лампу, а затем отодвигают на расстояние 5, 15, 25, 50 и 100 см. Величина освещенности при этом меняется пропорционально квадрату расстояния от лампы. Показателем интенсивности фотосинтеза служит количество пузырьков, выделяющихся за 1 минуту. Счет пузырьков повторяют трижды. Для каждого расстояния берут среднее из трех отсчетов.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин на разном расстоянии от лампы, сделать выводы.

**Влияние спектрального состава света.** Подсчитывают количество пузырьков при освещении белым светом (пробирка погружена в стакан с водой). Затем проводят наблюдения при красном экране, заменяя воду в наружном стакане раствором 1 %  $K_2Cr_2O_7$ , который пропускает красные, оранжевые и желтые лучи и не пропускает сине-фиолетовые. Определяют интенсивность фотосинтеза на синем экране, наливая в наружный стакан раствор серно-аммиачномедной соли, пропускающий голубые, синие и фиолетовые лучи, но задерживающий длинноволновую часть спектра. Все три наблюдения проводят с жидкостями одинаковой температуры и на одном расстоянии от источника света.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин при освещении длинноволновым и коротковолновым светом, сделать выводы.

**Влияние температуры.** В наружный стакан наливают воду различной температуры – 30 оС, 25 оС, 20 оС и 15 оС. Проводят отсчеты при одинаковом расстоянии от источника света.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин при воздействии на растение различных температур, сделать выводы.

## 6. БРОЖЕНИЕ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

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

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

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

### 6.1. Субстраты дыхания

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

При недостатке углеводов используются другие субстраты. Особенно это проявляется при прорастании семян, в которых запасными питательными веществами являются белки и жиры. Белки предварительно расщепляются до аминокислот. Затем аминокислоты окисляются до ацетилкоэнзима А и кетокислот, которые участвуют в цикле Кребса. Жиры гидролизуются липазой до глицерина и жирных кислот. Глицерин фосфорилируется и затем окисляется до 3-фосфоглицеринового альдегида, который включается в обмен углеводов. Жирные кислоты окисляются с образованием ацетилкоэнзима А.

## 6.2. Оксиредуктазы

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

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

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

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

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

## 6.3. Гликолитический путь

Этот путь дыхательного обмена состоит из двух фаз – анаэробной (гликолиз) и аэробной (цикл Кребса).

Реакции гликолиза идут в цитозоле и в хлоропластах. В результате гликолиза из одной молекулы глюкозы образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты и 4 молекулы АТФ (рис. 18). Поскольку макроэнергетическая связь формируется прямо на окисляемом субстрате, такой процесс образования АТФ получил название субстратного фосфорилирования. Две моле-

кулы АТФ покрывают расход на первоначальное активирование субстрата за счет фосфорилирования. Следовательно, накапливаются 2 молекулы АТФ. Кроме того, в ходе гликолиза восстанавливаются 2 молекулы НАД до НАДН, окисление которых в электронтранспортной цепи митохондрий приводит к синтезу 6 молекул АТФ. Итого образуются 8 молекул АТФ. Образовавшиеся 2 молекулы пировиноградной кислоты вступают в аэробную фазу дыхания.

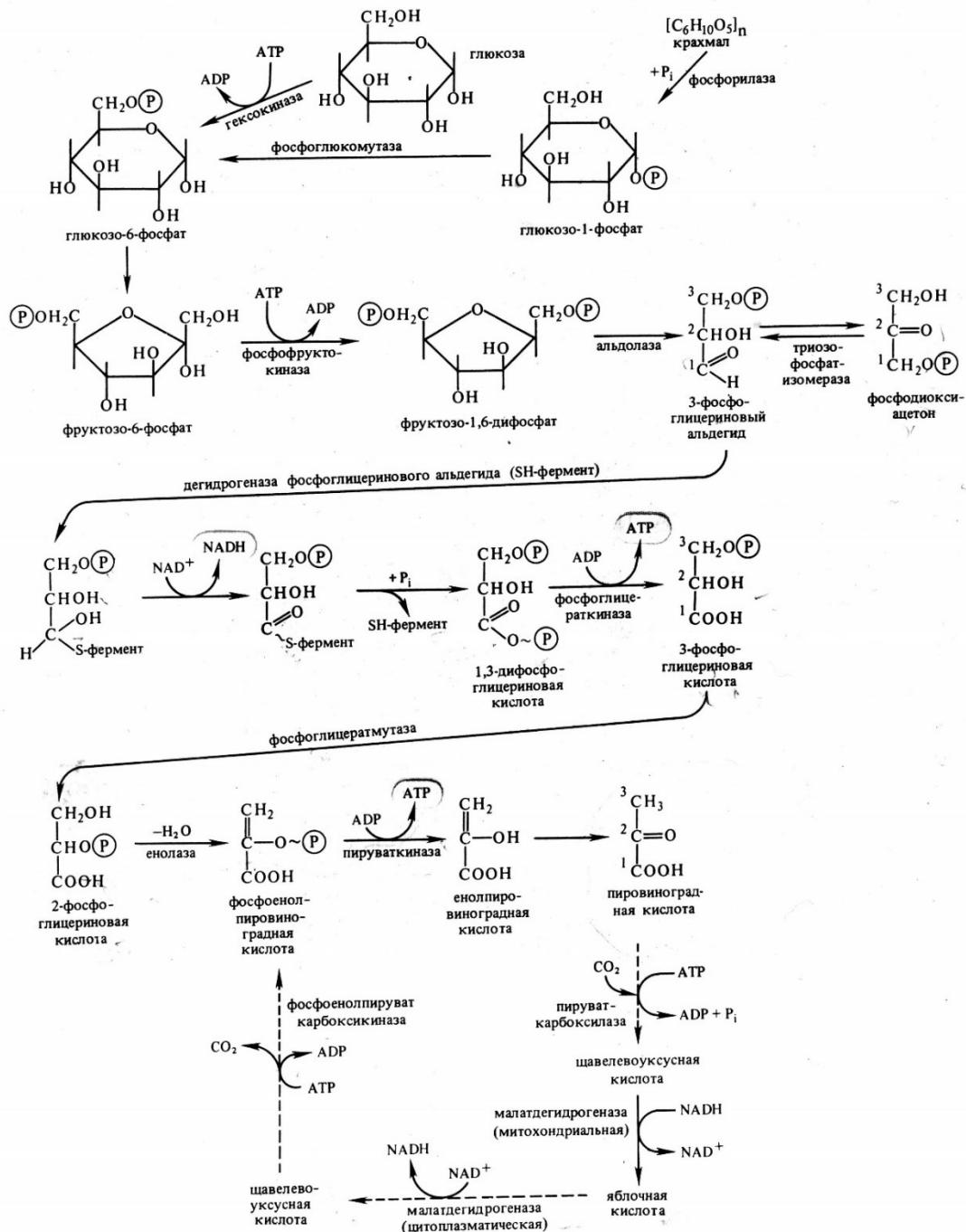


Рис. 18. Этапы гликолиза



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 (рис 19.). В этом цикле окисляется не сама пировиноградная кислота, а ее производное – ацетилкоэнзим А. Он образуется в результате окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты. Процесс этот состоит из ряда реакций и катализируется сложной мультиферментной системой, состоящей из трех ферментов и пяти коферментов, и названной пируваткарбоксилазой.

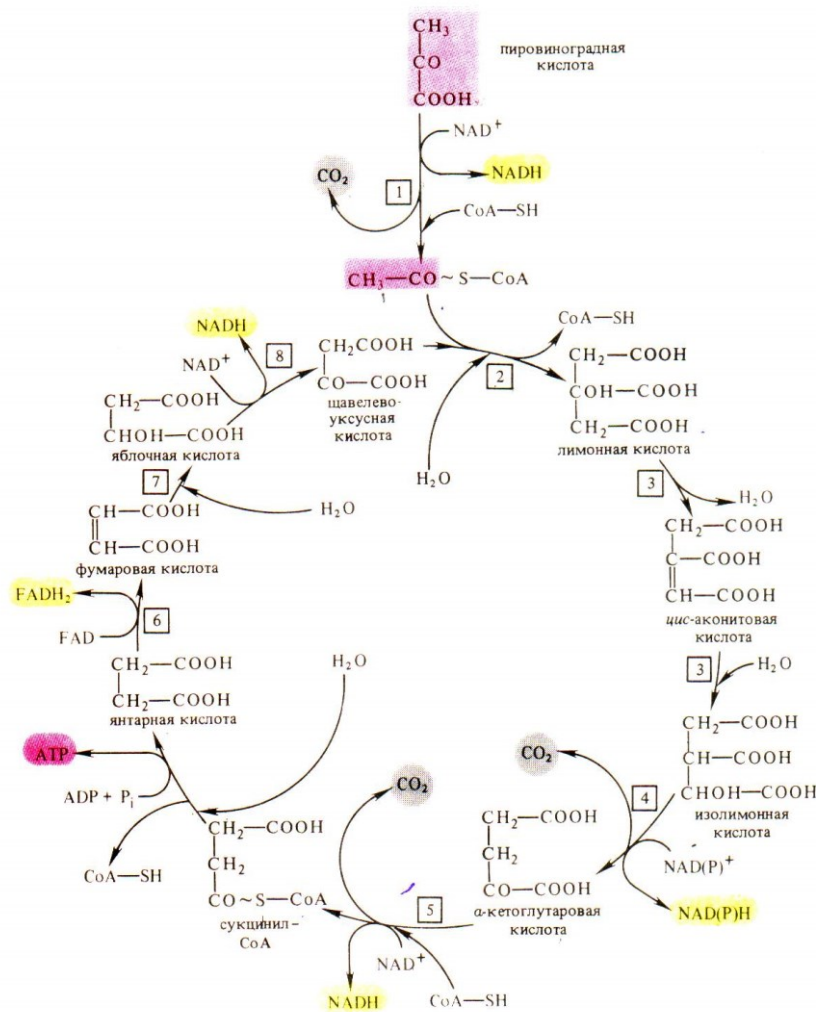


Рис. 19. Цикл Кребса (цикл ди- и трикарбоновых кислот):  
 1 – мультиэнзимный комплекс окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты, 2 – цитратсинтаза, 3 – аконитатгидратаза, 4 – изоцитратдегидрогеназа, 5 – мультиэнзимный комплекс окислительного декарбоксилирования  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты, 6 – сукцинатдегидрогеназа, 7 – фумаратгидратаза, 8 – малатдегидрогеназа (по В. В. Полевому)

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

Он является модификацией цикла Кребса и локализован не в митохондриях, а в глиоксисомах. В этих органеллах образуется изолимонная кислота, как и в цикле Кребса. Затем она под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксильную и янтарную кислоты. Глиоксильная кислота реагирует со второй молекулой ацетилкоэнзима А с образованием яблочной кислоты, которая затем окисляется до щавелевоуксусной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и превращается в щавелевоуксусную кислоту (рис. 20).

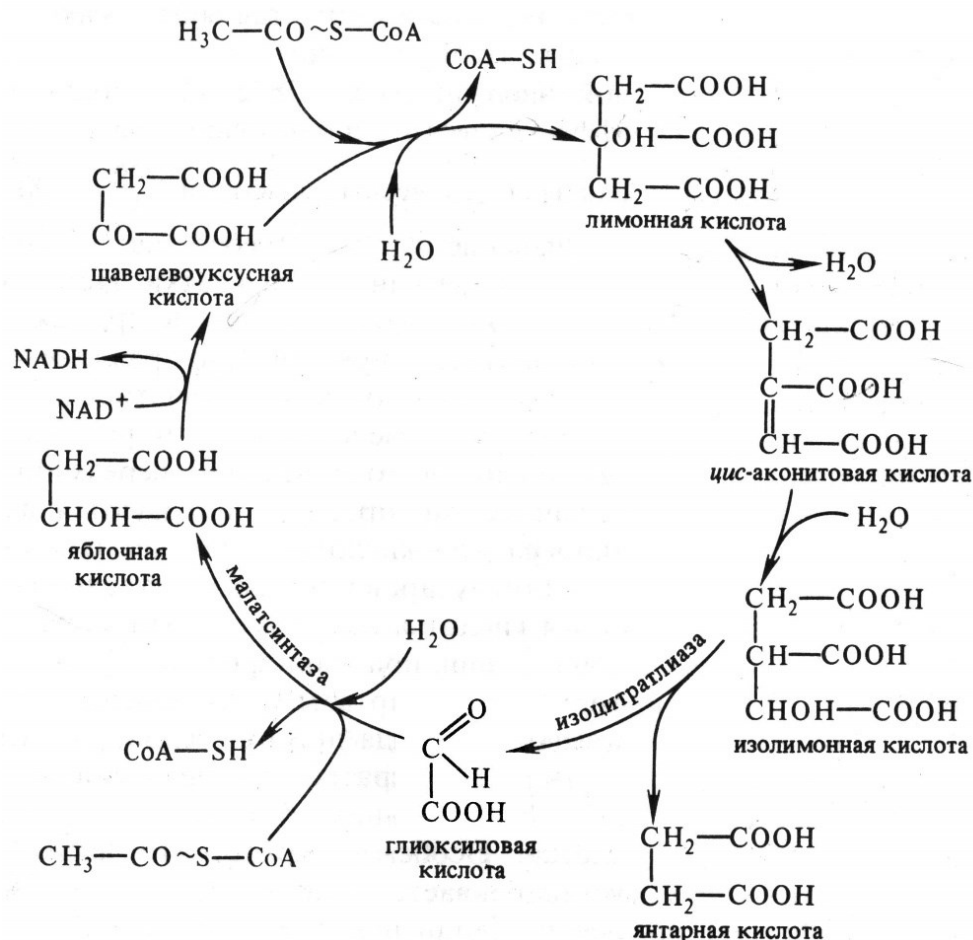


Рис. 20. Схема глиоксильного цикла (по В. В. Полевому)

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

#### **6.4. Аптомиический путь**

Аптомиический путь катаболизма гексоз (пентозофосфатный путь окисления глюкозы, гексозомонофосфатный цикл, пентозный шунт) происходит в цитоплазме и при отсутствии света в хлоропластах. Глюкоза фосфорилируется при участии гексокиназы до глюкозо-6-фосфата. Он окисляется глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой. При этом образуются восстановленный НАДФН и лактон фосфоглюконовой кислоты. Лактон произвольно или при участии глюконолактозы гидролизуется до 6-фосфоглюконовой кислоты. Она под действием фосфоглюконатдегидрогеназы с коферментом НАДФ декарбоксилируется с образованием восстановленного НАДФН и пятиуглеродного сахара рибулозо-5-фосфата. Отсюда и название аптомиический путь (аптомия – усекновение). Последующие реакции представляют цикл регенерации исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Для прохождения полного цикла необходимы три молекулы глюкозо-6-фосфата. Как видно из рис. 6.4, из 6 молекул глюкозо-6-фосфата образуются 6 молекул  $\text{CO}_2$  и 6 молекул рибулозо-5-фосфата, из которых восстанавливается 5 молекул глюкозо-6-фосфата. При этом также образуется 12 молекул НАДФН, которые при окислении в дыхательной электронтранспортной цепи могут дать 36 молекул АТФ, что не уступает энергетическому выходу гликолитического пути. Продукты аптомиического пути также участвуют в обмене веществ.

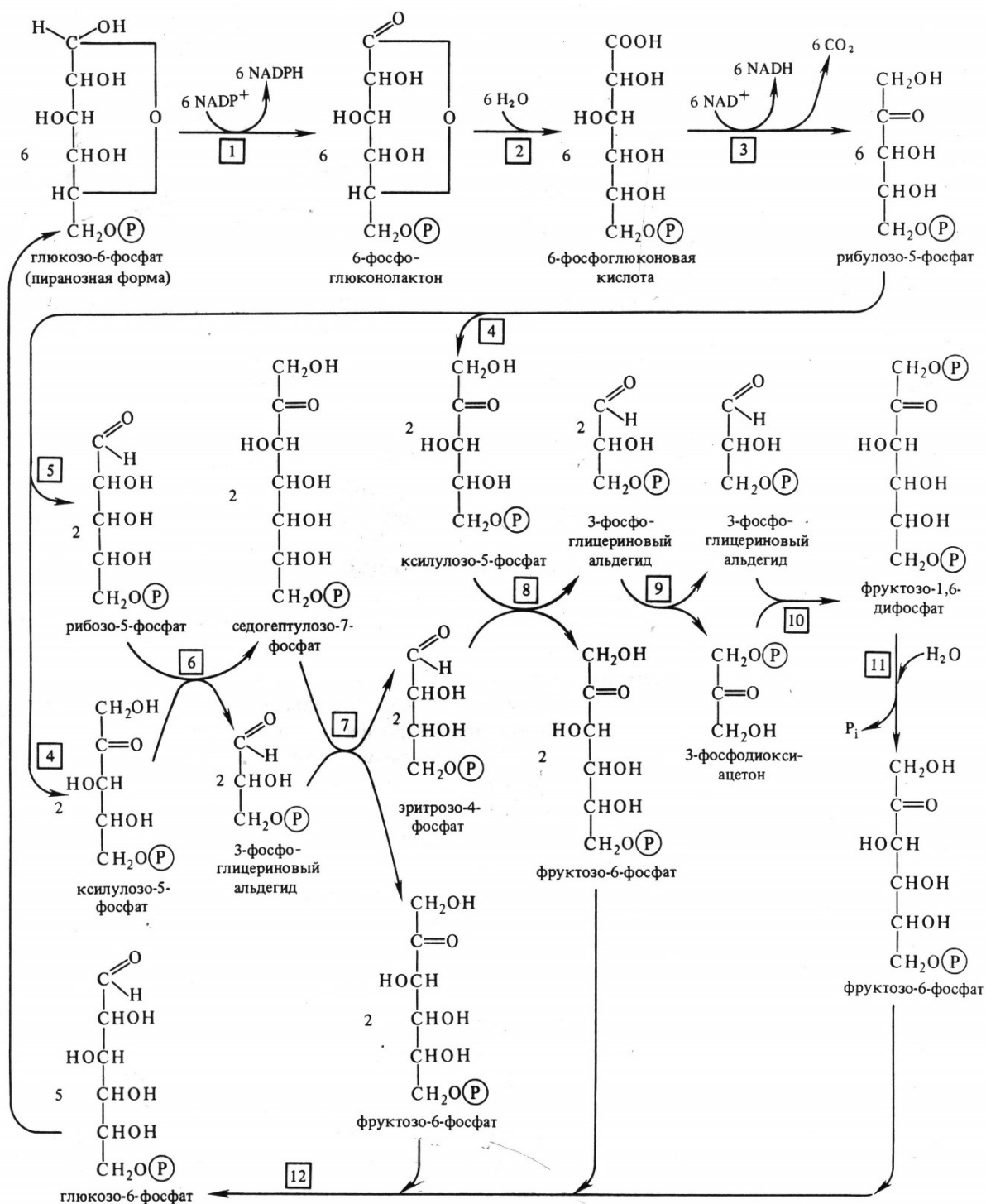


Рис. 21. Пентозофосфатный цикл: 1 – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 2 – глюконолактоназа, 3 – фосфоглюконатдегидрогеназа (декарбоксилирующая), 4 – фосфопентозэпимераза, 5 – фосфопентоизомераза, 6 – транскетолаза, 7 – трансальдолаза, 8 – транскетолаза, 9 – триозофосфатизомераза, 10 – альдолаза, 11 – фосфатаза, 12 – гексозофосфатизомераза (по В. В. Полевому)

## 6.5. Прямое окисление сахаров

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

## 6.6. Дыхательная электронтранспортная цепь и окислительное фосфорилирование

Дыхательная электронтранспортная цепь состоит из переносчиков электронов, которые передают электроны от субстратов на кислород. Расположение переносчиков определяется величиной их окислительно-восстановительного потенциала. Цепь начинается с НАДН, имеющего потенциал  $-0,32$  В, и кончается кислородом с потенциалом  $+0,82$  В. Переносчики расположены по обеим сторонам внутренней мембраны митохондрий и пересекают ее. На внутренней стороне мембраны, расположенной к матриксу митохондрии, два протона и два электрона от НАДН переходят на флавинмоноклеотид и железосерные белки. Флавинмоноклеотид, получив протоны, восстанавливается и переносит их на внешнюю сторону мембраны, где отдает протоны в межмембранное пространство. Железосерные белки, находящиеся внутри мембраны, передают электроны от НАДН окисленному убихинону  $Q$ . Он, присоединив еще два протона, диффундирует в мембране к цитохромам. Цитохром  $b_{560}$  отдает два электрона убихинону, который, присоединив еще два протона из матрикса, передает два электрона цитохрому  $b_{556}$  и два электрона цитохрому  $c_1$ , а протоны выходят в межмембранное пространство. На наружной стороне мембраны цитохром  $c$ , получив два электрона от цитохрома  $c_1$ , передает их цитохрому  $a$ , который переносит их через мембрану на цитохром  $a_3$ . Цитохром  $a_3$ , связывая кислород, отдает ему электроны. Кислород присоединяет два протона с образованием воды (рис. 22).

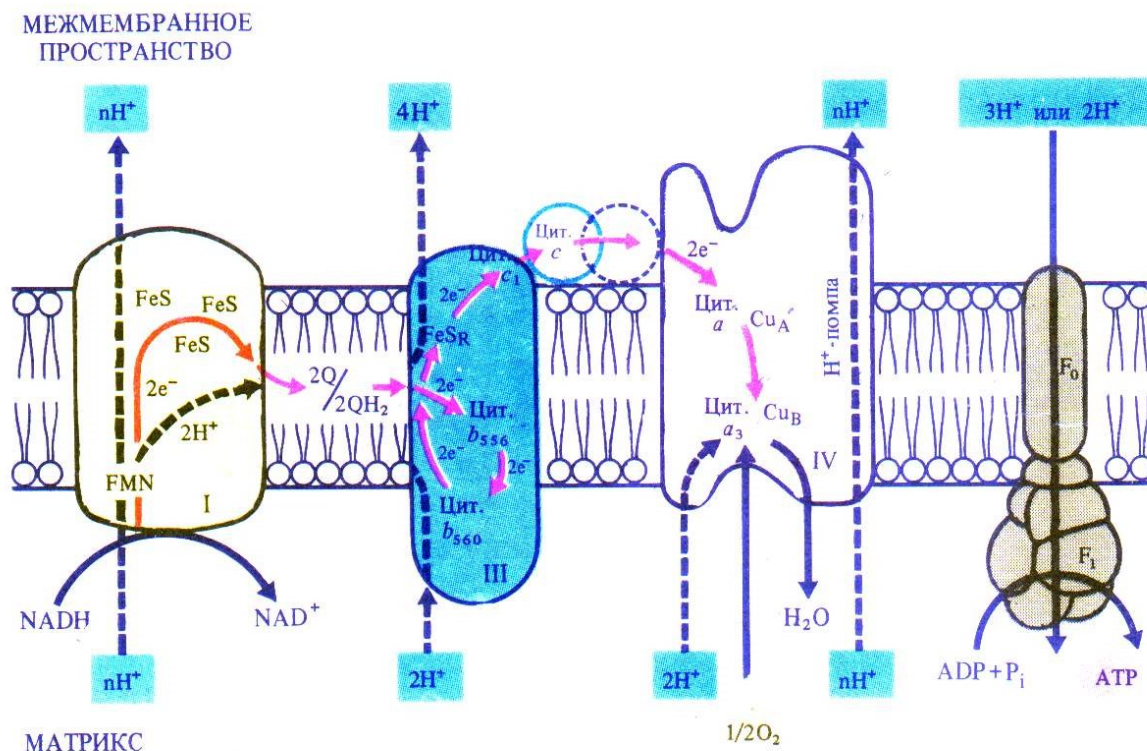


Рис. 22. Локализация электрон- и протонтранспортных реакций во внутренней мембране митохондрий (по В. В. Полевому)

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

## 6.7. Влияние внешних и внутренних факторов на дыхание

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

**Кислород** необходим для осуществления дыхания, так как он является конечным акцептором электронов в дыхательной электронтранспортной цепи. Увеличение содержания кислорода в воздухе до 8-10 % сопровождается повышением интенсивности дыхания. Дальнейшее увеличение

концентрации кислорода существенно не влияет на дыхание. Однако в атмосфере чистого кислорода дыхание растений снижается, а при длительном его действии растение погибает. Гибель растения обусловлена усилением в клетках свободнорадикальных реакций и повреждением мембран вследствие окисления их липидов.

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

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

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

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

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

**Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе.** У светолюбивых растений более высокая интенсивность дыхания по сравнению с теневыносливыми. Растения северных широт дышат более интенсивно, чем южные, особенно при пониженной температуре. Наиболее высока интенсив-

ность дыхания у молодых активно растущих тканей и органов. После окончания роста дыхание листьев снижается до уровня, равного половине максимального и затем долго не меняется. При пожелтении листьев и в период, предшествующий полному созреванию плодов, у этих органов наблюдается активация синтеза этилена с последующим кратковременным усилением дыхания, которое называют климактерическим подъемом дыхания. Этилен увеличивает проницаемость мембран и гидролиз белков, что приводит к повышению содержания субстратов дыхания. Однако это дыхание не сопровождается образованием АТФ.

### **6.8. Взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена**

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

### **Вопросы для самопроверки**

1. Что такое дыхание, какое значение оно имеет для растения?
2. Какова роль дегидрогеназ в растении?
3. Какие вещества являются конечными продуктами гликолиза?
4. Какое вещество включается в цикл Кребса?
5. Какое значение для клетки имеет пентозофосфатный окислительный цикл?



6. Из каких компонентов состоит дыхательная цепь?
7. Что такое субстратное фосфорилирование?
8. Что такое окислительное фосфорилирование?
9. Чем отличается дыхательный коэффициент от коэффициента эффективности дыхания?
10. Каким образом осуществляется регулирование дыхания в растении?
11. Как влияет температура на интенсивность дыхания?
12. Каким образом можно измерить интенсивность процесса дыхания?
13. Как влияет концентрация кислорода на интенсивность дыхания?
14. Что является терминальным акцептором электронов в ЭТЦ?
15. Какое вещество входит в цикл Кребса, соединяясь с ЩУК?

## **7. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ**

### **7.1. Гетеротрофный способ питания растений**

К гетеротрофам относят всех животных, грибы и большинство бактерий. Среди растений также имеются факультативные или облигатные гетеротрофы, получающие органическую пищу из внешней среды – сапрофиты, паразиты и насекомоядные растения. Сапрофиты (сапротрофы) питаются органическими веществами разлагающихся остатков растений и животных, паразиты – органическими веществами живых организмов. Насекомоядные растения способны улавливать и переваривать мелких беспозвоночных. Однако в жизни всех растений есть периоды, когда они питаются только за счет запасенных ранее органических веществ. К таким периодам относят прорастание семян, органов вегетативного размножения (клубней, луковиц и др), рост побегов из корневищ, развитие почек и цветков. Все ткани и органы растения гетеротрофно питаются в темноте (выращивание изолированных тканей без света на органоминеральной среде).

Таким образом, гетеротрофное питание клеток и тканей становится обычным, как и фотосинтез.

Гетеротрофный способ питания – усвоение, как низкомолекулярных органических соединений, так и высокомолекулярных (белков, жиров, углеводов), но они должны пройти обработку – пищеварение. У растений различают 3 типа пищеварения: внутриклеточное - в цитоплазме, вакуолях,

пластидах, белковых телах, сферосомах; мембранное, осуществляется ферментами клеточных мембран; внеклеточное - ферменты, образующиеся в специальных клетках, выделяются в наружную среду и действуют вне клеток.

Механизмы сапрофитного питания растений и грибов сходны. В плазмолемме гиф грибов функционирует  $H^+$ -помпа (водородная помпа), с помощью которой в окружающую среду выделяются кислые гидролазы. Это приводит к гидролизу сложных органических соединений, которые затем всасываются грибом. Механизм всасывания также связан с работой  $H^+$ -помпы в плазмолемме. При закислении наружной примембранной зоны снижается диссоциация органических кислот и они проникают в клетки в виде нейтральных молекул. Этот способ распространен у водорослей (диатомовые водоросли, живущие на глубине, куда не проникает свет, питаются органическими веществами из окружающей среды). При большом количестве растворимых органических веществ в водоемах к гетеротрофному питанию переходят хлорококковые, эвгленовые и др водоросли.

У покрытосеменных растений сапрофитный способ питания встречается редко. Эти растения не имеют или имеют мало хлорофилла и не способны к фотосинтезу. Для построения своего тела они используют гниющие остатки растений и животных. *Gidiophytum formicarium* – полукустарник, стебель которого образует крупный клубень, пронизанный многочисленными ходами, в которых поселяются муравьи. Растение использует в пищу продукты жизнедеятельности муравьев. Меченые личинки мух были переварены растением через месяц.

Некоторые виды образуют симбиоз с грибами – это микотрофные растения. На ранних этапах все орхидные вступают в симбиоз с грибами, так как запасных питательных веществ в их семенах недостаточно для роста зародыша. Гифы грибов проникают в семена и поставляют зародышу органические и минеральные вещества. У взрослых орхидей гифы грибов внедряются в периферическую зону корней, но дальше проникнуть не могут. Их дальнейшему росту препятствует фунгистатическое действие клеток глубинных тканей корня, а также слой довольно больших клеток с крупными ядрами, похожих на фагоциты. Эти клетки способны переваривать гифы грибов и усваивать освобождающиеся органические вещества. У подбельника (*Monotropa*), тоже симбиоз с грибом. Причем во многих случаях эти симбиотические отношения можно рассматривать как форму паразитизма, Когда клетки растений переваривают гифы гриба, проникшие в

клетки корня. Таким образом, сапрофитом является гриб, а высшее растение паразитирует на нем. Гифы гриба могут соединять корень подбельника с корнями дерева, и тогда подбельник становится паразитом, получающим органические вещества от другого растения.

Микориза большинством растений используется главным образом для увеличения поглощения воды и минеральных солей.

Микоризный гриб может выступать как паразит. Гифы гриба образуют выросты-гаустории, плотно прилегающие или проникающие в корень. Они высасывают питательные вещества (прежде всего углеводы) из растения.

Высшие растения-паразиты - это высокоспециализированные однолетники или многолетники с редуцированными или полностью утраченными в ходе эволюции листьями и корнями. Имеются виды, совершенно лишенные хлорофилла и не способные к фотосинтезу. Заразиха паразитирующая на корнях культурных растений. Ее семена прорастают лишь под влиянием корневых выделений растения-хозяина. Как только кончик зародышевого корня проростка соприкоснется с корнем хозяина, он преобразуется в гаусторию (присоску), начинающую выделять гидролазы, растворяющие клеточные стенки, и активно внедряющуюся в корень. Заразиха поглощает большое количество азотистых веществ, углеводов и минеральных элементов, особенно фосфора, а также воды из корней растений-хозяев.

У вьющегося паразитного травянистого растения повилики нитевидные стебли с редуцированными листьями-чешуйками обвиваются вокруг стеблей растений-хозяев и присасываются к ним с помощью гаусторий. Гаустории повилики - преобразованные придаточные корни, принимающие форму диска. Клетки из центральной части диска внедряется в коровую паренхиму растения-хозяина и достигает центрального цилиндра, откуда повилика получает воду, органические вещества и минеральные элементы. Проростки повилики, совершая ростовые вращательные движения, находят растение-хозяина, реагируя на градиент влажности и выделяемые им вещества.

Раффлезия питается соками корней тропических лиан. В тело хозяина она внедряется с помощью гаусторий, выделяющих ферменты, разрушающие клеточные стенки. Всю свою жизнь раффлезия проводит в теле хозяина - под землей. Лишь ее цветки (диаметр 1,5 м, красного цвета с запахом гниющего мяса) появляются на поверхности почвы.

Паразиты поглощают из тела хозяина в основном сахарозу, глутаминовую и аспарагиновую кислоты и их амиды.

В настоящее время известно свыше 400 видов покрытосеменных насекомоядных растений. Они ловят мелких насекомых и другие организмы, переваривают и используют как дополнительный источник питания. Большинство из них встречается на бедных азотом болотистых почвах, есть эпифитные и водные формы. Листья насекомоядных растений трансформированы в специальные ловушки, выполняющие и функцию фотосинтеза. По способу ее ловли растения делят на две группы:

1) Пассивная ловля, добыча а) прилипает к листьям, желёзки которых выделяют липкую слизь, содержащую кислые полисахариды (библис, росолист), или б) попадает в специальные ловушки в виде кувшинов, урн, трубочек, окрашенных в яркие цвета и выделяющие сладкий ароматный секрет (саррацения, дарлингтония).

2) Активный захват насекомых а) приклеивание добычи липкой слизью и обволакивание ее листом или волосками (жирянка, росянка), б) ловля по принципу капкана - с захлопыванием ловчих листьев над добычей (альдрованда, венерина мухоловка), в) ловчие пузырьки, в которые насекомые втягиваются с водой благодаря поддерживаемому в них вакууму (пузырчатка).

Общим для всех ловчих приспособлений является привлечение насекомых с помощью полисахаридных слизей или ароматного секрета (нектара), выделяемых или самими ловчими аппаратами, или желёзками вблизи от ловушки. Быстрые движения ловчих органов осуществляются путем изменений в них тургора в ответ на раздражение чувствительных волосков, вызванное движениями насекомого.

Пищеварение. Попавшее в ловушку насекомое переваривается под действием секрета многочисленных железок. Некоторые насекомоядные парализуют добычу алкалоидами, содержащимися в выделяемой слизи (росянка выделяет алкалоид конитин, парализующий насекомое). Липкая слизь содержит много кислых полисахаридов, состоящих из ксилозы, маннозы, галактозы и глюкуроновой кислоты, органические кислоты и ряд гидролаз, активных в кислой среде. Кислые слизистые выделения, азот- и фосфорсодержащие продукты распада стимулируют работу желёзок, выделяющих кислоты (муравьиную, бензойную), а также протеазы и ряд других гидролаз. Довольно подробно изучена протеолитическая активность

секрета у мухоловки. Секреторные клетки имеют хорошо развитый ЭР и аппарат Гольджи, которые продуцируют большое количество секрета.

Всасывание продуктов распада осуществляется теми же желёзками, соединенными с проводящей системой (через 5 минут). Доминирующая роль в транспорте продуктов пищеварения принадлежит симпласту. Таким образом, процесс пищеварения у насекомоядных растений осуществляется принципиально так же, как в желудке животных. В том и другом случае секретятся кислоты (НСІ — в желудке, муравьиная кислота - у насекомоядных растений). Кислая реакция пищеварительного сока уже сама по себе способствует перевариванию животной пищи. На принципиальное сходство процесса кислого внеклеточного пищеварения у животных и растений впервые указал Дарвин в книге «Насекомоядные растения».

В настоящее время известно, что закисление среды в желудке животных осуществляется в результате функционирования  $H^+$ -помпы в плазмалемме клеток слизистой желудка.

Многие насекомоядные растения живут на почвах, бедных минеральными элементами. Их кор-невая система слабо развита, нет микоризы, поэтому усвоение минеральных элементов из пойманной добычи имеет для них большое значение. Из тела жертвы насекомоядные растения получают азот, фосфор, калий, серу. Углерод, содержащийся в аминокислотах и других продуктах распада, также участвует в метаболизме насекомоядных растений. (Еще Дарвин показал, что если растения росянки подкармливать кусочками мяса, то через три месяца они значительно превосходят контрольные растения по ряду показателей, особенно репродуктивных. Установлено, что растения пузырчатки зацветают только после получения животной пищи).

## 7.2. Транспорт веществ по растению

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

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

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

Ассимиляты из клеток листьев поступают во флоэму, состоящую из нескольких типов клеток. В ситовидных трубках флоэмы плазмалемма окружает протопласт, содержащий небольшое число митохондрий и пластид, а также агранулярный эндоплазматический ретикулум. Тонoplast разрушен. Зрелая ситовидная трубка лишена ядра. Поперечные клеточные стенки – ситовидные пластинки – имеют перфорации, выстланные плазмалеммой и заполненные полисахаридом каллозой и фибриллами актиноподобного Ф-белка, которые ориентированы продольно. Ситовидные трубки связаны с клетками-спутниками плазмодесмами. Клетки-спутники (сопровождающие клетки) – это небольшие вытянутые вдоль ситовидных клеток паренхимные клетки с крупными ядрами, цитоплазмой, с большим количеством рибосом, других органелл и, особенно, митохондрий. Число плазмодесм в этих клетках в 3-10 раз больше, чем в стенках соседних мезофильных клеток. В клеточных стенках клеток-спутников много инвагинаций, выстланных плазмалеммой, что значительно увеличивает ее поверхность. Самые мелкие проводящие пучки включают один-два ксилемных сосуда и одну ситовидную трубку с сопровождающей клеткой. У многих С<sub>4</sub>-растений проводящие элементы листа окружены плотно сомкнутыми клетками обкладки, отделяющими пучки от мезофилла и от межклетников. Проводящая система листа представлена проводящими пучками, которые объединены в жилки разных размеров. Жилки расположены по листу так, чтобы обеспечить равномерный сбор ассимилятов по всей площади листа. Транспорт ассимилятов в листе строго ориентирован: ассимиляты передвигаются из каждой микрзоны клеток мезофилла радиусом 70-130 мкм в

сторону ближайшего к ней малого пучка и далее по клеткам флоэмы в более крупную жилку.

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

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

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

ситовидных пластинок обладают сократительными свойствами и периодическими сокращениями способствуют передвижению жидкости по флоэме.

Разгрузка флоэмы происходит из-за высокого гидростатического давления в ситовидных трубках и аттрагирующей (притягивающей) способности органа-акцептора. Его аттрагирующая способность зависит от интенсивности роста органа, в ходе которого используются транспортируемые ассимиляты и тем самым снижается их концентрация в клетке. Следовательно, возникает градиент концентрации между элементом проводящей системы и клеткой акцептора. Интенсивность роста контролируется балансом регуляторов роста. В плазмалемме клеток акцептора функционирует протонная помпа, которая воздействует на ситовидные трубки и клетки-спутники, закисляя апопласт и тем самым способствует отдаче ими ионов калия и сахарозы в клеточные стенки. Затем сахароза поглощается клетками акцептора с участием мембранных переносчиков в симпорте с протонами, а ионы калия – по электрическому градиенту.

### **7.3. Выделение веществ у растений**

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

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

1. Мерокриновая может быть двух разновидностей: а) эккриновая (мономолекулярная) через мембраны, которая осуществляется переносчиками или ионными насосами, б) гранулокриновая – выделение веществ в везикулах (мембранных пузырьках, секрет которых освобождается наружу при взаимодействии везикул с плазмалеммой или переходит в вакуоль. Везикулы образуются в аппарате Гольджи.



2. Апокриновая – когда вместе с секретом выделяется часть цитоплазмы, например, вместе с отрывом головок у солевых волосков галофитов.

3. Голокриновая – когда вся клетка превращается в секрет, например, секрция слизи клетками корневого чехлика.

Процесс секрции у растений осуществляется специализированными клетками и тканями. К наружным секреторным структурам относятся железистые волоски (трихомы), железки, нектарники, осмофоры (железки, расположенные в цветках и вырабатывающие эфирные масла, от которых зависит аромат цветков) и гидатоды. Примером внутренних секреторных структур могут быть идиобласты – одиночные клетки, служащие для отложения каких-либо веществ. Кроме того, к секрции способна каждая растительная клетка, формирующая свою клеточную стенку.

Выделительные ткани представлены различными образованиями (чаще многоклеточными, реже одноклеточными), выделяющими из растения или изолирующими в его тканях продукты обмена веществ либо воду. У растений различают выделительные ткани внутренней и наружной секрции.

Выделительные ткани растений имеют ряд особенностей.

1. Элементы выделительных тканей, в отличие от уже изученных, не имеют определенной локализации в растениях, а располагаются диффузно среди других клеток и тканей.

2. Элементы выделительных тканей по своей структуре очень разнообразны: отдельные выделительные клетки, волоски, клетки-идиобласты, одноклеточные и многоклеточные вместилища и др.

3. Для выделительных тканей характерно разнообразие выделяемых и накапливаемых веществ не только в разных вместилищах, но и в одном и том же. Причем выделяемыми продуктами могут быть не только органические соединения, но также и минеральные соли, и вода.

4. Выделительные структуры имеют различное происхождение. Они могут формироваться из протодермы — меристемы, образующей эпидерму, из прокамбия и камбия и т. д. При этом выделительные элементы обычно дифференцируются раньше других постоянных тканей.

5. Клетки выделительных тканей, как правило, имеют тонкие целлюлозные оболочки с немногочисленными плазмодесмами. Они заполнены цитоплазмой с крупным ядром, из пластид содержатся обычно лейкопла-

сты, имеются митохондрии. Развитие остальных органелл зависит от типа синтезируемых для выделения или отложения веществ.

6. Выход веществ из секреторных клеток во внешнюю среду или в полость вместилищ происходит разными путями. Если секретируемые соединения низкомолекулярны, то они могут транспортироваться через плазмалемму путем пассивной диффузии или активно с затратой энергии. Вещества могут также выделяться с помощью пузырьков Гольджи. Далее секреторные вещества проходят через клеточную оболочку. В случае наружной секреции они накапливаются под кутикулой и выходят наружу через специальные каналцы или после ее разрушения.

Выделительные ткани принято делить на две группы: внешние, или экзогенные, и внутренние, или эндогенные. Первые выделяют вещества во внешнюю среду, вторые накапливают их внутри растения в клетках и вместилищах.

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

Железки отличаются от волосков отсутствием ножки или очень короткой ножкой и всегда многоклеточной головкой.

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

Примером железистых эмергенцев являются жгучие волоски крапивы. Они имеют расширенное многоклеточное основание и крупную конечную клетку с маленькой, закругленной, легко обламывающейся головкой.

Стенки клетки пропитаны кремнеземом, и острые края после обламывания головки ранят кожу, впрыскивая ядовитый секрет подобно шприцу.

Нектарники выделяют нектар, представляющий собой водный раствор сахаров с примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Они обычно образуются на частях цветка, но могут встречаться и на других надземных органах растения. Нектар служит пищей для насекомых, некоторых птиц и других животных, являющихся агентами перекрестного опыления растений.

Осмофоры выделяют летучие эфирные масла, обуславливающие аромат цветка.

Гидатоды выделяют капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли. Этот процесс называется гуттация. Гуттация характерна для растений, живущих при высокой влажности атмосферы, и для проростков с еще несформированной испаряющей листовой поверхностью.

Пищеварительные железки насекомоядных растений (росянка, венерина мухоловка) выделяют жидкость, содержащую пищеварительные ферменты и кислые полисахариды. Они служат для улавливания и переваривания мелких насекомых, являющихся для этих растений дополнительным источником азота.

Внутренние выделительные структуры выделяют и накапливают вещества, остающиеся внутри растения.

Выделительные (секреторные) клетки накапливают различные вещества: эфирное масло, слизи, дубильные вещества, кристаллы кальция оксалата и др. Это могут быть отдельные клетки, рассеянные среди других тканей в качестве идиобластов, например клетки с кристаллическим песком кальция оксалата в мезофилле листа красавки, клетки с эфирным маслом в корневище айры, или они могут образовывать слои.

Секреторные вместилища (вместилища выделений) представляют собой полости внутри тела растения, заполненные секретом. Они очень разнообразны по форме и происхождению. Схизогенные вместилища образуются вследствие расхождения клеток и формирования крупного межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками, которые образуют вещества, заполняющие полость вместилища (рис. 3.17). Схизогенные вместилища могут представлять собой длинные вытянутые каналы,

образующие связную систему в теле растения (смоляные ходы хвойных, эфирномасличные каналы зонтичных, аралиевых). Встречаются и короткие вместилища схизогенного происхождения (эфирномасличные вместилища в листьях эвкалипта, слизевые вместилища).

Лизигенные вместилища образуются в результате растворения группы клеток после накопления ими веществ (эфирномасличные вместилища в околоплоднике цитрусовых).

Часто встречаются вместилища смешанного происхождения – схизолизигенные.

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

### **Вопросы для самопроверки**

1. Какие 3 типа пищеварения различают у растений.
2. В чем заключается механизм сапротрофного питания растений.
3. Симбиоз у растений. Растения-паразиты.
4. Насекомоядные растения, способы ловли насекомых.
5. Особенности выделительных тканей растений.
6. Типы секреции веществ у растений

## 8. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

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

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

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

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

### 8.1. Особенности роста клеток

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

**Фаза растяжения.** Прекратившие деление клетки переходят к росту растяжением. Под действием ауксина активируется транспорт протонов в клеточную стенку, она разрыхляется, ее упругость повышается и становится возможным дополнительное поступление воды в клетку. Происходит рост клеточной стенки из-за включения в ее состав пектиновых веществ и целлюлозы. Пектиновые вещества образуются из галактуроновой кислоты

в везикулах аппарата Гольджи. Везикулы подходят к плазмалемме и их мембраны сливаются с ней, а содержимое включается в клеточную стенку. Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы. Увеличение размеров растущей клетки происходит за счет образования большой центральной вакуоли и формирования органелл цитоплазмы.

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

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

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

**Старение и смерть клетки.** При старении клеток происходит ослабление синте-тических и усиление гидролитических процессов. В органеллах и цитоплазме образуются автофагические вакуоли, разрушаются хлорофилл и хлоропласты, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, ядрышко, набухают митохондрии, в них снижается число крист, вакуолизируется ядро. Гибель клетки становится необратимой после разрушения клеточных мембран, в том числе и тонопласта, выхода содержимого вакуоли и лизосом в цитоплазму.

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

## 8.2. Этапы онтогенеза высших растений

Все растения делят на монокарпические (плодоносящие один раз) и поликарпические (плодоносящие многократно). К монокарпическим отно-

сятся все однолетние растения, некоторые двулетние и многолетние. Большинство многолетних растений поликарпические.

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

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

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

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

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

У большинства растений наибольшей чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что закончившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода играет фитохром. Показано участие в переходе к

цветению стимулятора роста гиббереллина. В условиях неблагоприятного фотопериода в листья обнаруживаются ингибиторы цветения.

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

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

Плод развивается из завязи цветка и, как правило, содержит семена. Плоды могут формироваться без оплодотворения и образования семян. Это явление называют партенокарпией. Образование партенокарпических (бессемянных) плодов может происходить при обработке растений ауксинами и гиббереллинами. Однако обычно цветки без опыления и оплодотворения опадают.

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



### 8.3. Дифференцировка и рост растений

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

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

Полярзация биологических структур – это ориентация процессов и структур в пространстве, то есть физиолого-биохимические и анатомо-морфологические свойства изменяются в определенном направлении. Полярзация вызывается градиентами осмотического давления, рН, концентрации кислорода, углекислого газа, гормональными, электрическими и трофическими контактами с соседними клетками, механическим давлением. В результате в клетках реализуются именно те потенциалы, которые соответствуют окружающим условиям («эффект положения»). У растительных клеток найдены рецепторы фитогормонов, позволяющие клеткам оценивать их состав и количество в окружающей среде. При культивировании клеток в искусственной среде установлен «эффект массы». Единичная изолированная клетка редко переходит к делению. Чем гуще суспензия клеток, тем большее их число начинает делиться. Для дифференциации боль-

шое значение имеет наличие в клеточной стенке белков лектинов, участвующих в узнавании и взаимодействии клеток.

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

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

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

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

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

#### **8.4. Регенерация у растений**

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

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

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

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

1. Регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток:

а) заживление ран.

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

б) органогенез, связанный с образованием каллуса.

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

в) соматический эмбриогенез.

На раневой поверхности образуется каллус. Из отдельных клеток каллуса, начинающих делиться, формируются соматические зародыши

(эмбриониды), из которых при определенных условиях развивается целый организм.

г) восстановление частей без образования каллуса.

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

2). Регенерация на уровне меристем:

а) восстановление апикальных меристем.

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

б) органогенез из предрасположенных зачатков.

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

## 8.5. Влияние факторов внешней среды на рост растений

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

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

**Температура.** Различают три основные температурные точки: минимальная температура, при которой начинается рост, оптимальная – наиболее благоприятная для роста и максимальная, при которой рост прекращается. В зависимости от приспособленности к температурному режиму различают теплолюбивые (минимальная температура выше 10°C, опти-

мальная 30-40°C) и холодостойкие (минимальная температура 0-5°C, оптимальная 25-30°C).

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

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

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

## 8.6. Фитогормоны и синтетические регуляторы роста

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

Главным представителем **ауксинов** в растениях является индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Она синтезируется из триптофана в верхушке побега. Разрушается ИУК ферментом ИУК-оксидазой. Ауксин стимулирует деление и растяжение клеток, необходим для образования проводящих пучков и корней. ИУК активирует протонную помпу в плазмалемме, что приводит к закислению и разрыхлению клеточной стенки и тем самым способствует росту клеток растяжением. Комплекс ИУК с рецептором транспортируется в ядро и активирует синтез РНК, что в свою очередь приводит к усилению синтеза белков.

**Цитокинины** образуются путем конденсации аденозин-5-монофосфата и изопентенилпирофосфата в апикальной меристеме корня. Много цитокининов в развивающихся семенах и плодах. Цитокинины индуцируют в присутствии ауксина деление клеток, активируют дифференциацию пластид, повышают активность АТФ-синтетазы, способствуют выходу почек, семян и клубней из состояния покоя, предотвращают распад

хлорофилла и деградацию клеточных органелл. Ткани, обогащенные цитокининами, обладают высокой аттрагирующей способностью. Комплекс цитокининов с белковым рецептором повышает активность РНКполимеразы и экспрессию генов. При этом увеличивается число полисом и активируется синтез белка.

**Гиббереллины** синтезируются из ацетилкоэнзима А в листьях и корнях. Гиббереллины способствуют удлинению стебля, выходу семян из состояния покоя, формированию гранулярного эндоплазматического ретикула, образованию цветоноса и цветению, активируют деление клеток в апикальных и интеркалярных меристемах, повышают активность ферментов синтеза фосфолипидов. Комплекс гиббереллина с белковым цитоплазматическим рецептором стимулирует синтез нуклеиновых кислот и белка.

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

Газ **этилен** синтезируется из метионина или путем восстановления ацетилен. Много его накапливается в стареющих листьях и созревающих плодах. Он ингибирует рост стеблей и листьев. Удлинение стебля тормозится из-за изменения направления роста клеток с продольного на поперечное, что приводит к утолщению стебля. Обработка этиленом индуцирует корнеобразование, ускоряет созревание плодов, прорастание пыльцы, семян, клубней и луковиц.

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

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

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

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

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

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

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

### **Вопросы для самопроверки**

1. Понятие о росте и развитии. Принципы регуляции роста и развития.
2. Факторы среды, влияющие на рост и развитие растений.
3. Фитогормоны и их физиологическая роль.
4. Локализация и распределение по органам фитогормонов.
5. Особенности действия фитогормонов на рост тканей и органов.
6. Особенности действия фитогормонов на формирование семян и плодов.
7. Применение ауксина и его синтетических аналогов.
8. Применение гиббереллина и цитокининов.
9. Ингибиторы роста, их физиологическая роль и применение в практике.
10. Ретарданты, их действие на растение. Возможности практического использования ретардантов.
11. Зависимость роста от внутренних факторов (наследственные особенности, полиплоидия, гетерозис, возрастное состояние).
12. Влияние температуры на рост и развитие растений. Температурные оптимумы.
13. Яровизация, её суть и значение.
14. Свет как фактор, регулирующий рост и развитие растений.
15. Фотопериодизм, его суть и значение.
16. Фитохромная система растений.
17. Теория циклического старения и омоложения растений.
18. Гормональная теория развития растений.
19. Молекулярная теория индивидуального развития растений.
20. Основные этапы органогенеза растений.
21. Способы управления ростом растений (хирургические, химические и др.).

## 9. ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

### 9.1. Ростовые движения

Растительный организм обладает способностью к определенной ориентировке своих органов в пространстве. Реагируя на внешние воздействия, растения меняют ориентировку органов. Различают движения отдельных органов растения, связанные с ростом — ростовые и с изменениями в тургорном напряжении отдельных клеток и тканей — тургорные. Ростовые движения, в свою очередь, бывают двух типов: тропические движения, или тропизмы,— движения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора внешней среды (света, силы земного притяжения и др.); настические движения, или настии,— движения, вызванные общим диффузным изменением какого-либо фактора (света, температуры и др.). В зависимости от фактора, вызывающего тропические движения, различают геотропизм, фототропизм, хемотропизм, тигмотропизм, гидротропизм. Геотропизм — движения, вызванные односторонним влиянием силы тяжести. Если положить проросток горизонтально, то через определенный промежуток времени корень изгибается вниз, а стебель — вверх. Еще в начале XIX в. был изобретен прибор клино стат. В этом приборе проросток в горизонтальном положении привязывается к вращающейся оси. Благодаря этому сила притяжения действует попеременно на нижнюю и верхнюю стороны проростка. В этом случае рост проростка идет строго горизонтально и никаких изгибов не наблюдается. Эти опыты доказали, что изгибы стебля и корня связаны с односторонним действием силы земного притяжения. Изгиб корня вниз (по направлению действия силы притяжения) называют положительным геотропизмом.

Фототропизм — движения, вызванные неравномерным освещением разных сторон органа. Если свет падает с одной стороны, стебель изгибается по направлению к свету — положительный фототропизм. Корни обычно изгибаются в направлении от света — отрицательный фототропизм. Ориентировку пластинок листьев перпендикулярно к падающему свету (при большой интенсивности света) называют диафототропизмом. Для восприятия одностороннего освещения также необходимо определенное время презентации, которое зависит от силы одностороннего освещения. В зависимости от возраста растения и от условий среды направление фототропических изгибов может меняться. Так, у настурции до цветения



для стебля характерен положительный фототропизм, а после созревания семян — отрицательный.

Хемотропизм — это изгибы, связанные с односторонним воздействием химических веществ. Хемотропические изгибы характерны для пыльцевых трубок и для корней растений. Если пыльцу положить на предметное стекло в среду, содержащую сахарозу, и одновременно поместить туда кусочек завязи, все пыльцевые трубки в процессе роста изогнутся по направлению к завязи. Корни растений изгибаются по направлению к питательным веществам. Если питательные вещества не перемешаны со всей почвой, а распределяются отдельными очагами, корни растут по направлению к этим очагам. Такая способность корней определяет большую эффективность гранулированных удобрений. Корни растут по направлению к отдельным гранулам, содержащим питательные вещества. При таком способе внесения питательных веществ создается также повышенная концентрация их около корня, что обуславливает их лучшую усвояемость.

Помимо действия света, силы тяжести, механических раздражителей, двигательные ростовые реакции вызываются и другими раздражителями. Так, при одностороннем действии теплового излучения развивается термотропическая реакция.

Электротропизм (гальванотропизм) проявляется при помещении органа растения в электростатическое поле или при пропускании тока через растения. Пропускании тока (20мкМ) поперек апикального участка колеоптиля в течение 2 мин. вызывает его изгиб. При помещении проростков в электрическое поле (между пластинами конденсатора) побеги изгибаются к положительно заряженной, а корни — к отрицательно заряженной пластине. Однако для этого нужно высокое напряжение поля.

Ростовая реакция на одностороннее поранение называется травмотропизмом. Впервые травмотропизм был обнаружен Ч.Дарвином на корнях. При одностороннем повреждении верхушки корня механическим, химическим или температурным воздействием в зоне роста наблюдается изгиб в сторону от нанесенного повреждения (отрицательный травмотропизм). Действие химических, термических и других факторов, использованных в чрезмерно высоких дозах, также может сводиться к травмотропической реакции.

Большой интерес представляет феномен автотропизма, под которым понимают способность органов выправлять тропические изгибы после того, как раздражение, вызвавшее изгиб, перестало действовать. Например,

если прикосновение оказалось кратковременным, закрученный усик опять выпрямляется. После раздражения изогнутые железистые волоски росянки возвращаются в исходное положение.

### *Ростовые настии*

Настии – обратимые движения(изгибы) органов с дорсивентральным строением в ответ на изменение диффузно действующих факторов внешней среды (например, открывание и закрывание цветков при смене дня и ночи). Направленность настических движений зависит от структуры самого органа. Это более совершенная форма движения, чем тропизмы. У некоторых растений настии происходят в результате неравномерного роста клеток растяжением. При более быстром росте верхней стороны орган (лист, лепесток) изгибается книзу (эпинастия), при обратном соотношении скоростей роста – кверху (гипонастия).

По отношению к тем или другим раздражителям настии делят на фото-, термо-, гидро-, никти-, хемо-, тигмо-, сейсмо-, травмо- и электронастии. Настические движения обеспечивают защиту органов (закрывание цветков, опускание листьев) или захват предметов (движения усиков, железистых волосков росянки).

### *Фотонастии*

Фотонастические движения свойственны молодым листьям и цветкам многих видов. Большинство дневных цветков закрывается с уменьшением интенсивности дневного света, а у ночных, наоборот, в этих условиях наблюдается открывание цветков. Эти реакции можно вызвать экспериментально и любое время суток, затеняя или освещая цветки. В ряде случаев эти фотонастические движения цветков осуществляются благодаря различной скорости роста верхней и нижней сторон лепестков в ответ на изменение освещенности.

Листовые пластинки молодых листьев, способных к фотонастиям, днем располагаются горизонтально, а вечером меняют свое положение путем искривления черешков или листовой пластинки. У бальзамина, например, затенение листа в полдень ускоряет рост на верхней стороне черешков, в результате чего лист опускается листовой пластинкой вниз. Ростовые движения органов происходят до тех пор, пока у них сохраняется способность к росту растяжением.

### *Термонастии*

Колебания температуры также могут вызвать настические движения листочков околоцветника цветков многих растений. Поскольку температура, оптимальная для роста верхней стороны каждого из таких листочков, выше оптимальной температуры для роста их нижних сторон, при повышении температуры закрытый цветок открывается, так как ускоряется рост внутренней стороны лепестков. А понижение температуры приводит к закрыванию цветка, так как рост интенсивнее на внешней стороне основания лепестков. Скорость движения определяется быстротой изменения температуры. Лепестки уже реагируют на изменение в  $0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

### *Тигмонастии*

В физиологическом плане тигмонастии впервые начал изучать Ч. Дарвин. Объектами его исследований были, в частности, усики лазающих растений. Усики большинства лазающих растений имеют дорсивентральное строение и реагируют на прикосновение закручиванием. Наиболее чувствителен к прикосновению самый кончик усика, но при этом он не отвечает на падающие капли дождя или прикосновение гладкой стеклянной палочки, а реагирует на прикосновение шершавой палочки, на шерстяную нить, т. е. на предметы, создающие эффект трения. Усики гороха отвечают ростовым движением на раздражение массой  $0,25\text{ мг}$ . Массу такой величины еще не воспринимают рецепторы кожи млекопитающих.

Рецепция стимула происходит в эпидермальных клетках любого участка кончика усика, которые для улучшения восприятия трения могут иметь дополнительные приспособления в виде сосочков, выступов и т. д. Физиология рецепции контактного раздражения неизвестна. Рецепция механического раздражения, по-видимому, взаимосвязана с эффектами света в закручивании усика. В темноте в ответ на прикосновение усик гороха не закручивается, но освещение растения даже через 90 мин после прикосновения индуцирует закручивание. Таким образом, поляризация усика, возникшая при одностороннем касании, «запоминается» и реализуется уже на свету. Поляризация кончика усика может выражаться в изменении проницаемости клеточных мембран на разных сторонах возбужденного усика.

Способ передачи раздражения до конца не выяснен. Обнаружено возникновение в кончике усика нераспространяющегося потенциала действия, предполагается также участие в передаче раздражения этилена и латерального транспорта ауксина.

Обработкой ауксином или этиленом можно вызвать закручивание усика без механического раздражения.

Реакция клеток усика на прикосновение включает, как правило, два типа процессов. Вначале в ответ на прикосновение происходит быстрое, но слабое тигмонастическое тургорное движение (сокращение), когда нижняя сторона усика теряет тургор и становится вогнутой. При продолжающемся одностороннем раздражении включается ростовая тропическая реакция клеток на другой стороне усика, в результате чего усик закручивается.

### *Круговые нутации*

Примером медленных тургорных движений могут служить движения замыкающих клеток устьиц, открывающих или закрывающих устьичную щель. Степень открытия устьиц зависит от освещенности, уровня  $\text{CO}_2$  в тканях листа и их оводненности. Это важный механизм регуляции газового и водного режимов растения и процесса фотосинтеза, осуществляемого листом. С восходом солнца устьица открываются при небольшой интенсивности света. Они особенно чувствительны к синим лучам. Выяснение молекулярных механизмов показало, что освещение растения, адаптированного к темноте, активирует работу  $\text{H}^+$ -насосов плазмалеммы замыкающих клеток устьиц, в результате чего происходит гиперполяризация их мембранного потенциала. Выход ионов  $\text{H}^+$  из замыкающей клетки в клеточную стенку сопровождается одновременным входом ионов  $\text{K}^+$  и анионов  $\text{Cl}^-$  из стенок в цитоплазму и затем в вакуоль. Анионы яблочной кислоты (малата) транспортируются в вакуоль из цитоплазмы. Вслед за этими ионами усиливается поступление воды в вакуоль, что увеличивает гидростатическое (тургорное) давление и эластичные стенки замыкающих клеток, растягиваясь, открывают устьичную щель. В регуляции открывания устьиц участвуют фитогормоны - ауксины и цитокинины, активирующие деятельность  $\text{H}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы плазмалеммы, а абсцизовая кислота способствует закрыванию устьиц в условиях недостаточной оводненности тканей листа.

Сходные механизмы лежат в основе всех тургорных движений органов растений в ответ на смену диффузно действующих факторов внешней

среды: свет-темнота, тепло-холод (настии). Примером могут служить движения листьев многих бобовых (фасоли, клевера, арахиса, акации шелковой) и некоторых растений других семейств (например, кислицы) в ответ на смену дня и ночи. Эти движения называют никтинастическими, или движениями "сна". Движение листьев у этих растений обеспечивается деятельностью специализированных образований - подушечек в сочленениях между стеблем и черешком, между черешком и пластинкой листа и между листочками сложного листа. По центру подушечки проходит сосудистый пучок, а вокруг него сверху и снизу располагаются клетки коры, которые и выполняют функцию моторных клеток. Одни из них при складывании листьев способны терять тургор (экстензоры), тогда как в других при этом он возрастает (флексоры). Верхние и нижние моторные клетки взаимодействуют между собой. Как и в устьицах, при изменении режима освещенности меняется активность  $H^+$ -насосов, выводящих ионы  $H^+$  из моторных клеток, и начинается транспорт  $K^+$ ,  $Cl^-$  и других ионов. При движении взаимодействуют  $H^+$ -помпы моторных клеток верхних и нижних частей подушечек, работающие в противоположных фазах: с наступлением темноты в экстензорных клетках снижается активность  $H^+$ -насосов, а у флексорных клеток их активность возрастает. Поэтому от локализации экстензоров и флексоров зависит характер складывания листьев: если экстензорные клетки находятся снизу подушечки, то листья при затенении опускаются; если экстензоры локализованы сверху подушечки (как у листочков сложного листа мимозы стыдливой), то листья будут складываться вверх.

К типу быстрых тургорных движений относятся сейсмонастические движения, индуцируемые сотрясением, ударом сложных листьев некоторых бобовых (мимозы), венериной мухоловки. Наиболее детально изучена сейсмонастическая реакция листьев мимозы стыдливой. Механический удар (встряхивание) вызывает в листе возникновение потенциала действия с амплитудой 50-100 мВ, который распространяется по черешку со скоростью 0,5-4 см/с. В месте перехода черешка в подушечку первоначальный ПД индуцирует в подушечке другой потенциал действия. Через 0,05-0,1 с после возникновения ПД в подушечке начинается выход  $K^+$  и  $Cl^-$  и вслед за ними воды из экстензорных клеток, что приводит к снижению тургора в них. В результате сложный лист быстро опускается, а маленькие листочки поднимаются и складываются вверх (экстензоры сверху). Весь лист поднимается значительно медленнее (30-60 мин). Такие быстрые двигатель-

ные реакции способствуют предотвращению повреждений от сильных ветров и ливней.

Эволюция способов движения. Возникает вопрос: каким образом формировались у растений такие разнообразные типы движений? Принято считать, что высшие растения произошли от зеленых водорослей: хламидомонадные хлорококковые улотриковые хетофоровые первые наземные высшие растения (риниофиты) папоротниковидные голосеменные и цветковые. Проследим, как при этом изменялась двигательная активность растительных организмов [3, 6, 7].

Монадные формы зеленых водорослей, живущие в основном в пресных водах, передвигаются с помощью жгутиков. Поскольку жгутики являются цитоплазматическими выростами, то клеточные стенки у монад не полностью замкнуты и избыток воды выделяется из клеток с помощью пульсирующих вакуолей. Клеточная оболочка полностью замыкается у хлорококковых водорослей, но при этом они теряют жгутики и способность к самостоятельному передвижению. Многоклеточные нитчатые водоросли (произошли от хлорококковых) типа улотрикса являются прикрепленными организмами, и их движение к падающему сверху свету осуществляется медленно - за счет деления клеток. Появление у нитчатых водорослей иного, быстрого типа роста путем образования большой центральной вакуоли и растяжения клеточной стенки - роста растяжением дало существенные преимущества в освоении лучше освещенных верхних слоев водоема. Удлинение клеток за счет роста растяжением оказалось настолько удачной формой движения, что наряду с фотосинтезом стало основой развития растительного мира. Другие формы движений у растений также включают в себя рост растяжением.

В ходе дальнейшей эволюции у растений все в большей степени развивается способность к обратимым движениям на основе изменяющегося тургорного давления. Такой механизм возник прежде всего у первых высших наземных растений при формировании устьиц. Затем медленные тургорные движения (настии) начинают использоваться для движения листьев, закрывания и открывания цветков. Наконец, появляются быстрые обратимые тургорные движения - сейсмонастии. Если регуляция движений, связанных с ростом растяжением, осуществлялась с помощью фитогормонов, то для регуляции тургорных движений скорость передачи гормональ-

ного сигнала уже недостаточна и управление двигательной активностью начинает осуществляться с участием электрических импульсов (потенциалов действия). Важно отметить, что у растений эволюционно продвинутых таксонов сохраняются в различных комбинациях и все ранее возникшие формы движения.

## 9.2. Тургорные обратимые движения

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

### Вопросы для самопроверки

1. Объясните, почему корни растений растут вниз, а стебли вверх.
2. Чем отличаются друг от друга тропизмы и настии?
3. Как участвует ауксин в тропизмах?
4. Одни типы движения у растений связаны со стойкими изменениями размеров и формы клетки, а другие – с полностью обратимыми изменениями. Приведите примеры этих типов движения.
5. Какое адаптивное значение может иметь быстрое движение у мимозы стыдливой?
6. Опишите схему эволюции всех форм движения у растений.

## 10. МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

### 10.1. Физиология стресса

Неблагоприятные факторы внешней среды называют стрессорами, а реакцию организма на отклонения от нормы стрессом (напряжением). Для растений характерны три фазы стресса:

- 1) первичная стрессовая реакция
- 2) адаптация
- 3) истощение.

Действие стрессора зависит от величины повреждающего фактора, длительности его воздействия и сопротивляемости растения. Устойчивость растений к стрессору зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в состоянии покоя. Наиболее чувствительны растения в молодом возрасте.

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

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



9. Усиление синтеза этилена и абсцизовой кислоты, торможение деления и роста, поглотительной активности клеток и других физиологических процессов, осуществляющихся в обычных условиях.

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

На организменном уровне сохраняются все клеточные механизмы адаптации и дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. Прежде всего, это конкурентные отношения за физиологически активные вещества и пищу. Это позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум генеративных органов, которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для созревания. При неблагоприятных условиях ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, а продукты гидролиза их органических соединений используются для питания молодых листьев и формирования генеративных органов. Растения способны замещать поврежденные или утраченные органы путем регенерации и роста пазушных почек. Во всех этих процессах коррелятивного роста участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая и электрофизиологическая).

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

## **10.2. Морозоустойчивость растений**

Растения, зимующие в северных и умеренных областях (высокие широты), неизбежно попадают в условия низких отрицательных температур, которые часто оказывают на них неблагоприятное действие. Различные растения и их органы неодинаково чувствительны к охлаждению. Есть очень чувствительные – картофель, георгины; другие выносят умеренное промораживание – капуста, лук, чеснок. Многие могут быть заморожены до совершенно твердого состояния и после оттаивания не теряют жизне-

способности – озимые рожь, пшеница (-15, -200 С). Еще более устойчивы почки деревьев и листья хвойных. В этих растениях происходят изменения, делающие их нечувствительными к низким температурам. Таким образом, зимующие растения обладают необходимым для них свойством – морозоустойчивостью.

Морозоустойчивость – это способность растений переносить без необратимых вредных последствий отрицательные температуры. Низкие температуры не всегда являются физиологической потребностью растений. Действие их часто бывает отрицательным. В силу резкого снижения температуры зимой ограничено расселение многолетних теплолюбивых культур на территориях, где летние условия вполне благоприятны для них (каштан, груша, слива, многие кустарники). От низких температур страдают и растения-аборигены. Так, в 1979 г. после суровой зимы погибло немало плодовых и озимых растений. Отрицательные температуры являются мощным «эволюционным ситом», выбраковывающим случайные виды и формирующим тип растительности в соответствии с определенными условиями существования.

Нельзя сказать, что температурный режим полностью соответствует выносливости растений, поэтому в процессе эволюции у них формировались различные способы приспособления к низким температурам. Так, существуют виды, приспособившиеся избегать неблагоприятные воздействия и переносить морозный период в виде сухих семян (однолетники) или перезимовывать в почве в виде хорошо защищенных корневищ, лукович, клубней (многолетники). Такие растения, как клевер и люцерна, способны к самозарыванию точек роста. С наступлением холодов клетки корня у них сокращаются в продольном направлении и расширяются в поперечном, втягивая точку роста под землю. Существуют растения с морфоанатомическим типом приспособления к низким температурам, которое заключается в сокращении размеров и изменении формы растений. Примером могут служить карликовые березы и ивы на севере, высота которых не превышает глубины снежного покрова. Все, что выступает за его предел, подвергается «стрижке холодом». Распространена и подушкообразная форма роста (растения тундры и высокогорий Памира). Компактная и плотная форма позволяет растению сохранять внутри подушки температуру на 10 – 150 С выше, чем температура воздуха. Под действием низких

температур растения способны изменять вертикальную форму на горизонтальную, образуя так называемые стланики (кедровый стланик, костенец зонтичный). Известны растения, наделенные физиолого-биохимической или протоплазматической устойчивостью. Природа последней проявляется при отрицательном влиянии межклеточного льда, что будет рассмотрено ниже. Повреждения при замерзании часто имеют внешние проявления. У травянистых растений после замерзания и последующего оттаивания часто наблюдается изменение окраски – побеление, пожелтение или почернение; у древесных могут быть разрывы поверхностных тканей – так называемые морозобоины, которые впоследствии часто служат «воротами инфекции» для внедрения и распространения гнилостных организмов. Многие растения способны переносить низкие температуры без вреда для себя, если в них не образуется лед. Образование льда в растении – основная причина их повреждения. Вопросам выявления гибели растений от низких температур посвятил свои исследования Н. А. Максимов. Он установил, что вымерзание начинается с появления центров кристаллизации за счет воды, находящейся вне клеток, – внеклеточного льда. Затем при дальнейшем охлаждении кристаллы льда оттягивают воду из клеток, обезвоживая их. Так в межклетниках образуются линзы льда, которые могут быть очень значительными по величине. Внеклеточный лед, таким образом, в естественных условиях появляется в результате оттока воды из клеток.

В некоторых случаях лед образуется внутри клеток – это так называемый внутриклеточный лед. В современной литературе мнения о причинах образования льда в клетках разделяются. Обсуждаются две точки зрения: замерзание воды внутри клетки идет за счет того, что она не успевает оттечь к центрам кристаллизации в межклетники из-за низкой проницаемости клеточной мембраны; замерзающая в клетках вода связана с прижизненными структурами протоплазмы и остается в такой форме до тех пор, пока клетка в состоянии даже с затратой энергии поддерживать прижизненную структуру. При разрушении структуры связанная вода освобождается и может замерзнуть внутри клетки. Структурой, разрушающейся внутри клетки, является мембранная система. Очевидно, что у разных растительных объектов механизмы повреждения неодинаковы и оба пути, указанные выше, могут усиливать льдообразование в клетках. Однако общими условиями, необходимыми для образования льда в клетке, будут следую-

щие: 1) быстрое охлаждение, когда вода не успевает оттекать в межклетники; 2) переохлаждение клеток, то есть охлаждение ниже 0 С без образования льда; 3) высокое содержание воды в клетке; 4) физиологическое состояние растения, благоприятствующее образованию льда (отсутствие закаливания). Образование внутриклеточного льда происходит следующим образом. Процесс начинается в одной клетке, где в цитоплазме появляется много мелких кристаллов. Вследствие многократной перекристаллизации они укрупняются, в конце концов лед переходит из цитоплазмы в вакуоль, где образует один крупный кристалл. Образуюсь в одной клетке, внутриклеточный лед быстро распространяется в соседние. Для перехода из одной клетки в другую достаточно 0,1с, так что под микроскопом можно наблюдать его распространение по ткани. Очень важен вопрос о действии льда на клетку. По современным взглядам, в основе повреждающего действия лежит обезвоживание протопласта и как следствие этого – повышение концентрации растворимых солей, сдвиг рН внутриклеточных растворов, конформация макромолекул и структурные повреждения цитоплазмы. Возможно также механическое действие внеклеточного льда, которое заключается в деформации цитоплазмы при сдавливании ее между стенками и вакуолью и в образовании разрывов ткани – морозобоин.

Гибель клетки при внутриклеточном льдообразовании рассматривается как результат более сильного механического действия и обезвоживания, которые развиваются непосредственно в цитоплазме и вызывают разрывы мембран, нарушают компартментацию органоидов и полупроницаемость протопластов, деформируют макромолекулы. Наиболее чувствительным к механическому и обезвоживающему действию льда участком клетки является мембранный аппарат.

Мембраны в норме связывают до 30 – 50 % воды (в расчете на сухую массу). Взаимодействуя с заряженными и полярными группами белков и фосфолипидов, вода стабилизирует структуру мембран. Дегидратация вызывает обратимые и необратимые (в зависимости от степени дегидратации) нарушения мембранных структур (рис. 23).

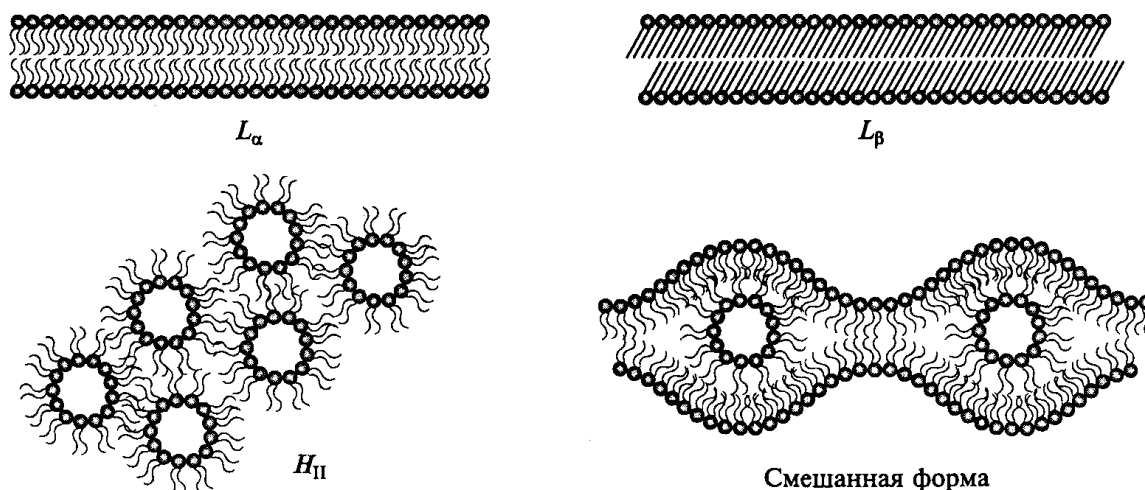


Рис. 23. Фазовые переходы липидов мембран при изменениях температуры и содержания воды в клетках:  $L\alpha$  – ламеллярная форма в жидкокристаллическом состоянии;  $L\beta$  – ламеллярная форма в твердом, гелеобразном состоянии;  $H_{II}$  – гексагональная форма;  $H_{III}$  – смешанная форма

На начальной стадии потери воды мембраной липиды переходят из жидкокристаллического в гелеобразное состояние ( $L\alpha \rightarrow L\beta$ ). При более сильной дегидратации, когда остается не более 20 % воды, липиды переходят в гексагональную форму ( $L\beta \rightarrow H_{II}$ ). В мембранах клеток, устойчивых к высушиванию, гексагональная форма не образуется, даже когда остается 2 – 11 % воды. Изменения структуры мембран в ответ на потерю ими воды при внеклеточном образовании льда могут накладываться на эффекты, вызванные непосредственными температурными сдвигами. Дегидратация липидов повышает температуру фазового перехода  $L\alpha \rightarrow L\beta$ , т.е. термотропный переход из жидкокристаллического состояния в гелеобразное при дегидратации мембраны осуществляется при более высокой температуре. Можно сказать, что неблагоприятное действие низкой температуры при дегидратации усиливается. Сильная дегидратация может стать причиной нарушения связи между липидами и белками мембран. При внеклеточном образовании льда, особенно у неустойчивых к замораживанию растений, в мембранах появляются участки, не содержащие белков. В переохлажденных клетках лишённые белков участки отсутствуют – это указывает на то, что потеря белков связана не столько с влиянием низкой температуры, сколько с дегидратацией клеток. К наиболее общим эффектам обезвоживания клеток, наблюдаемым у многих растений при действии низких темпе-

ратур, засухи и почвенного засоления, относится деградация фосфолипидов мембран вследствие активации фосфолипазы D. Роль активатора играют ионы  $Ca^{2+}$ , концентрация которых в клетках неконтролируемым образом повышается при деструктивных изменениях клеточных мембран. Расщепление фосфолипазой D фосфатидилхолина стимулирует образование перекисных соединений липидов свободнорадикальной природы, накопление малонового диальдегида и других токсичных соединений. Перечисленные выше изменения в белках и липидах вызывают различного рода нарушения метаболизма, и один из них – подавление биохимической и фотохимической активности хлоропластов. В частности, снижается скорость ассимиляции углерода и фотофосфорилирования. Происходит также подавление фотофосфорилирования, что связано с увеличением протонной проводимости тилакоидов и снижением АТФ-синтазной активности. Сниженное содержание воды и высокие концентрации ионов в клетках ведут к потере тилакоидами сопрягающего фактора АТФ-синтазы CF1 и пластоцианина. При отделении CF1 открывается АТФ-синтазный канал; это ведет к увеличению  $H^+$ -проводимости мембраны, снижению генерируемой в ходе переноса электронов  $H$  и соответственно к снижению уровня синтезируемого АТФ. Такой эффект наблюдается при отрицательных и низких положительных температурах, а также при засухе и почвенном засолении. Следует отметить, что осмолиты, в частности сахара и полиспирты, защищают тилакоиды. Они предотвращают отделение CF1 от CF0, поддерживая этим низкую  $H^+$ -проводимость тилакоидов и, следовательно, высокий уровень сопряжения переноса электронов и фотофосфорилирования. При дегидратации клеток, вызванной образованием внеклеточного льда и последующим оттаиванием, возрастает проницаемость плазмалеммы для ионов и ряда органических веществ. Тонопласт при этом тоже, как правило, повреждается. Об этом свидетельствует возросший экзоосмос веществ, содержащихся в вакуоли.

Рассматривая механизм устойчивости растений к низким температурам, следует иметь в виду, что это целый комплекс адаптивных реакций, выработанных в процессе эволюции в результате приспособления организма к изменяющимся температурным условиям среды. Для стабилизации внутриклеточных структур существенное значение имеет накопление защитных веществ и упрочение связи между белками, липидами и хлорофиллом. В качестве защитных веществ растение использует минеральные соли, сахара, водорастворимые белки, аминокислоты, фосфолипиды. Ме-

ханизмы действия их разнообразны и связаны со спецификой того или иного соединения. Установлена их способность снижать вероятность льдообразования, участвовать в структурной перестройке цитоплазмы, оказывать стабилизирующее действие на клеточные мембраны, защищая их от повреждения (криопротекторы). Так, снижения льдообразования можно добиться введением в растение неорганических соединений (хлоридов калия или натрия). Ионы минеральных солей связывают воду и снижают точку ее замерзания. Сахара, даже при незначительных концентрациях (глюкоза 1–2%), оказывают существенное защитное действие, понижая температуру замерзания на 8 – 11<sup>о</sup> С. В 15 – 20% растворе сахаров клетки выдерживают температуру -22 и даже -32<sup>о</sup> С. Органические соединения – водорастворимые белки, аминокислоты – являются хорошими разобщителями молекул воды. Вода при взаимодействии с ними встраивается в структуру их молекул, резко меняет свои свойства и противостоит замораживанию. Накопление в клетках фосфолипидов обеспечивает новообразования мембранной системы, являющейся характерным признаком структуры, адаптированной к низкой температуре.

В ходе адаптации растений к низким температурам увеличивается текучесть мембран, что является результатом увеличения количества ненасыщенных жирных кислот в мембранных фосфолипидах. Как известно, замену в липидах насыщенных жирных кислот на ненасыщенные осуществляют десатуразы. Активность этих ферментов, а также экспрессия кодирующих их генов возрастает в ответ на действие закалывающих температур. Десатурация мембранных липидов в условиях низких температур характерна как для морозостойких, так и для менее устойчивых сортов и видов. В процессе повышения устойчивости растений к отрицательным температурам возрастает функциональная активность фотосинтетического аппарата. Происходят изменения в дыхательном аппарате в результате включения альтернативных путей окисления субстрата, минуя митохондрии. У морозоустойчивых видов обнаруживается обособление цитоплазмы, которое заключается во втягивании плазмодесм, отставании цитоплазмы от оболочки и покрытия ее липидным слоем. Это сопровождается увеличением количества связанной воды и вязкости цитоплазмы. В результате морозоустойчивость резко повышается. Другой процесс, который ведет к повышению морозоустойчивости, – это витрификация – переход жидкости (воды) при понижении температуры в аморфное стекловидное состояние, наступающее при резком охлаждении ткани ниже -20<sup>о</sup> С. Застывшая стек-

ловидная ткань в виде аморфной массы долго сохраняет свою жизнеспособность. При быстром разогреве замерзшей ткани жизнеспособность клеток восстанавливается, а при медленном происходит отмирание, так как вода, возвращаясь из аморфного состояния в кристаллическое, может превратиться в лед, который и нанесет клетке повреждения. Витрификация очень сильно повышает морозоустойчивость, но происходит ли она в естественных условиях – неизвестно, так как данный процесс наблюдали только в лаборатории. Для перехода клеток в это состояние необходимо одно из двух условий: быстрое охлаждение очень низкими температурами или медленное ступенчатое охлаждение, но при обязательном предварительном обособлении цитоплазмы клеток.

Растения отвечают на низкотемпературное воздействие экспрессией ряда генов, продукты которых получили название белков холодового шока (БХШ). Значительная часть этих белков идентифицирована, однако функциональная роль большинства из них остается неясной. К БХШ относятся также продукты некоторых уникальных генов, экспрессирующихся в растениях при отрицательных температурах. Повышение устойчивости к низким температурам всего растительного организма зависит от одновременной «работы» всех имеющихся БХШ-генов.

Следовательно, морозоустойчивость является признаком, контролируемым многими генами. Таким образом, морозоустойчивость растений обусловлена как структурно-функциональными особенностями организма, так и глубокой перестройкой его физиологических процессов, связанных с изменениями на молекулярном и клеточном уровнях. Такая перестройка физиологических процессов совершается у растений в период закаливания.

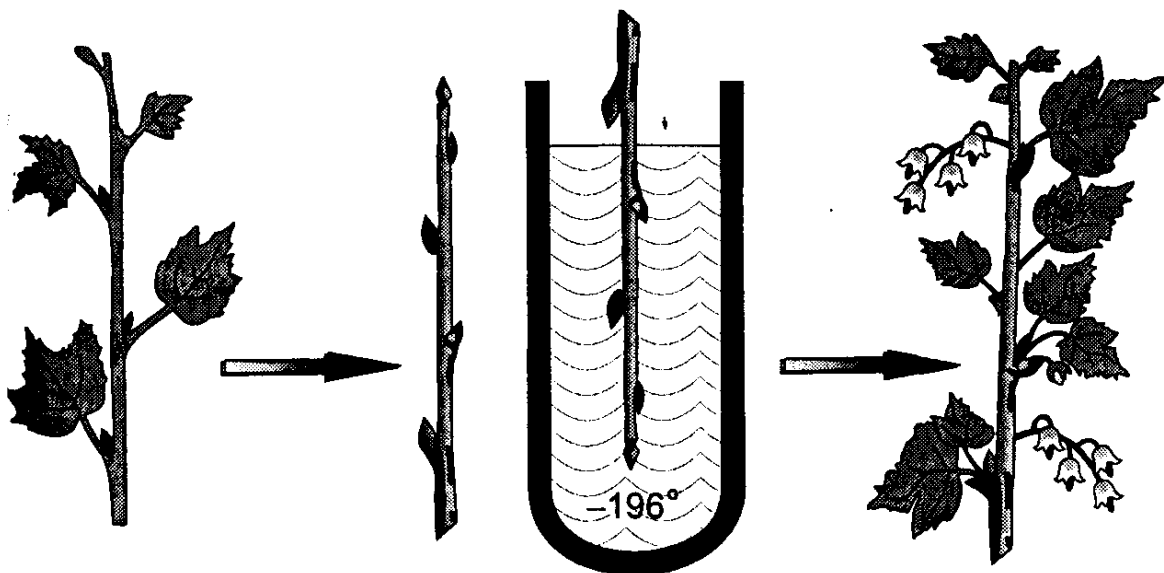
### **10.3. Закаливание озимых и древесных растений**

Морозоустойчивость зимующих растений неодинакова в течение года: она повышается в зимнее время и понижается весной и летом. Причиной этих изменений является закаливание, которое растения проходят при подготовке к зимнему периоду. Закаливание – процесс обратимого физиологического приспособления растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Это активный метаболический процесс, а не замедление жизнедеятельности, хотя он и связан с резким снижением темпов роста и переходом растения в покоящееся состояние. Закаливание озимых впервые было исследовано И.И. Тумановым (1940). Он выделил две его стадии.



Первая протекает в период, когда дневные температуры еще относительно высоки ( $+10^{\circ}\text{C}$ ), а ночные падают до  $0, -2^{\circ}\text{C}$ . В это время в процессе фотосинтеза происходит активное накопление сахаров (до 25 – 30% на сухую массу растений). Накапливаемые сахара не расходуются при дыхании, так как ночные температуры низки для активного дыхания. Защитное действие сахаров легко обнаруживается простым опытом с замораживанием сока растений в присутствии сахара и без него. Накопление сахаров в растениях озимой пшеницы до 40 % приводит к небольшому повышению морозостойчивости – не более чем до  $-10 - 12^{\circ}\text{C}$ .

Вторая стадия закаливания проходит при морозах  $-2, -5^{\circ}\text{C}$ . Фотосинтез при этом прекращается, но активизируются биохимические процессы, ведущие к накоплению растворимых белков и других защитных веществ (фосфолипидов). Белковые вещества, частично гидролизуясь, переходят в аминокислоты, менее подвергающиеся денатурации. Возрастает относительное содержание коллоидно-связанной воды и происходит частичная потеря свободной воды. В цитоплазме увеличивается число мембран. Повышаются ее эластичность и проницаемость для воды. После прохождения этой стадии закаливания морозостойчивость возрастает очень сильно (до  $-25 - 30^{\circ}\text{C}$ ). Под покровом снега растения практически не погибают. Полностью закаленные клетки древесных растений могут переносить температуры до  $-500$  и даже до  $-1000^{\circ}\text{C}$  (рис. 24).



*Рис. 24. Закаленный побег смородины может плодоносить после пребывания при температуре  $-196^{\circ}\text{C}$*

На морозоустойчивость и закаливание оказывают влияние внешние условия предшествующего периода. Например, важна длина дня, то есть фотопериод. Длинный день способствует накоплению в листьях стимуляторов роста, поэтому он неблагоприятен для закаливания, короткий же день приводит к накоплению ингибиторов и к переходу растения в состояние покоя. При солнечной и холодной осени у озимых накапливается больше сахаров и сильнее повышается их морозоустойчивость. При теплой, влажной, пасмурной осени ростовые процессы затягиваются, растения вступают в зимовку с меньшей устойчивостью к морозам. Таким образом, морозоустойчивость растений – состояние не постоянное, оно может изменяться в течение небольшого периода. Ее можно увеличить закаливанием, но можно и снизить действием определенных факторов (вода, температура, свет). Не все растения способны закаливаться, вследствие этого различные сорта озимых культур обладают неодинаковой морозоустойчивостью.

Древесные растения, развивающие морозоустойчивость в состоянии покоя, проходят более сложный и длительный период закаливания. Подготовка к перезимовке у них начинается после окончания периода роста, задолго до наступления холодов. В течение второй половины лета в живых тканях накапливаются питательные вещества, главным образом крахмал, из которого осенью в результате гидролиза образуются моносахариды (невысокая устойчивость), или олигосахариды (более высокая устойчивость), или жирные масла (самая высокая). Эти вещества связываются с белками, образуя белково-липидный комплекс, который пропитывает цитоплазму. При понижении температур до области критических значений в клетках древесных растений происходит набухание цитоплазмы. Это состояние обратимо, и после оттаивания исходная структура восстанавливается. В это же время снижается содержание воды в тканях, происходит отток различных веществ из надземных органов в корневые системы (продукты обмена, гормоны роста). Клетки корней в свою очередь вырабатывают вещества, повышающие устойчивость организма против морозов. Благоприятным физиологическим условием для успешного закаливания является раннее прекращение роста, вызревание побегов и переход их в состояние покоя. Этому благоприятствуют короткий день, пониженная влажность и умеренное азотное питание.

## 10.4. Зимостойкость растений

В настоящее время считают, что наибольшее повреждающее действие на растения зимой оказывают низкие температуры. Это правомерно, так как многие растения вымерзают. Однако наряду с температурой влияние на них оказывают многие другие факторы – глубина снежного покрова, обеспеченность растений кислородом, содержание углекислого газа под снегом, иссушение в бесснежную зиму и др. Поэтому под зимостойкостью растений понимают их устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов зимнего периода.

Проблема зимостойкости актуальна как для северных, так и для южных районов нашей страны, поскольку нередко и на юге растения погибают от снижения температуры и при невысоком снежном покрове. Страны с континентальным климатом несут от зимних повреждений и гибели растений огромные потери, точный размер которых трудно установить. Во многих местах юго-востока, Нечерноземной полосы, Сибири и ряда других областей вместо озимой пшеницы приходится возделывать озимую рожь или яровую пшеницу. В южных районах вместо озимого ячменя культивируется яровая.

И. И. Туманов привел средние статистические данные за 1927 – 1932 гг. За этот период в СССР озимая пшеница погибла на 13,4% площади всех посевов, а на Украине – на 21,0%. Причиной увеличения повреждения посевов является возделывание там более продуктивных сортов, которые, как правило, менее устойчивы к зимним условиям. Так, именно по этой причине в 1939 и 1976 гг. в нашей стране вымерзли многие плодовые деревья.

Подобные примеры можно привести и для других стран. Так, в США в 1901 – 1926 гг. ежегодно погибало около 10% пшеницы. Массовая гибель плодовых наблюдалась здесь зимой 1917 – 1918 гг. В Румынии зимой 1928 – 1929 гг. полностью вымерзли посевы озимого ячменя и 50 % озимой пшеницы. Еще чаще происходит изреживание и повреждение посевов.

Таким образом, проблема зимостойкости актуальна для нашей и некоторых других стран, поэтому необходимо проведение исследований по повышению устойчивости растений к комплексу факторов зимнего периода.

В теплую зиму или при выпадении снега на недостаточно промерзшую почву под толстым снежным покровом наблюдается гибель озимых злаков – выпревание. Раньше причиной гибели растений от выпревания

считали недостаток кислорода и избыток углекислого газа, но работами И.И.Туманова было доказано, что главной причиной является истощение растений. Под снегом температура нередко поднимается выше 0 С, свет к растениям не проникает, поэтому фотосинтез не происходит. В этих условиях повышается интенсивность дыхания, вследствие чего расходуются запасы питательных веществ, прежде всего сахаров и белков. Разложение белков увеличивает опасность воздействия грибов, которые вызывают заболевания растений и в конечном счете их гибель. Уменьшение содержания сахаров приводит к снижению морозостойчивости растений, и они легко погибают от весенних заморозков. Для предотвращения выпревания там, где оно бывает часто, необходимо избегать ранних сроков посевов, с тем чтобы не было сильного нарастания зеленой массы; применять раннее весеннее боронование и подкормки. При сильном развитии зеленой массы осенью рекомендуется ее подкашивание.

При потеплении в пониженных местах рельефа происходит накопление воды, которая затопляет растения. Даже при поздних посевах в излишне увлажненную почву семена нередко гибнут, получаются изреженные всходы. Причиной этого является недостаток кислорода. Устойчивость к застою воды у зеленых растений значительно выше, чем у прорастающих семян, поскольку фотосинтезирующие растения выделяют кислород. При застое воды, таким образом, создаются неблагоприятные условия для закаливания озимых. Затопление растений осенью и зимой менее вредно, поскольку температура воды в это время еще низкая. Значительно более вредно затопление растений весной, особенно полное, когда температура воды достигает 10 – 15о С.

При затоплении растения находятся в анаэробных условиях, поэтому дыхание у них непродуктивно и идет по пути брожения с образованием молочной кислоты и спирта. В этом случае освобождается мало энергии при больших затратах питательных веществ. Образующиеся недоокисленные продукты (спирты, альдегиды) вызывают отравление растительного организма. С повышением температуры дыхание усиливается еще больше, наступает гибель растений. Наблюдения на клеточном уровне показали, что затопление вначале вызывает увеличение числа и объема вакуолей клеток, на восьмой день погибают клетки, а на девятый происходит разрушение клеточных стенок. Наблюдается инъецирование межклетников водой. Мерами борьбы с вымоканием являются дренирование и бороздование полей, а также улучшение структуры почвы. 2.3. Выпирание Осенью

при заморозках может происходить попеременное замерзание и оттаивание воды, в результате чего озимые растения повреждаются вследствие выпирания. Под растениями образуются линзы льда, которые, притягивая к себе воду, увеличиваются в размерах, и растения выталкиваются ими – при этом корни их обрываются. При небольших морозах, не превышающих  $-7^{\circ}\text{C}$ , вода по капиллярам из незамерзшего слоя поднимается к поверхности почвы, образуя ледяную корку. Снизу она нарастает – формируется мощный ледяной слой. Первый слой льда примерзает к корневой шейке или к трубке листьев. Последующие слои поднимают корку выше, в результате чего растение поднимается из почвы на высоту корки и зависает над почвой (иногда до 12 см). Лед может образоваться и между слоями почвы. В том случае, когда верхний слой толщиной 2,5 – 5 см замерзает, а из глубины по капиллярам продолжает поступать вода, ледяная прослойка приподнимает верхний слой почвы с растениями, разрывая корни. В рыхлой почве ледяная прослойка может образовываться за счет оттаивания верхних слоев замерзшей на большую глубину почвы и оттока воды сверху до замерзшего слоя. Толщина ледяной прослойки за ночь может увеличиться на 5 см. В некоторых случаях образуется даже несколько слоев. Распределение и толщина ледяных прослоек зависят от влажности и структуры почвы, скорости замерзания и оттаивания почвы, а также от характера чередования этих процессов, так, на торфяных почвах из-за выпирания невозможно культивирование озимых, на песчаных же почвах выпирание наблюдается редко.

Размеры выпирания зависят от прочности примерзания льда к растению, от силы сопротивления корневой системы. Ранние посевы озимых, например, обладая хорошо развитой корневой системой, страдают меньше. Мерами борьбы с выпиранием являются ранний посев и внесение удобрений, усиливающих развитие корней, а также снегозадержание, ослабляющее колебания температуры почвы. Кроме описанного выше активного выпирания, существует еще пассивное. Оно проявляется осенью, особенно после дождей, когда посев озимых производится сразу после вспашки в рыхлую неосевшую почву. Оседая, почва обнажает узлы кущения и верхнюю часть корневой системы, которые засыхают. Для предотвращения этого необходимо проводить посев спустя 2 – 3 недели после последней обработки земли.

При замерзании воды на поверхности снежного покрова или почвы поздней осенью, зимой или ранней весной образуется ледяная корка, кото-

рая в зависимости от рельефа участка бывает двух типов: притертая и височая. В первом случае она тесно прилегает к почве, а во втором между почвой и коркой остается свободное пространство. Более сильное повреждающее действие наносит притертая корка. Растения вмерзают, сжимаются и сминаются. Ледяная корка создает анаэробные условия, не пропускающая кислород из атмосферы и углекислый газ, выделяющийся при дыхании растений, что приводит к их отравлению. Для предотвращения гибели растений не следует допускать накопления воды в понижениях рельефа (блюдцах). Образующуюся корку дробят тракторными катками или ускоряют ее таяние, присыпая поверхность поля золой, фосфоритной мукой и др.

### 2.5. Действие зимней засухи

Растения могут страдать зимой и от недостатка воды. Замерзшая влага недоступна растениям. Поглощения ее из глубоких слоев замерзшей корневой системой не происходит. Интенсивность транспирации растений зимой значительно ниже, чем летом, но она все-таки происходит, особенно в конце зимы. Это может привести к водному дефициту. Чаще от зимней засухи страдают деревья и кустарники, не защищенные снегом. Озимые культуры повреждаются зимней засухой только в тех случаях, когда они не укрыты снежным покровом. Это наблюдается чаще в степных открытых местах. Еще более 100 лет назад исследователь Сибири академик Миддендорф пришел к выводу, что распространение на север и в горы древесных растений в значительной мере ограничено тем, что здесь наблюдается интенсивная потеря растениями воды в зимних условиях. Растения в процессе эволюции выработали некоторые приспособления против зимней засухи. Многие из них сбрасывают на зиму листья. У вечнозеленых растений устьица на зиму закупориваются, у них толстая кутикула. Почki деревьев защищены почечными чешуями, а остальная часть деревьев покрыта пробкой. Передвижение воды в замерзших органах происходит за счет перераспределения ее в растении. Солнце нагревает темные участки растения, которые интенсивно поглощают тепловые лучи. Температура на южной стороне иногда на 10 – 20 С выше, чем температура окружающей среды. При этом нагреваются и нижележащие части растений. Повышение температуры и действие ветра усиливают транспирацию. Мерами борьбы против зимней засухи являются приемы, ускоряющие вызревание побегов, внесение удобрений, создание ветрозащитных полос и снегозадержание.

## 10.5. Холодоустойчивость теплолюбивых растений

В XIX в. Ю. Сакс описал явление, названное им «простудой растений». В настоящее время введено понятие «холодоустойчивость», то есть устойчивость к пониженным температурам. Растения, которые повреждаются пониженными температурами, – теплолюбивые, а которые не повреждаются, – холодоустойчивые. Теплолюбивыми являются главным образом тропические и субтропические растения, перенесенные человеком в более северные районы. Так, томаты привезены к нам из Центральной Америки, арбузы – из тропической Африки, огурцы – из тропической Азии.

Не следует смешивать холодоустойчивость с морозоустойчивостью. Холодоустойчивость – это устойчивость к пониженным положительным температурам или кратковременным заморозкам во время активной вегетации, когда в растении не образуется льда. Это активный тип устойчивости.

Практическое значение изучения холодоустойчивости велико, так как многие теплолюбивые растения имеют важное значение для человека. Они подразделяются на полевые – гречиха, кукуруза, просо; овощные – огурцы, томаты, баклажаны, перцы; бахчевые – арбузы, дыни, тыквы.

Изучение холодоустойчивости необходимо для повышения урожайности теплолюбивых растений в условиях неустойчивых температур.

Теплолюбивые растения обладают неодинаковой устойчивостью к пониженным температурам, что объясняется различной чувствительностью их органов.

Пониженные температуры замедляют прорастание семян, так как при этом происходит торможение поглощения воды, снижение активности ферментов и замедление развития зародыша.

Еще одним из характерных внешних проявлений действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их роста. При этом нарушается соотношение между ростом корней и надземных органов. Изучение проблемы на клеточном уровне показало, что пониженные температуры увеличивают время подготовки клеток к делению и продолжительность митотического цикла в основном за счет увеличения длительности профазы. При этом снижается число делящихся клеток. Кроме того, замедляется скорость перехода меристематических клеток в стадии растяжения и дифференциации. Важным проявлением действия понижен-

ных температур на теплолюбивые растения является замедление их развития. Продолжительность периода вегетации растений увеличивается за счет увеличения ранних фаз по мере понижения температуры и возрастания ее суточных колебаний. Повреждение растений холодом часто выражается в хлорозе (побелении, пожелтении) листьев, что является следствием разрушения хлорофилла. При резком сильном охлаждении, не достигающем, однако, до замерзания, наблюдаются потеря тургора и завядание. Не все части растения повреждаются одинаково. У травянистых обычно более чувствительны к охлаждению старые части, а у древесных – молодые. У некоторых растений раньше повреждаются листья (огурцы, фасоль), а у других – стебель (кукуруза, гречиха).

При неблагоприятном действии пониженных температур лед в растении не образуется совершенно или, при заморозках, появляется на короткое время. Следовательно, основными причинами повреждений являются внутренние физиологические расстройства. Прежде всего, происходит изменение состояния клеточных мембран: резко возрастает их проницаемость по отношению к воде и к ионам. Клетка не контролирует выход веществ, что приводит к другим нарушениям. С изменением мембран связано возрастание вязкости коллоидов цитоплазмы. Это вызывает нарушения обменно-ферментативных процессов: они замедляются, но неравномерно. Сначала сильнее подавляются синтетические процессы, в то время как гидролитические не только остаются на прежнем уровне, но могут даже усиливаться, обуславливая нарушение обменных процессов, накопление продуктов полураспада, среди которых могут быть ядовитые для растения вещества (спирты, альдегиды, аммиак).

Одним из наиболее чувствительных к пониженным температурам процессов является дыхание. Его интенсивность в зависимости от глубины охлаждения может значительно изменяться.

Считается, что для более приспособленных форм растений характерно более устойчивое дыхание; у неустойчивых форм оно испытывает значительные колебания. В. Н. Жолкевич пришел к выводу, что пониженные температуры снижают эффективность дыхания. Причиной этого является замедление процесса окислительного фосфорилирования, в основе которого лежит нарушение переноса энергии дыхания на макроэргические соединения, что и вызывает нарушения в сопряжении процессов окисления и фосфорилирования. Имеются данные о прямой связи холодоустойчивости растений с накоплением макроэргических соединений, особенно АДФ и



АТФ. Причина нарушения дыхания и энергетического обмена заключается и в патологических изменениях структуры и функций митохондрий. При пониженных температурах происходят различные изменения в гормональном обмене растения. Прежде всего, уменьшается синтез фитогормонов и негормональных стимуляторов роста, при этом увеличивается образование ингибиторов роста, так что соотношение между ними изменяется, приводя к подавлению роста растения. Однако при пониженных температурах содержание свободных форм фитогормонов может не только уменьшаться, но и увеличиваться за счет освобождения их из связанных форм. Это является своего рода защитной реакцией на повреждающее действие. Пониженные температуры вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, которое в зависимости от возраста, физиологического состояния и температуры может иметь обратимый и необратимый характер. У более холодоустойчивых растений возможна адаптивная температурная перестройка фотосинтеза. Охлаждение подавляет формирование пластидного аппарата, нарушает структуру хлоропластов, снижает содержание в них пигментов вследствие нарушения их биосинтеза, нарушает имеющиеся связи хлорофилла с белково-липидным комплексом. Снижение интенсивности фотосинтеза может быть связано и с вторичными явлениями: накопление большого количества углеводов в листьях при действии холода затрудняет работу фотосинтетического аппарата. Механизмы нарушения фотосинтеза пониженными температурами исследованы недостаточно. Имеются лишь некоторые сведения о подавлении процесса фосфорилирования, реакции Хилла, активности НАДФ-малатдегидрогеназы и пируватфосфокиназы.

При пониженных температурах у теплолюбивых растений наблюдается также нарушение водного режима. Это происходит вследствие уменьшения поглощения воды корневой системой, что объясняется снижением ее активности или повреждением. Пониженные температуры вызывают также снижение интенсивности транспирации и падение водоудерживающей способности листьев. В то же время замечено уменьшение количества свободной и увеличение количества связанной воды в клетках. Снижение интенсивности транспирации объясняют уменьшением количества свободной воды, а падение водоудерживающей способности – нарушением коллоидных свойств белковых молекул цитоплазмы. Растения с повышенной устойчивостью обладают более высоким содержанием свободной воды и повышенной водоудерживающей способностью тканей. Нарушения водного режима у теплолюбивых растений приводят к появле-

нию водного дефицита в надземных органах с последующим их завяданием. Пониженные температуры оказывают влияние и на минеральное питание растений.

З. И. Журбицкий установил, что происходит изменение скорости поглощения минеральных элементов при различных температурах в зоне корней. На холодных почвах подавляется поглощение азота, особенно нитратной формы. Отмечено значительное замедление его включения в состав аминокислот и белков, что изменяет количественные соотношения между аминокислотами в белках. При пониженной температуре аммиак не может связываться в аминокислоты, что приводит к отравлению растения. Пониженные температуры почвы затрудняют поглощение фосфора корнями, а затем его передвижение в надземную часть. В растениях снижается доля органических форм фосфора и повышается содержание неорганического, что является следствием нарушения фосфорилирования и распада органических соединений фосфора. Пониженные температуры замедляют и поглощение калия, однако, в меньшей мере, чем азота и фосфора.

Таким образом, пониженные температуры вызывают нарушение многих физиологических процессов у теплолюбивых растений, что в конечном счете вызывает снижение их продуктивности. Эти нарушения более значительны у менее устойчивых форм растений. Они зависят от возраста, физиологического состояния растения, а также от напряженности повреждающего фактора – температуры и продолжительности ее воздействия. У каждого растения есть фазы, когда оно лучше переносит пониженные температуры или повреждается сильнее. Свое влияние на выносливость оказывает физиологическое состояние: более устойчивы здоровые, хорошо развитые растения. Наконец, степень повреждения зависит и от напряженности повреждающего фактора, то есть от особенностей сочетания температуры и времени ее воздействия: более низкие температуры при кратковременном воздействии могут оказывать такое же влияние, как более высокие при продолжительном.

## **10.6. Засухо- и жароустойчивость**

Вода является основной составной частью растений. Она принимает участие в процессах транспорта веществ, метаболизме, терморегуляции, обуславливает структуру клетки и тургорное состояние всего растения. Подсчитано, что с занимаемой площади пшеница при среднем урожае 1,7 –

1,8 т/ га расходует 300 – 320 мм воды, что часто существенно превышает количество осадков, выпавших за период вегетации. Значительный недостаток воды в воздухе и почве тормозит рост и развитие растений, а следовательно, снижает урожай. В засушливые годы в районах Нечерноземья отмечается потеря 1/3 урожая сельскохозяйственных культур, особенно зерновых (по сравнению со средним урожаем, выращенным в оптимальных условиях). Поэтому проблемы повышения засухоустойчивости растений являются общебиологическими и необходимость их решения продиктована потребностью получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур в неблагоприятных условиях засухи.

В нашей стране губительное влияние засухи на растения всегда было в центре внимания правительства и общественности, так как главные земледельческие районы страны расположены в зоне недостаточного увлажнения. Поэтому изучение засухи и ее физиологического действия на растения в России было начато на заре развития науки о физиологии растений. Первым, кто обратил внимание на явление засухи, был К. А. Тимирязев (1948). Его статья «Борьба растения с засухой» – отклик на страшную засуху 1891г. в Поволжье, которая в условиях дореволюционной России вылилась в национальное бедствие. Позднее крупные работы по водному обмену растений и засухоустойчивости были выполнены Н.А. Максимовым, А.М. Алексеевым и др. физиологами.

Прежде чем рассматривать вопросы засухоустойчивости, необходимо установить, что такое засуха. Засухой обычно считается продолжительный ненормально сухой бездождный период, обусловленный высоким атмосферным давлением и сопровождающийся высокой температурой и низкой влажностью воздуха. В такой период объем испарения воды во много раз превышает количество выпавших осадков.

Часто в определениях засухи отсутствует объект воздействия засухи – само растение, которое, собственно, и является мерилем действия засушливой погоды. Н. А. Максимов в свое время отмечал, что засуху нельзя представлять просто как определенную степень сухости и нагретости воздуха и как малое содержание воды в почве. Правильнее называть засухой такую комбинацию атмосферных и почвенных условий, при которых происходит глубокое и длительное нарушение водного режима растений. Засуха может быть только там, где есть растения, мы познаем ее только через действие на растения. Различают два типа засухи: атмосферную и почвенную. Атмосферная характеризуется низкой влажностью воздуха при доста-

точном содержании воды в почве. Она вызывает временное обезвоживание растений – полуденный водный дефицит вследствие того, что транспирация превышает поступление воды. В ночные часы при замедлении или полном прекращении транспирации растение вновь набирает необходимое количество воды. Атмосферная засуха считается менее опасной, чем почвенная, если она не сопровождается суховеем или мглой. При суховее – сухом горячем ветре – растения могут совершенно высохнуть в течение нескольких часов. При длительном отсутствии дождя атмосферная засуха переходит в почвенную, когда содержание воды в почве снижается до пределов недоступной влаги. Эта засуха более опасна, она вызывает длительное завядание, которое может окончиться гибелью растения. Многие растения приспосабливаются к неблагоприятным условиям засухи, у них развивается засухоустойчивость, то есть способность переносить засуху без значительного снижения урожая. Таким образом, существуют засухоустойчивые и незасухоустойчивые растения, которые различаются между собой тем, что недостаток воды оказывает на первые гораздо меньшее физиологическое действие, чем на вторые.

Недостаток воды в тканях растений создается, когда расход воды при транспирации превышает ее поступление. Водный дефицит может возникнуть в жаркую солнечную погоду к середине дня, при этом увеличивается сосущая сила листьев, что активизирует поступление воды из почвы. Растения регулируют уровень водного дефицита, меняя открытость устьиц. Обычно при завядании листьев водный дефицит их восстанавливается в вечерние и ночные часы (временное завядание). Глубокое завядание наблюдается при отсутствии в почве доступной для растения воды. Это завядание чаще всего приводит растения к гибели.

Характерный признак устойчивого водного дефицита – сохранение его в тканях утром, а также прекращение выделения пасоки из срезанного стебля. Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов. При длительном завядании снижается активность ферментов синтеза и активируются гидролитические процессы, в частности протеолиз, что ведет к увеличению содержания в клетках низкомолекулярных белков. В результате гидролиза полисахаридов в тканях накапливаются растворимые углеводы, отток которых из листьев замедлен. Под влиянием засухи в листьях снижается количество РНК вследствие уменьшения ее синтеза и активации рибонукле-

аз. В цитоплазме наблюдается распад полирибосомных комплексов. Изменения, касающиеся ДНК, происходят лишь при длительной засухе. Из-за уменьшения свободной воды возрастает концентрация вакуолярного сока. Изменяется ионный состав клеток, облегчаются процессы выхода из них ионов. В большинстве случаев суммарный фотосинтез при недостатке влаги снижается, хотя иногда на начальных этапах обезвоживания наблюдается некоторое увеличение его интенсивности.

Снижение скорости фотосинтеза может быть следствием: 1) недостатка  $\text{CO}_2$  из-за закрывания устьиц, 2) нарушения синтеза хлорофиллов, 3) разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования, 4) изменений в фотохимических реакциях и реакциях восстановления  $\text{CO}_2$ , 5) нарушения структуры хлоропластов, 6) задержки оттока ассимилятов из листьев при длительном водном дефиците. При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, значительно усиливается интенсивность дыхания (возможно, из-за большого количества субстратов дыхания – сахаров), а затем постепенно снижается. У засухоустойчивых растений в этих условиях существенных изменений дыхания не наблюдается или отмечается небольшое усиление. В условиях водного дефицита быстро тормозится клеточное деление и особенно растяжение, что приводит к формированию мелких клеток. Вследствие этого задерживается рост самого растения, особенно листьев и стеблей. Рост корней в начале засухи даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. Корни реагируют на засуху рядом защитных приспособлений: опробковением, суберинизацией экзодермы, ускорением дифференцировки клеток, выходящих из меристемы, и др.

Таким образом, засуха оказывает сильное и разностороннее действие на физиологические процессы, происходящие в растениях, изменяет большинство из них. Все эти изменения сильнее выражены у растений, чувствительных к засухе, чем у засухоустойчивых. Растения в течение вегетации в разные периоды своего развития обнаруживают неодинаковую чувствительность к недостатку воды. Устойчивость к засухе падает, например, во время образования генеративных органов. (Это объясняется повторением того процесса развития, который прошли в своей эволюции наземные растения, вышедшие из воды на сушу: жизнь зародилась в воде, и половой процесс совершался в водной среде, поэтому образование органов цветка и созревание пыльцы происходит только при достаточном содержании воды в растении). Такие периоды у растений называются критическими. Осо-

бенно резко выражен критический период у хлебных злаков. Засуха в этот период снижает урожай за счет уменьшения числа зерен в колосе и абсолютной массы зерна. У злаков во время засухи повреждается пыльца и процесс оплодотворения протекает ненормально, отчего в растениях наблюдается череззерница. У двудольных в критический период засухой повреждается семяночка, что приводит к снижению числа завязавшихся семян. Критический период у засухоустойчивых растений бывает короче, чем у незасухоустойчивых, поэтому первые легче переносят недостаток воды и в этот период. В процессе онтогенеза растение формирует засухоустойчивость под влиянием условий существования. Даже на одном растении не все листья равноценны по этому качеству: листья верхних ярусов более устойчивы к засухе (они приобретают ксероморфное строение из-за недостатка воды), у них большее число устьиц на единице поверхности, хорошо развита проводящая система, клетки и межклетники мелкие, палисадная паренхима лучше сформирована, чем губчатая, клетки эпидермиса покрыты более плотной оболочкой.

#### 4.3. Влияние перегрева на физиологические процессы

Во время засухи наряду с обезвоживанием происходит перегрев растений. При действии высоких температур (35°C и выше) наблюдаются два типа изменения вязкости цитоплазмы: чаще увеличение, реже снижение. Возрастание вязкости цитоплазмы замедляет ее движение, но процесс обратим даже при 5-минутном воздействии температуры 51°C.

Развитие признаков повреждения в клетках листьев традесканции по мере увеличения температуры при пятиминутном нагревании. Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеток для мочевины, глицерина, эозина и других соединений. В результате экзоосмоса веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температурах выше 35°C вновь отмечается рост осмотического давления из-за усиления гидролиза крахмала и увеличения содержания моносахаров. У листьев традесканции выход электролитов индуцируется под влиянием температуры, более высокой по сравнению с температурой, меняющей вязкость цитоплазмы и ее движение. При этом потеря свойства полупроницаемости тонопласта (оцениваемая по выходу антоциана) вызывается лишь кратковременным действием очень высоких температур (57 – 64°C). Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Гидролиз полимеров, в частности белков, ускоряющийся при водном дефиците, значительно активизируется при высокотемпературном стрессе. Распад белков

идет с образованием аммиака, который может оказывать отравляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается увеличение содержания органических кислот, связывающих избыточный аммиак. Еще одним способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой. В других случаях (суккуленты) жаростойкость определяется высокой вязкостью цитоплазмы и повышенным содержанием прочно связанной воды.

Растения, как и другие живые организмы, отвечают на внезапное повышение температуры быстрой активацией небольшой группы генов, кодирующих белки теплового шока (БТШ). Система БТШ – очень древняя и консервативная. Она возникла задолго до появления на Земле зеленых растений. Функция БТШ у прокариот заключается в обеспечении выживания индивидуальной клетки при экстремальных температурах. Растения же, как правило, состоят из огромного количества клеток, каждая из которых подобно прокариотическим клеткам отвечает на гипертермию индукцией экспрессии генов теплового шока и тем самым запускает программу собственного выживания. Интересно, что растение как целый организм не может контролировать работу системы теплового шока в собственных клетках. Это означает, что БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма. Повышение температуры среды обитания на 10 – 150 С по сравнению с ее оптимальной величиной для данного вида инициирует полное перепрограммирование метаболизма, которое обеспечивает поддержание жизни клетки в жестких, «аварийных» условиях. Оно заключается в возникновении БТШ и «отключении» биохимических путей, несущественных для выживания при гипертермии. Растения отвечают на тепловой шок очень быстрой индукцией экспрессии генов теплового шока и массивным синтезом кодируемых ими белков. Так, мРНК белков теплового шока обнаруживаются в клетках уже через 3 – 5 мин после повышения температуры, а сами белки – через 10 – 15 мин. Максимальное содержание БТШ наблюдается через 0,5 – 3,5 ч. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер. Транзитный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при нелетальном повышении температуры. Одновременно с торможением работы системы теплового шока восстанавливается

«нормальный» клеточный метаболизм, но уже адаптированный к работе в новых условиях. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации.

В настоящее время выделяют 5 групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофиллы и человека идентичны на 75 %. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы БТШ растений по сравнению с белками других организмов является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15 – 30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. БТШ локализуются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах и функционируют в клетках в виде высокомолекулярных комплексов. Система БТШ достаточно специфична по отношению к высокой температуре. Синтез всех белков теплового шока происходит лишь при повышении температуры, хотя отдельные компоненты этой системы синтезируются и в ответ на действие стрессоров другой природы. Например, в дрозофилле свыше 100 разных факторов индуцируют синтез индивидуальных БТШ. В растениях сои транскрипция гена одного из низкомолекулярных БТШ увеличивалась в 5 – 10 раз в ответ на действие не только теплового, но и солевого шока, ионов тяжелых металлов, ингибиторов окислительного фосфорилирования и высоких концентраций гормонов. Механизмы, обеспечивающие максимальную скорость синтеза БТШ. Непременным условием выживания организма при повреждающем действии высокой температуры является максимальная скорость активации генов теплового шока и синтеза кодируемых ими белков. Как же организм решает эту проблему?

Известно, что гены эукариот состоят из экзонов и интронов. Самым медленным этапом экспрессии генов в эукариотических клетках является сплайсинг. Чтобы обеспечить максимальную скорость экспрессии генов теплового шока и тем самым увеличить вероятность выживания организма



в экстремальных условиях, необходимо до минимума сократить время, затрачиваемое клеткой на сплайсинг мРНК. Для решения этой проблемы эволюция пошла самым радикальным путем, вообще удалив интроны из генов теплового шока, исключив тем самым необходимость сплайсинга. Поэтому гены теплового шока принадлежат к немногочисленной группе эукариотических генов, скорость экспрессии которых является максимальной.

Высокая скорость индукции экспрессии генов теплового шока при гипертермии обусловлена также очень эффективным механизмом их активации в ответ на повышение температуры (рис. 25).

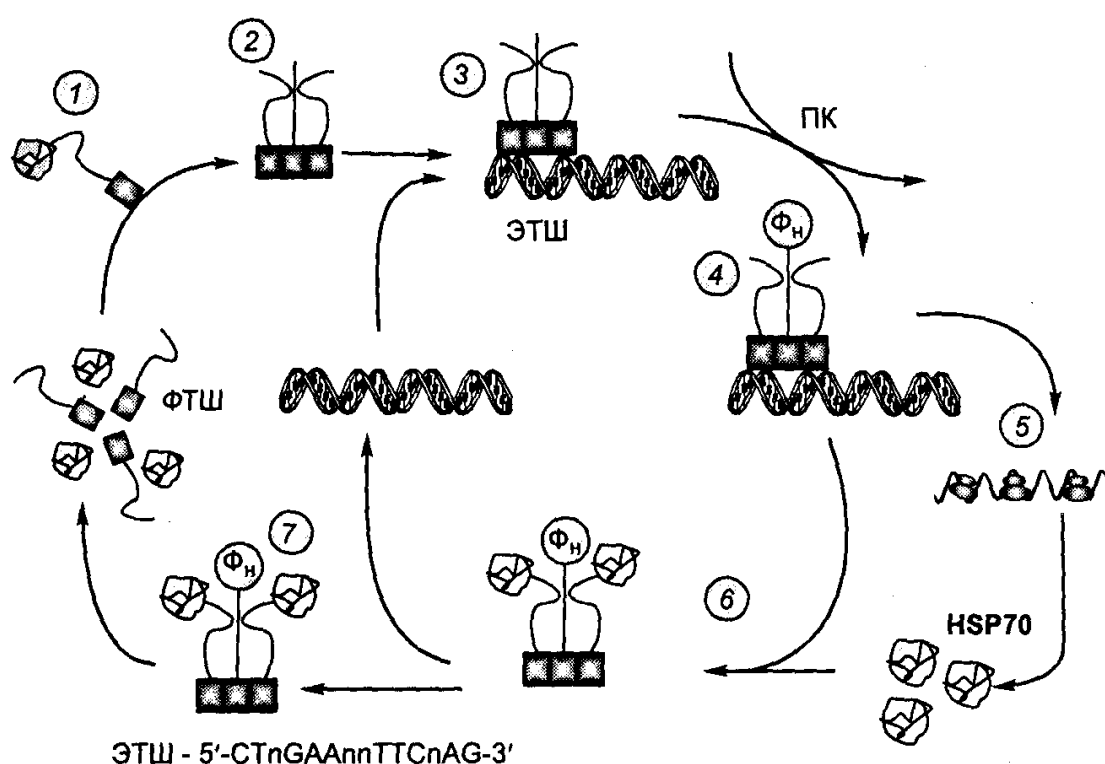
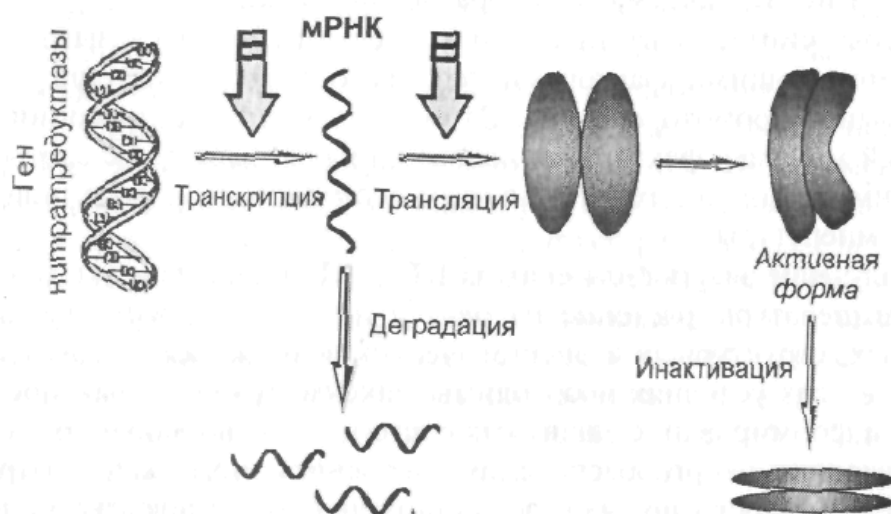


Рис. 25. Индукция экспрессии гена БТШ-70: ЭТШ – элемент теплового шока; ФТШ – фактор теплового шока; ПК – протеинкиназа; Фн – остаток фосфора; 1 – комплекс ФТШ с БТШ-70; 2 – освобождение ФТШ от БТШ-70 при повышении температуры и образование комплекса из трех ФТШ; 3 – триплет ФТШ узнает ЭТШ; 4 – один из ФТШ фосфорилируется протеинкиназой, что индуцирует экспрессию гена ТШ; 5 – на мРНК синтезируются БТШ-70; 6 – БТШ-70 связываются с ФТШ, это приводит к диссоциации комплекса ФТШ и ЭТШ; 7 – триплет ФТШ распадается до очередного повышения температуры

Из представленной схемы видно, что каждый ген теплового шока содержит в своей промоторной области регуляторный фрагмент, так называемый элемент теплового шока (ЭТШ). ЭТШ является мишенью для регуляторного белка – транс-фактора, фактора теплового шока (ФТШ). При нормальной температуре ФТШ неактивен и, как мономер, образует комплекс с соответствующим белком теплового шока. При повышении температуры этот комплекс диссоциирует и ФТШ приобретает способность образовывать тримерную структуру с двумя регуляторными белками. В форме тримера фактор теплового шока приобретает способность узнавать регуляторную область в промоторе соответствующего гена и связываться с ней. После связывания с элементом теплового шока тримерная структура фактора фосфорилируется, что позволяет ей начать транскрипцию гена теплового шока, приводящую к синтезу соответствующей мРНК и последующему новообразованию кодируемого ею белка. Вновь синтезированные белки теплового шока связываются с соответствующими факторами теплового шока, пока еще соединенными с промотором гена. Затем весь комплекс диссоциирует, каждый мономер фактора теплового шока связывается с соответствующим белком и находится в этом состоянии до нового повышения температуры. Получение энергии для синтеза БТШ. При действии экстремальной температуры растение находится на пределе своих функциональных, структурных и энергетических возможностей. Для выживания в этих условиях необходимы максимально быстрая мобилизация и формирование защитных систем, что невозможно без соответствующего энергообеспечения. Особенно много энергии требуется для быстрого новообразования большого количества молекул БТШ, однако при повреждающем действии высокой температуры АТФ используется не только для образования защитных белков, но и для поддержания основных жизненных функций клетки. Следовательно, в этих условиях идет жесткая конкуренция между «аварийными» защитными системами и «нормальным» клеточным метаболизмом.

Исчерпав имеющиеся в клетке энергетические ресурсы (дыхательные субстраты, восстановленные коферменты), растение переходит к быстрому отключению «нормальных» метаболических путей, не связанных с выживанием организма в экстремальных условиях. Роль биологических «выключателей» различных биохимических процессов выполняют скоростylimитирующие регуляторные белки. Так, например, перенесение зародышей куколя с 300 С на 450 С вызывает блокирование ассимиляции

неорганического азота. Это происходит за счет ингибирования транскрипции гена нитратредуктазы – ключевого фермента ассимиляции нитрата – и разрушения имеющихся мРНК, необходимых для синтеза этого фермента и полной инактивации существующих в клетке молекул нитратредуктазы (рис. 26). Частичное ингибирование «нормального» клеточного метаболизма на фоне интенсивного повреждения является одним из необходимых условий выживания. Столь жесткая экономия энергетических ресурсов позволяет клетке синтезировать огромное количество белков теплового шока. Попытаемся понять, как БТШ защищают клетку от гибели.



*Рис. 26. Блокирование высокой температурой экспрессии гена нитратредуктазы*

Экспрессия генов теплового шока и синтез соответствующих белков в ответ на повышение температуры сопровождается, как правило, повышением термоустойчивости организма. Об этом свидетельствуют многочисленные результаты генетических, молекулярно-биологических и, в меньшей мере, физиологических экспериментов. Установлено, например, что клетки *E. coli* или дрожжей, дефектные по одному или нескольким генам теплового шока, погибают при более низких температурах по сравнению с клетками дикого типа. Меньшую устойчивость к высокой температуре имеют также клетки растений, синтезирующие БТШ с нарушенной структурой. Нарушение структуры БТШ происходит, если во время их синтеза обычные аминокислоты заменяются на «испорченные». Напротив, трансгенные организмы, способные к новообразованию больших коли-

честв индивидуальных БТШ, как правило, оказываются более устойчивыми, хотя из этого правила есть некоторые исключения.

В настоящее время защитная роль практически всех групп БТШ описывается при помощи модели молекулярного «шаперона» (от фран. *chaperon* – нянька). Это название очень точно отражает суть защитной роли БТШ. Предполагается, что в экстремальных условиях БТШ в индивидуальном порядке «опекают» функционирование конкретных макромолекул, мембран, клеточных структур и освобождают клетки от поврежденных компонентов, что и позволяет поддерживать клеточный гомеостаз в экстремальных условиях.

В соответствии с этой моделью БТШ повышают термоустойчивость клеток, обеспечивая следующие процессы: - АТФ-зависимую стабилизацию нативной пространственной структуры белков, необходимую для проявления их биологической активности; - правильную сборку олигомерных структур в условиях гипертермии; - стабилизацию при стрессе ферментов и мРНК, участвующих в синтезе белков «нормального» клеточного метаболизма; - транспорт веществ через мембраны, например хлоропластов и митохондрий; - дезагрегацию неправильно собранных макромолекулярных комплексов; - «освобождение» клетки от денатурированных макромолекул и реутилизацию входивших в них мономеров с помощью убиквентинов.

Убиквентины – это целый класс низкомолекулярных белков теплового шока, выполняющих в клетке роль санитаров. Экспрессия генов убиквентинов индуцируется, подобно генам других БТШ, в ответ на внезапное повышение температуры. Они обладают уникальной способностью безошибочно распознавать макромолекулы с нарушенной структурой, «метить» их и разрушать. Механизм действия убиквентиновой системы у растений крайне сложен и требует участия ряда дополнительных белковых молекул. Убиквентины имеются лишь в эукариотических клетках. Однако в клетках прокариот также имеются индивидуальные БТШ, обладающие протеолитическими свойствами, что свидетельствует о важности данной системы для выживания организма в экстремальных условиях.

Таким образом, если анатомические и физиологические приспособления, возникшие у растения в процессе филогенеза, не могут защитить его от экстремальной температуры, то выживание растения в первый момент повреждающего действия будет определяться почти исключительно скоростью и эффективностью синтеза белков теплового шока. Однако БТШ защищают клетки лишь в течение очень небольшого времени. Синтез

БТШ имеет выраженный транзитный характер. Длительный синтез БТШ невозможен из-за крайне высокой потребности в энергии. Белки теплового шока, предотвращая быструю гибель организма, создают тем самым условия для формирования более совершенных долговременных механизмов адаптации.

### 10.7. Приспособление растений к засухе

Как уже отмечалось, неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. Еще в 1895 г. Е. Варминг (Дания) разделил растения на 4 основных типа: ксерофиты, мезофиты, гидрофиты, гигрофиты.

Ксерофиты (греч. *xeroh* – сухой) – растения засушливых мест: полупустынь, саванн, степей – где воды в почве мало, а воздух сухой и горячий. Из культурных растений к этой группе относится сорго.

Гигрофиты (греч. *hygros* – влажный) – наземные растения, обитающие в районах с большим количеством осадков и высокой влажностью воздуха. Наиболее типичными представителями гигрофитов являются обитатели влажной и теплой атмосферы тропических и наших тенистых лесов.

Гидрофиты (греч. *hidro* – вода) – водные растения с листьями, частично или полностью погруженными в воду или плавающими. К гидрофитам относится рис. Мезофиты (греч. *mesos* – средний, промежуточный) – растения, произрастающие в условиях умеренной влажности. Засухостойчивость – это способность растений в течение онтогенеза переносить засуху и осуществлять в этих условиях рост и развитие благодаря наличию ряда приспособительных свойств.

У растений засушливых местообитаний – ксерофитов – выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи. Растения используют три основных способа защиты: 1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания), 2) перенесение высыхания, 3) избегание периода засухи. Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках. Группа ксерофитов очень разнородна. По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П. А. Генкелю):

1. Суккуленты (по Н. А. Максиму – ложные ксерофиты) – растения, запасующие влагу (кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай). Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых толстой кутикулой, во-

лосками. Транспирация, фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

2. Несуккулентные виды по уровню транспирации делятся на несколько групп.

а) Настоящие ксерофиты (эвксерофиты – полынь, вероника беловочайная и др.). Растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине.

б) Полуксерофиты (гемиксерофиты – шалфей, резак и др.). Обладают интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод. Плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху. Вязкость цитоплазмы у них невелика.

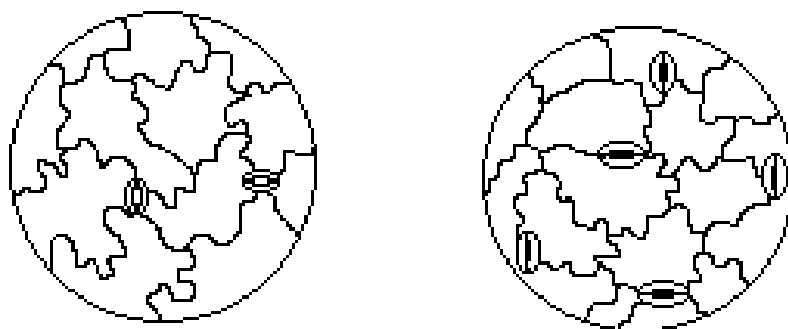
в) Стипаксерофиты – степные злаки (ковыль и др.) приспособлены к перенесению перегрева, быстро используют влагу летних дождей, но переносят лишь кратковременный недостаток воды в почве.

г) Пойкилоксерофиты (лишайники и др.) не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (анабиоз). Способны переносить высыхание.

3. Эфемеры – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях). Изучая физиологическую природу засухоустойчивости ксерофитов, Н. А. Максимов показал, что эти растения не являются сухолюбивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды.

Растения-мезофиты также могут приспособливаться к засухе. Изучение приспособлений листьев к затрудненным условиям водоснабжения показало, что анатомическая структура листьев различных ярусов на одном и том же растении зависит от уровня водоснабжения, освещенности и т.д. Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, больше устьиц на единицу поверхности, а размер их меньше, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная паренхима и т.д. Такого рода закономерности изменений листового аппарата получили название закона Заленского.

Было выяснено, что более высоко расположенные листья часто падают в условия худшего водоснабжения (особенно у высоких растений), но обладают более интенсивной транспирацией. Устьица у листьев верхних ярусов даже при водном дефиците дольше остаются открытыми. Это, с одной стороны, поддерживает процесс фотосинтеза, а с другой – способствует увеличению концентрации клеточного сока, что позволяет им оттягивать воду от ниже расположенных листьев. Поскольку сходные особенности строения свойственны ряду ксерофитов, такая структура листьев получила название ксероморфной (рис. 27). Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев – одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как заглубливание устьиц в ткани листа, опушенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.



*Рис. 27. Строение листа: ксероморфное (а) и нексероморфное (б)*

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров. Интересным приспособлением, уменьшающим потерю воды через устьица, обладают суккуленты. Благодаря особенностям процесса фотосинтеза (САМ-метаболизм) в дневные часы в условиях высокой температуры и сухости воздуха пустыни их устьица закрыты, поскольку  $\text{CO}_2$  фиксируется ночью.

Детоксикация избытка образующегося при протеолизе аммиака осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците и высокой температуре. Процессы восстановления после прекращения засухи идут успешно, если сохранены от повреждения при недостатке воды и перегреве генетические системы клеток. Защита ДНК от действия засухи состоит в частичном выведении молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, как в случае теплового стресса, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменение количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной и длительной засухе. Засуха вызывает существенные перестройки в гормональной системе растений: уменьшается содержание гормонов-активаторов роста – ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы – и возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена.

Приспособительный характер такого перераспределения очевиден, так как для поддержания роста необходима вода. Поэтому в условиях засухи от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения. При этом на ранних этапах засухи, по-видимому, главную роль играет стремительное возрастание содержания ингибиторов роста, поскольку даже в условиях сбалансированного водоснабжения клеток срочные реакции закрывания устьиц у растений осуществляются за счет ускоренного (в течение нескольких минут при водном дефиците 0,2 МПа) увеличения содержания АБК. Пороговые величины водного потенциала, вызывающие увеличение АБК у растений-мезофитов, могут зависеть от степени засухоустойчивости растений: для кукурузы это 0,8 МПа, для сорго – 1 МПа. Содержание гормона в тканях в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/ г сырой массы в час. Закрывание устьиц уменьшает потерю воды через транспирацию.

Кроме того, АБК способствует запасанию гидратной воды в клетке, поскольку активизирует синтез пролина, увеличивающего осмотическую активность клетки в условиях засухи. АБК тормозит также синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина. Таким образом, увеличение содержания АБК при водном дефиците уменьшает потерю воды через устьица, способствует запасанию гидратной воды белками и переводит обмен веществ клеток в режим «покоя». В условиях водного стресса отмечается значительное выделение этилена. Так, в листьях пшеницы при уменьшении содержания воды на 9 % образование этилена воз-



растает в 30 раз в течение 4 ч. Выяснено, что водный стресс увеличивает активность синтетазы 1-аминоциклопропанкарбоновой кислоты, катализирующей ключевую реакцию биосинтеза этилена. При улучшении водного режима выделение этилена возвращается к норме. У многих растений при действии засухи (воздушной и почвенной) обнаружено также накопление ингибиторов роста фенольной природы (хлорогеновой кислоты, флавоноидов, фенолкарбоновых кислот). Отмеченные выше изменения содержания фитогормонов-ингибиторов наблюдаются у растений-мезофитов при засухе. У пойкилоксерофитов, переходящих при наступлении засухи в состояние анабиоза, прекращение роста не связано с накоплением ингибиторов роста.

Снижение содержания гормонов-активаторов роста, в частности ИУК, происходит, по-видимому, вслед за остановкой роста. Например, в листьях подсолнечника, в верхушках стеблей и колосках пшеницы и других растений рост начинает подавляться уже при влажности почвы, составляющей 60 % от полевой влагоемкости, а количество ауксинов заметно снижается в условиях почвенной засухи при влажности почвы около 30 % от полевой влагоемкости. Уменьшение ауксина в тканях при засухе может быть связано с низким содержанием его предшественника – триптофана, а также с подавлением транспорта ауксинов по растению. Обработка растений в условиях засухи растворами ауксина, цитокинина, гиббереллина усугубляет отрицательное действие засухи. Однако опрыскивание растений цитокинином в период восстановления после засухи значительно улучшает состояние растений. Кроме того, цитокинин увеличивает жаростойкость растений (в частности, улучшает всхожесть семян). Как предполагает О. Н. Кулаева (1973), это защитное действие цитокининов может быть связано с их влиянием на структурное и функциональное состояние макромолекулярных компонентов клетки, в частности на мембранные системы.

Защита растений от засухи производится различными путями. Селекция на засухоустойчивость – выведение засухоустойчивых сортов – является в России традиционным направлением. Она ведется в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока (г. Саратов), в Мироновском институте селекции и семеноводства, в Селекционно-генетическом институте (г. Одесса) и в других селекционных учреждениях. Выведенные засухоустойчивые сорта (например, пшеница Миронов-

ская юбилейная-50) распространяются по всему миру. Агротехнические приемы защиты растений от засухи разделяются на две группы:

1) повышение содержания воды в почве – полив, снегозадержание, задержание талых вод;

2) экономное расходование воды, достигаемое рыхлением.

В плотной почве много капилляров, по которым вода интенсивно поднимается в верхние слои и испаряется. Рыхление разрушает их, и влага сохраняется в почве. Этой же цели служит борьба с сорняками – они затевают растения, поглощают минеральные вещества и воду из почвы. Сорняки более устойчивы к неблагоприятным условиям (например, к засухе), чем культурные растения. Более ранний сев яровых во влажную почву способствует лучшему развитию корневой системы и, следовательно, повышению устойчивости. Важное значение имеют регулирование корневого питания и достаточная обеспеченность растений макро- и микроэлементами. Известно, что азот, фосфор и калий улучшают коллоидно-химические свойства цитоплазмы и обводненность клеток. Микроэлементы бор, кобальт, марганец, цинк усиливают синтез гидрофильных коллоидов цитоплазмы, улучшают поглотительную способность корней и весь водообмен растений. Следовательно, рациональное внесение элементов минерального питания перед посевом и в виде подкормок значительно влияет на количество коллоидов, степень их гидратации, вязкость цитоплазмы и на характер обмена веществ, что приводит к повышению засухоустойчивости.

Известны специальные способы повышения засухоустойчивости. П. А. Генкелем предложен метод предпосевного закаливания семян к засухе. Давно замечено, что растения, перенесшие небольшую засуху, повторную переносят более легко, однако при этом оказываются менее урожайными. Поэтому подобное закаливание растений к засухе неприемлемо. Тогда возникла мысль перенести засуху на более раннее время – на период набухания семян, что впоследствии оправдалось. Закаливание проводится таким образом.

Семена сельскохозяйственных культур перед посевом замачивают (на 1 кг семян 0,5 л воды), оставляют для набухания 1–2 суток, а затем подсушивают. В результате этого повышается засухоустойчивость растений и увеличивается урожайность. Это объясняется адаптацией точек роста зародыша семени, а затем и взрослого растения к частичному обезвоживанию протопласта под действием засухи.

Под влиянием закаливания в клетках проростков повышается гидрофильность коллоидов и осмотическое давление, что приводит к повышению водоудерживающей силы биокolloидов протопласта, усилению интенсивности фотосинтеза и всего обмена веществ. У закаленных растений развивается анатомо-морфологическая структура, характерная для засухоустойчивых форм, и они имеют более развитую корневую систему. Закаленные растения получают высокую засухоустойчивость, но не снижают урожая и при достаточном увлажнении. 4.6. Орошение как основной путь борьбы с засухой Орошение – древний прием земледелия – получило новое развитие в нашей стране как важнейший прием борьбы с засухой. Оно дает возможность получения дополнительной продукции с единицы площади. В то же время к орошаемым землям предъявляются требования высокой экономической эффективности, что возможно только при высокой их продуктивности. Орошение оказывает прямое и косвенное действие. Косвенное влияние заключается в изменении микроклимата участка. Увеличение количества воды в почве и в воздухе приводит к усилению испарения и снижению температуры воздуха и почвы. Так смягчается микроклимат и улучшаются условия существования растений. Прямое влияние орошения – это его действие на физиологические процессы в растении. Оно способствует обводнению тканей, увеличению транспирации, изменению коллоидно-химических свойств цитоплазмы в благоприятную сторону, нормализации процессов обмена (главным образом, увеличению синтетических процессов), активизации роста и фотосинтеза, снижению интенсивности дыхания.

К процессу орошения предъявляются такие требования как экономичность, продуктивность, рациональное использование и охрана водных ресурсов. Очень важно определить сроки полива. Редкий полив более экономичен, но для растения благоприятны частые поливы. Нередко пытаются установить сроки полива растений механически, поделив оросительную норму на число поливов, но это не лучший метод. Срок полива определяют также по влажности почвы. Оптимальным считается показатель 80 % от полной полевой влагоемкости. При его снижении до 60 % и ниже производят полив. Но влажность почвы отстает от потребности растений. Оптимальный способ определения потребности растений в воде – по физиологическому состоянию растений (по концентрации клеточного сока, осмотическому давлению). Прием этот требует уточнения и разработки шкалы определения сроков полива в конкретных условиях прорастания расте-

ний. Существует несколько способов полива. Самый древний – поверхностное орошение. Оно может быть лиманным (напуск талых вод) – но этот прием примитивен и в настоящее время не применяется. Более прогрессивно бороздовое орошение, но оно требует устройства дорогостоящих оросительных систем. В последнее время распространилось орошение дождеванием, которое имитирует естественный полив. Оно не требует строительства специальной системы, дождевальные установки легко передвигаются, расход воды при их использовании сравнительно невелик, поэтому данный прием получил широкое распространение. Дождевание к тому же легко сочетать с внесением внекорневых подкормок и регуляторов роста.

### **10.8. Солеустойчивость**

Изучение солеустойчивости растений имеет большое практическое значение, поскольку океаны, воды которых содержат 3 – 4 % солей, занимают около 75% поверхности Земли. Засоленные почвы занимают четверть поверхности суши. Кроме того, треть земель в мире подверглась ирригации и уже изменена в сторону избытка солей вследствие плохого дренажа.

Процессу засоления подвержены значительные площади (более 27 млн. га) на территории Российской Федерации (Нижнее Поволжье, Алтай, Западная и Восточная Сибирь, Южное Зауралье, северо-восточное Прикавказье).

Большое распространение имеют засоленные почвы на юге Украины, в Закавказье, Средней Азии, Казахстане. Значительные площади засоленных почв имеются также в Иране, Афганистане, Ираке, Турции, Сирии, Ливане, странах Аравийского полуострова, Монголии, Индии, Центральном Китае. Широко распространены они в северной и юго-западной частях Африки – в АРЕ, Алжире, Марокко, Тунисе, Индонезии. Много засоленных почв в США, Канаде, Мексике, Аргентине, Чили, Перу, Австралии. В Западной Европе площадь незасоленных земель незначительна – в заметных количествах они встречаются лишь в Венгрии, Румынии, Албании, Италии, Испании, вдоль южного побережья Балтийского моря.

Засоленными называют почвы, содержащие в своем профиле легко-растворимые соли в токсичных для растений количествах.

Засоление почв занимает одно из первых мест среди стрессовых факторов, ограничивающих мировое производство продуктов питания.

Засоленные почвы и современные центры континентального соле-накопления приурочены к жарким областям земного шара, где наблюдается малое количество осадков, большая сухость и высокая температура воздуха в летний период, сильное испарение, значительно превышающее количество атмосферных осадков.

Происхождение засоленных почв исследователи связывают в основном с аридным климатом – периодическим избыточным увлажнением, вызываемым высоким уровнем грунтовых вод, и быстрым испарением влаги. Так, В. А. Ковда указывает, что наиболее типичные и резко выраженные процессы соленакопления в верхнем горизонте почвы приурочены к тем областям аридного климата пустыни, где формируются озерные, почвенные и грунтовые воды

максимальной минерализации. В более ослабленной форме эти процессы характерны и для других районов аридного и субаридного климата – полупустынных сухих степей и даже лесостепей.

Сущность процесса засоления почв заключается в том, что высокий уровень инсоляции резко усиливает испарение и транспирацию почвенной влаги, в результате чего происходит скопление легкорастворимых солей грунтовых вод в верхнем, корнеобитаемом слое почвы. Кроме того, в долинах рек засоление почвы может вызываться высоким уровнем минерализованных грунтовых вод.

Большую роль в аккумуляции водорастворимых солей в почвогрунтах играет растительность. При аэробном разложении органических остатков в них может накопиться большое количество легкорастворимых солей. Кроме того, соли, рассеянные в толщах пород, избирательно поглощаются специфическими видами галофильной растительности (некоторыми видами полыни, солероса) и концентрируются в верхних горизонтах.

Интенсивность перераспределения солей и накопление их в почвах определяются климатом (количеством осадков и величиной испарения), а также фильтрационными свойствами почв, почвообразовательных пород и растворимостью солей.

В течение года общее содержание солей в верхнем горизонте почвы подвержено значительным колебаниям. Это обусловлено водным режимом почвы, наличием в верхнем ее слое нисходящих и восходящих токов воды, переносящих легкорастворимые соли. При этом хлориды передвигаются в

почве быстрее, чем сульфаты, и поэтому в почвах хлоридного засоления содержание солей в горизонтах А и В колеблется с большой амплитудой.

Наименьшее содержание солей в корнеобитаемом слое почвы отмечается в зимне-весенний период, когда талые воды и обильные осадки промывают их в подпочвенные горизонты. С начала лета и до осени содержание солей в верхнем слое почвы закономерно растет.

На этом фоне сезонных изменений наблюдаются временные колебания в содержании солей в почве, вызванные обильными осадками или поливами (при орошении), приводящими к промывке солей вглубь, или резкими повышениями температуры воздуха, или ветрами, усиливающими испарение влаги с поверхности почвы и ведущими к поднятию солей вверх с капиллярной влагой. Отмечается также, что общий уровень влажности почвы влияет на содержание в ней солей. Так, при поддержании постоянной влажности почвы на уровне 55, 65 и 80% от полной влагоемкости (ПВ) содержание суммы

солей и хлора в верхнем метровом слое почвы понижается в обратном от увеличения влажности порядке.

Однако, говоря о взаимоотношениях засоленных почв и растений, необходимо отметить еще один очень существенный момент. В естественных условиях основное количество солей растворено в почвенной влаге и на растения воздействует именно почвенный раствор повышенной концентрации. Поэтому при одинаковом содержании солей в почве (в расчете на ее сухую массу), но при разной ее влажности и, следовательно, при разной концентрации почвенного раствора эффект солевого воздействия на растения будет разным.

Процесс накопления солей, или засоление, бывает двух видов: первичное и вторичное. При первичном засолении распределение солей в почве происходит в результате различных процессов, происходящих в природе. Различают континентальное и морское соленакопление. Вторичное засоление возникает на орошаемых площадях в результате избыточных поливов, которые повышают уровень соленых грунтовых вод и способствует аккумуляции солей в почве.

В процессе засоления почвы накапливаются самые разнообразные соли, которые представляют собой различные соединения катионов:  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  – и анионов:  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ . Чистое засоление почвы каким-либо одним видом соли в природных условиях практически не встречается – обычно в почве присутствуют смеси хлористого и сернокис-

лого натрия в различном отношении друг с другом; в отдельных районах к этим двум основным солям примешивается карбонат натрия.

В результате сложных и разнообразных реакций, происходящих в почвенном растворе, образуются соли:  $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  (глауберова соль),  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , (сода нормальная),  $\text{NaHCO}_3$ ,  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{MgCO}_3$ ,  $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{CaSO}_4$  (гипс),  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ .

Среди солей есть совершенно безвредные, мало вредные и оказывающие на растение сильно ядовитое действие. Но не все растения в равной мере страдают от одной и той же соли. Существует некоторая закономерность в ядовитом действии солей на растения. И если условно принять за единицу степень ядовитости сернокислого натрия ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), то степень ядовитости будет равна для  $\text{NaHCO}_3$  – 3;  $\text{MgCl}_2$  и  $\text{MgSO}_4$  – 3 - 5;  $\text{NaCl}$  – 5 - 6;  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  – 10. То есть наименее ядовитым является сернокислый натрий, а наиболее –  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ . Высокая ядовитость углекислого натрия объясняется тем, что эта соль разлагается и дает едкий натр ( $\text{NaOH}$ ), который особенно сильно действует на растения.

В зависимости от соотношения в почве солей различают несколько типов засоления. При этом их определяют по анионному составу, поскольку, как отмечалось, среди катионов в подавляющем большинстве случаев превалирует только натрий. В наименование типа засоления включаются те анионы, содержание которых превышает 20 % от суммы эквивалентов анионов, извлеченных из почвы водной вытяжкой; преобладающий по количеству ион ставится в названии последним. При наличии в почве соды, ввиду ее особой токсичности для растений, в названии типа солевого состава отражается ее присутствие, если содержание  $\text{HCO}_3^-$  в водной вытяжке превышает 2 м-экв. на 100 г почвы.

Большую роль в изменении состава солей засоленных почв играет относительная подвижность ионов (в корнеобитаемом слое). Подвижность хлоридов в почве больше, чем сульфатов. Это объясняется лучшей растворимостью хлоридов в обменных реакциях. Более медленное передвижение сульфатов обусловлено способностью их взаимодействовать с кальцием поглощающего комплекса.

Основными показателями засоления являются: Химизм солей (качественный состав солей в почве). Независимо от степени засоления в засоленных почвах встречаются примерно одни и те же соли в разных количествах ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{CaCO}_3$ ). Классификация засоленных почв по химизму основана главным образом на соотно-

шении анионов, содержание которых превышает 20 % от общей суммы всех анионов. Степень засоления почвы. По сумме солей, содержащихся в почве, выделяют незасоленные почвы (содержание менее 0,1 % солей), очень слабозасоленные (0,2 – 0,25 % солей), слабо-, средне- и сильнозасоленные почвы и солончаки (2 - 3 % солей). Глубина залегания горизонта с наибольшим содержанием солей. Выделяют незасоленные, засоленные и глубокозасоленные почвы.

В. А. Ковда в зависимости от состава солей в почве и грунтовой воде выделил на всей территории земного шара 3 типа засоления, различающихся по своему генезису.

1 тип – сульфатно-хлоридное (приморское) засоление. Оно типично для береговых низменностей зоны аридного климата – дельты

рек Волги, Нила, Тигра, Евфрата, Хуанхэ, Инда, Ганга, Меконга, Ла-Платы, Рейна, полейдеров Голландии и т.д.

2 тип – хлоридно-сульфатное (континентальное) засоление. Встречается на плато Центральной Азии, в Восточной Африке, Мексике, на Западно-Сибирской и Прикаспийской низменностях, а также в долинах рек Азии, Южной Европы, Северной Африки, Америки.

3 тип – содовое засоление (щелочные почвы). Широко распространено на речных террасах и в муссонных тропиках Азии, в степях Австралии, саваннах Африки, пампасах Латинской Америки, в Калифорнии и некоторых других местах.

В. А. Ковда выделяет четыре «провинции соленакопления» с подчиненными им «областями соленакопления».

«Провинция соленакопления» – обширная территория, отличающаяся более или менее сходными климатическими условиями, что предполагает в случае развития процесса соленакопления образование минерализованных грунтовых вод и засоление почв определенным устойчивым составом солей.

«Область соленакопления» – более узкое понятие. Границы области определяются основными геоморфологическими рубежами местности и до известной степени совпадают с водосборным и солесборным бассейном этой территории.

Провинция хлоридного соленакопления. Здесь в почвах хлориды преобладают над сульфатами и содержится главным образом хлористый натрий и хлористый магний. Хлоридное засоление связано с наиболее



жаркими и засушливыми районами страны и охватывает Прикаспийскую и Иранскую области.

Провинция сульфатно-хлоридного соленакопления. В составе солей здесь хлористый натрий преобладает над сульфатами незначительно. Относятся Турганская, Причерноморская, Балхаш-Зайсанская области и ряд мелких территорий.

Провинция хлоридно-сульфатного соленакопления. Данная провинция включает в основном сухие и полупустынные степи юго-восточной части бывшего СССР – Казахстан, Поволжско-Уральский регион, Ферганскую долину, низовья Зеваршана и дельту реки Амударьи. В почвах сернокислые соли преобладают над хлористыми. Засоление почв небольшое, при этом уменьшаются и размеры соленакопления.

Провинция сульфатно-содового соленакопления. К ней относятся следующие области: Придунайская, Средне-Украинская, Среднерусская, Средне-Волжская, Западносибирская, Восточносибир-

ская и Якутская. Здесь, в основном в степных условиях, соленакопление менее выражено, поэтому количество засоленных почв сокращается.

На накопление солей в почвах в одной и той же зоне или провинции большое влияние оказывает рельеф и дренированность территории. Сильнозасоленные почвы приурочены к различного рода депрессиям, где грунтовые воды находятся близко к поверхности. К таким крупным депрессиям относятся Западносибирская, Туранская, Прикаспийская, Днепровская низменности. Широко распространены засоленные почвы на аллювиальных равнинах и древних террасах. Засоленные почвы и здесь приурочены преимущественно к отрицательным формам рельефа. Ими изобилуют лиманы, старицы и различные впадины.

Рассмотренная классификация засоленных почв – это классификация по качеству засоления. Однако важным критерием является и количественное содержание солей в почве. Существуют разные варианты такой классификации, но наиболее удачной является классификация В.А. Ковды, Б.П. Строгонова и др., которые выделяют 5 степеней засоленности почвы – от практически пресных до солончаков, причем для разных по солевому составу почв эти градации различны. В этой классификации учитывается средняя концентрация солей в сравнительно глубоком верхнем слое почвы (60 – 100 см).

1 степень засоления – это практически незасоленные или очень слабо засоленные почвы. Среднесолеустойчивые сельскохозяйственные культу-

ры здесь хорошо растут и развиваются. Снижения продуктивности не наблюдается. Урожай нормальный. Содержание солей в горизонте 0 – 100 см (сумма солей или плотный остаток) 0,15 – 0,30 %.

При типе хлоридного засоления < 0,15 %.

При сульфатно-хлоридном < 0,20 %.

При хлоридно-сульфатном < 0,25 %.

При сульфатном < 0,30 %.

2 степень засоления – слабозасоленные почвы, которые характеризуются слабым угнетением роста растений и снижением урожая на 10 – 20 %. Содержание солей в почве 0,30 – 0,60 %.

При типе хлоридного засоления 0,15 – 0,30 %.

При сульфатно-хлоридном 0,20 – 0,30 %.

При хлоридно-сульфатном 0,25 – 0,40 %.

При сульфатном 0,30 – 0,60 %.

3 степень засоления. Среднее засоление почвы. Среднее угнетение растений. Снижение урожая на 20 – 50 %. Содержание солей в почве 0,3 – 1,0 %.

При типе хлоридного засоления 0,30 – 0,50 %.

При сульфатно-хлоридном 0,30 – 0,60 %.

При хлоридно-сульфатном 0,40 – 0,70 %.

При сульфатном 0,60 – 1,00 %.

4 степень засоления. Сильное засоление почвы и сильное угнетение роста. Снижение урожая на 50 – 80 %. Содержание солей в почве 0,5 – 1,2 %.

При типе хлоридного засоления 0,50 – 0,80 %.

При сульфатно-хлоридном 0,60 – 0,1 %.

При хлоридно-сульфатном 0,70 – 1,20 %.

При сульфатном 1,0 – 2,0 %.

5 степень засоления. Солончаки. Выживают единичные растения. Урожай практически отсутствует. Содержание солей в почве 0,8 – 2,0 %.

При типе хлоридного засоления > 0,8 %.

При сульфатно-хлоридном > 1,0 %.

При хлоридно-сульфатном > 1,2 %.

При сульфатном > 2,0 %.

Все почвы, подвергшиеся засолению, разделяют также на три большие группы: солончаки, солонцы и такыры. На солончаковых почвах соли концентрируются в верхних слоях и нередко на их поверхности, а также в

подпахотном слое. Характерной особенностью солонцов является наличие в почве обменного натрия, что делает почву бесструктурной и чрезмерно вязкой. В этих условиях нередко образуется сода, ядовитая для растений. Почвы такыров представляют собой ровную, твердую поверхность. Они характеризуются тяжелым механическим составом, плохой водопроницаемостью, щелочностью и нередко высоким содержанием солей в подпочве.

Засоленность и солонцеватость почвенного профиля, высокое залегание минерализованных грунтовых вод существенно ограничивают продуктивность сельскохозяйственных культур.

### **10.9. Растения засоленных местообитаний**

Засоление почвы создает крайне неблагоприятные условия для произрастания и роста растений. Скопление даже безвредных солей повышает осмотическое давление почвенного раствора и затрудняет водоснабжение растений. Некоторые соли действуют на растение как

специфические яды. В связи с этим трудно разграничить осмотическое и токсическое действие солей. При этом большое значение имеют и биологические свойства растений.

В настоящее время растения по их отношению к засоленности почвы подразделяют на две группы: галофиты и гликофиты.

Русский ученый П. С. Паллас впервые ввел термин «галофит». А. Ф. Штокер в результате экологических исследований разделил растения на две группы: галофиты (от греч. galos – соль, phyton – растение) и гликофиты (от греч. glycos – сладкий, phyton – растение).

П. А. Генкель дает следующее определение понятия «галофит»: «Галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспосабливающиеся в процессе своего индивидуального развития к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию ряда признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования». «Гликофитами называют растения пресных мест обитания, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспособляться к засолению в процессе индивидуального развития, т.к. условия их существования в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства».

Под галофитами понимают такие виды, которые переносят достаточно большие концентрации солей. Этой стойкостью они в свойственных

для них местообитаниях защищены от конкуренции и благодаря этому могут здесь господствовать. Интересно, что если галофиты и гликофиты растут рядом на почве, бедной солями, то и здесь галофиты жадно впитывают соль и всегда содержат ее в большем количестве. Истинные галофиты не только богаты солями, не только хорошо переносят их присутствие, но и нуждаются в солях для своего нормального развития.

По степени солеустойчивости галофиты иногда подразделяют на олигогалофиты, растущие при малых содержаниях солей в почве; мезогалофиты, довольствующиеся средним их содержанием; эугалофиты – настоящие галофиты.

Галофиты и гликофиты встречаются как среди высших, так и среди низших растений. Однако в природе нет резкого деления растений на эти две группы. Существуют растения с промежуточными свойствами – факультативные галофиты.

В процессе эволюции у галофитов вырабатывались своеобразные анатомо-морфологические и физиологические свойства, позволяющие растительным организмам осуществлять жизненные функции в присутствии значительного количества солей. Приспособление галофитов к значительному засолению достигается различными путями. Галофиты защищаются от избыточной концентрации солей тремя способами:

1) поглощением большого количества солей и концентрированием их в вакуолярном соке, что приводит к созданию высокого осмотического давления;

2) выведением поглощаемых солей из клеток вместе с водой с помощью специализированных солевых железок и удалением избытка солей с опавшими листьями; одна из разновидностей этого способа – локализация поглощаемых солей в вакуолях клеток – головок специализированных волосков, которые впоследствии обламываются; Относительный рост, или накопление сухой массы, %

П.А. Генкель выделяет три группы галофитов: соленакапливающие, солевывделяющие, соленапроницаемые. В настоящее время добавляют еще одну группу – солелокализирующие галофиты.

1. Соленакапливающие галофиты (настоящие галофиты, или эугалофиты) – наиболее солеустойчивые растения, концентрирующие в вакуолях значительное количество солей. Растут они на влажных засоленных почвах, обладают повышенной проницаемостью клеток для солей, которые накапливают без вреда для себя до 10 % (т.е. в растении солей может со-

держаться в несколько раз больше, чем в почве). Накопление солей вызывает повышение осмотического давления клеточного сока.

Поглощение и накопление солей особенно сильно идет у представителей сем. Chenopodiaceae, что позволяет им преодолевать высокое осмотическое давление почвенного раствора, т.е. регулировать свое водоснабжение при сильном засолении. Типичные представители этой группы – солерос (*Salicornia herbacea*) и сведа (*Suaeda maritima*).

2. Солевывделяющие галофиты (криногалофиты) – растения, у которых наследственная потребность солей меньше и наряду со способностью поглощать много солей имеется свойство выделять часть солей, «фильтруя» их через себя, на поверхность своих органов. Протоплазма клеток этих растений хорошо проницаема для солей. Выделение солей на поверхность органов происходит с помощью особых солевывделяющих железок (рис. 9), которые расположены на листьях. Число железок увеличивается по мере увеличения засоления почвы. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств воды. Соли оседают белыми налетами на листьях. Часть солей удаляется с опавшими листьями. Эти особенности характерны для кермека (*Statice gmelinii*), франкении (*Frankenia*) и др.

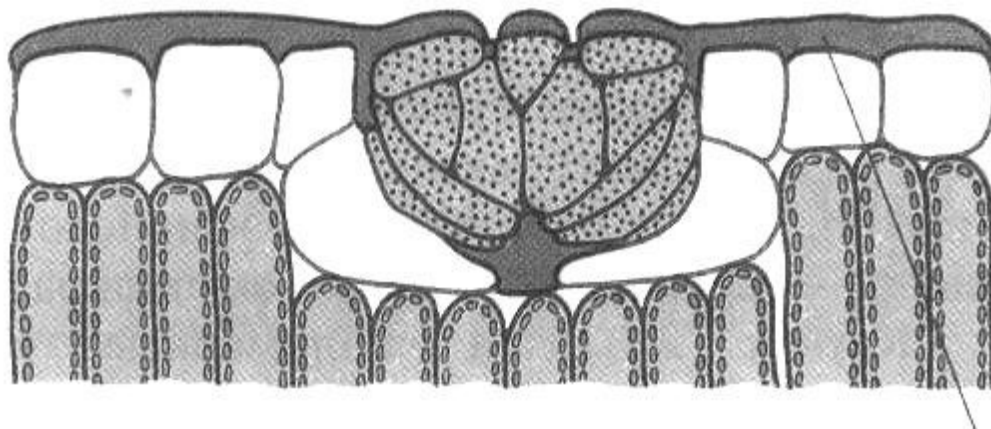


Рис. 28. Солевая железка

кутикула

3. Солелокализирующие галофиты. У этих растений соли, проникающие через протоплазму, локализуются в особых пузырьвидных волосках, которые сплошным слоем покрывают верхние и нижние стороны листьев. К этой группе относятся некоторые виды *Atriplex*.

Солевые волоски на листьях, состоят из двух клеток: ножки и головки. Когда в вакуоли головки накапливается много солей, головка отрывается. На ее месте несколько раз в течение роста листа образуется новая головка. Солевые волоски теряют очень мало воды и широко распространены у растений в условиях засоления.

4. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах; это растения, у которых наследственная потребность в солях невелика. Они развиваются хорошо и без засоления, и на засоленных почвах, обладают весьма ограниченной соленепроницаемостью плазмы, благодаря чему ограждают себя от избытка солей. Осмотический актив в них создается за счет продуктов ассимиляции. К этой группе относятся различные виды полыни и солеустойчивые травянистые растения (злаки).

Кроме того, существуют растения, как бы «уходящие» от засоления, которые хотя и могут расти на сильнозасоленных почвах, но имеют активную часть своей корневой системы в более глубоких, менее засоленных горизонтах. Это, например, кендарь (*Arosunum venetum*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*). П. А. Генкель называет эти растения псевдогалофитами, т.к., произрастая на засоленных почвах, они тем не менее не выносят сильного засоления и своеобразно уходят от него.

Исследования по изучению действия избытка солей на рост и развитие растений в России впервые были проведены еще в 1875 – 1885 гг. А. Ф. Баталиным. Он экспериментально вызвал резкие морфолого-анатомические изменения у растений под действием сернокислых и хлористых солей.

Соотношение солей в засоленной почве является для растений определенным формообразующим фактором, который в пределах вида может создавать отдельные экотипы с характерными анатомо-морфологическими признаками.

Типичными галофитами надо считать растения увлажненных и мокрых солончаков. В качестве примера можно рассмотреть однолетник солерос (*Salicornia europaea*). Это сочное, суккулентное, «безлистное» растение, чешуевидные листья которого срослись со стеблем (рис. 29). Функцию фотосинтеза выполняет вся зеленая поверхность побегов. В соответствии с новой функцией (фотосинтез) стебель имеет строение, напоминающее световой лист: тонкий эпидермис с устьицами, двухслойная палисадная паренхима, крупноклеточная внутренняя паренхима с большим содержа-

нием воды, в центре – центральный проводящий пучок. Подобный тип строения называют галоморфным.

Характерные анатомо-морфологические изменения растений, растущих на засоленных почвах, во многом обуславливаются качеством засоления. Например, у довольно солеустойчивого хлопчатника при хлоридном засолении (по сравнению с сульфатным) обнаруживается увеличение размеров клеток эпидермиса, уменьшение числа устьиц на единицу площади листа, увеличение мощности палисадной и губчатой паренхимы. Кроме того, при хлоридном засолении стимулируется растяжение клеток, что увеличивает толщину коры. Иначе говоря, в условиях хлоридного засоления проявляются признаки галосуккулентности, а в условиях сульфатного – галоксероморфизма. Однако суккулентность галофитов значительно отличается от суккулентности, свойственной ксерофитам – эти суккуленты имеют лишь внешние сходства.

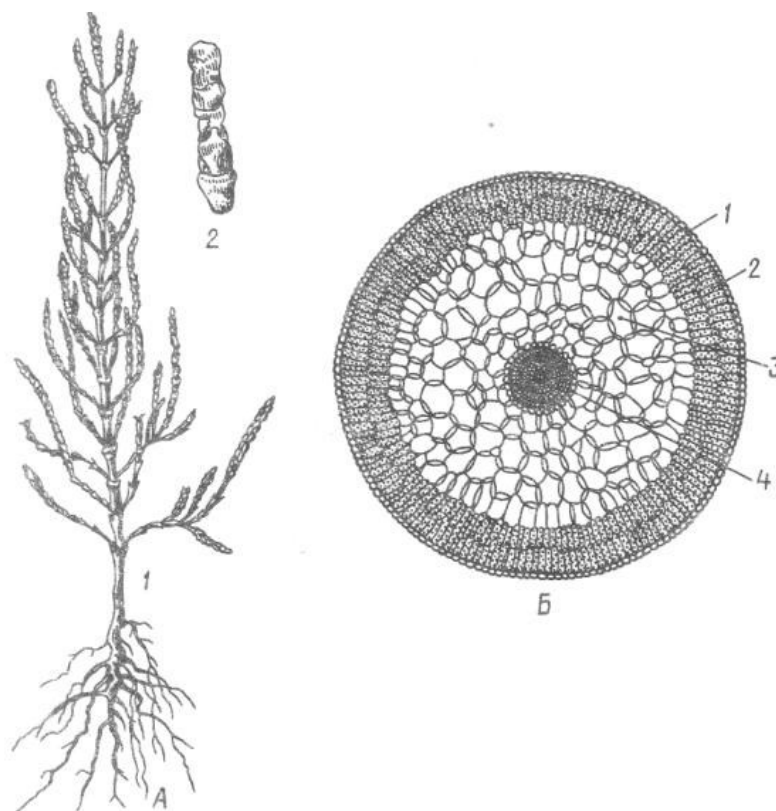


Рис. 29. А – солерос (*Salicornia europaea*) (по А.П. Шенникову):

1 – целое растение, 2 – веточка в увеличенном виде;

Б – анатомическое строение ветви солероса:

1 – тонкий голый эпидермис, 2 – палисадная ткань,

3 – крупноклеточная паренхима, 4 – проводящий пучок

У суккулентов-ксерофитов (кактусы и др.) основная часть воды находится в связанном состоянии за счет высокой вязкости цитоплазмы. У суккулентов-галофитов водоудерживающие силы определяются в основном высоким осмотическим давлением клеточного сока и цитоплазмы; адаптация к засолению ведет у них к увеличению размеров клеток, а не к их уменьшению, как при действии засухи. Однако у негалофитов, помещенных в условия засоления, иногда наблюдают образование суккулентности, а также уменьшение клеток. При очень высоких концентрациях солей у галофитов размеры клеток уже уменьшаются, что задерживает рост растения. К тому же очень сильное засоление почвы помимо подавления ростовых процессов переводит растения (в особо неблагоприятные периоды) в состояние частичного или кратковременного покоя, что тоже ингибирует рост.

Несмотря на большое содержание солей в клеточном соке, они обычно связаны с органическим веществом и поэтому для растений безвредны. Такое связывание солей называют солеемкостью растения. Интересно, что реакция клеточного сока у галофитов обычно нейтральная или слабощелочная.

Галофиты пропускают через себя много засоленной воды, но, как говорил Б. А. Келлер, не превращаются при этом в «солевую сосульку». Устьица галофитов продолжают работать даже при весьма высоких концентрациях солей. Засоленность (не чрезмерная) почвы стимулирует рост галофитов, т.е. они обращают себе на пользу «отрицательный» экологический фактор. Быстрый рост галофита на засоленной почве способствует увеличению солеемкости растения, а отсюда – уменьшению концентрации солей в клеточном соке. Однако дальнейшее повышение концентрации соли в почве (например при высыхании солончака) уже начинает угнетать рост. Но к этому времени увеличивается вязкость клеточного сока, что предохраняет галофит от чрезмерной потери воды через транспирацию.

У других галофитов (*Petrosimonia*, *Suaeda*) имеются свободные не-сросшиеся листья, покрытые волосками. Эти солянки распространены на сухих солончаках. На сильно просыхающих солончаках растут, например, кокпек (*Atriplex cana*) и лебеда. Их мясистые сочные листья густо опушены. На еще более просыхающих солончаках растет, например, биюргун (*Anabasis salsa*), имеющий сросшиеся со стеблем листья, двухслойный эпидермис с погруженными устьицами (рис.30).



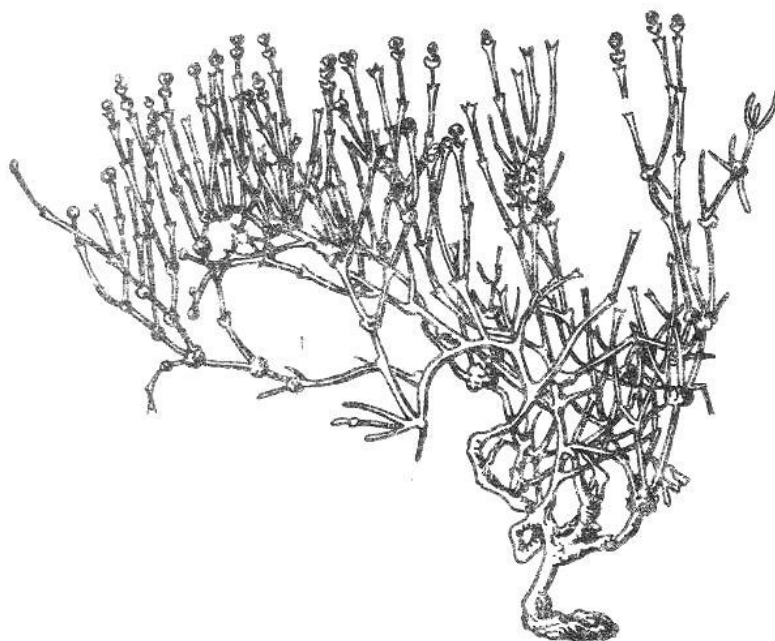


Рис. 30. Биюргун (*Anabasis salsa*)

Существует тесная связь между характером растительности и засоленности почвы – это позволяет по составу естественной растительности с определенной точностью определить степень засоления почвы. Для этой цели используют специально разработанную пятибалльную шкалу, где содержание хлора в метровом слое почвы и виды растительности соответствуют определенному баллу, характеризующему степень засоления. Следовательно, виды являются своеобразным показателем степени засоления.

На основании того что на почвах различной степени засоления удастся возделывание разных видов культурных растений, в биологии сложилось понятие о разном уровне их солеустойчивости. Было установлено, что даже различные сорта одной и той же культуры часто существенно отличаются по степени солеустойчивости и наследственно сохраняют этот признак. В последнее время продолжается селекция сортов, устойчивых к засолению. В процессе выведения новых сортов в качестве исходных родительских форм используются высокоустойчивые сортообразцы.

Все это остро ставит вопрос о четкой формулировке критерия солеустойчивости. В литературе мнения авторов по этому вопросу расходятся. По мнению одних, солеустойчивость определяется способностью растений выживать при высоких концентрациях солей. Другие считают, что растения должны не только выживать, но и дать достаточно высокий урожай при умеренном засолении почвы.

Г.З. Березенко представляет солеустойчивость как физиологическое свойство растений сохранять относительный пространственный химический состав клеток и тканей (гомеостаз) при содержании в почве различных солей и других реагентов. Благодаря этому свойству растения способны производить продукты определенного состава, хотя качественный и количественный состав солей в разных почвах неодинаков.

А.А. Шахов дал следующее определение солеустойчивости: это способность растений в процессе приспособления к засоленности почвы переносить почвенное засоление, развивая при этом активные эколого-биологические реакции, направленные на усиление жизнестойкости растения в данных условиях; солеустойчивым растение становится тогда, когда за время произрастания на засоленной почве его обмен изменится и приобретет такую направленность, благодаря которой у растения создается способность активного приспособления и наименьшего снижения урожая.

Б.П. Строгонов ввел понятие о двух категориях солеустойчивости – биологической и агрономической. Биологическая устойчивость – это способность растений осуществлять полный цикл своего развития с пониженной интенсивностью накопления органического вещества. Агрономическая солеустойчивость – это способность растений в условиях умеренного засоления осуществлять полный цикл своего развития и давать урожай, удовлетворяющий сельскохозяйственным требованиям. Б.П. Строгонов исходил из того, что у различных растений количественные показатели солеустойчивости и продуктивности совмещаются по-разному.

Среди культурных растений нет видов с высокой солевыносливостью, свойственной галофитам. Культурные растения, относящиеся к различным ботаническим семействам, родам существенно отличаются по степени солеустойчивости. Многими авторами отмечается, что в целом растения из семейства злаковых заметно превосходят по солеустойчивости растения из семейства бобовых. Внутри семейств также обнаруживаются значительные различия по солеустойчивости между отдельными родами и видами. Различия в степени солеустойчивости обнаруживаются и среди сортов одной и той же культуры.

Уровень солеустойчивости сортов и видов растений связан с почвенно-климатическими условиями места их происхождения и основного ареала возделывания.

В лаборатории солеустойчивости ВИРа проведена оценка более 1000 сортов из семейств злаковых и бобовых. Установлено, что, несмотря на

значительные различия в солеустойчивости сортов внутри каждой культуры, в целом солеустойчивость испытанных культур вполне достоверно снижалась в следующем ряду: житняк > волоснец > костер > пырей > кохля > ячмень > рис > овес > сорго > просо > донник > кукуруза > нут > чина > люпин > бобовые > чечевица > фасоль > вика > горох > вигна > соя.

Более высокая солеустойчивость злаковых по сравнению с бобовыми объясняется тем, что центрами происхождения и формирования многих из них являются аридные районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии, отличающиеся значительным распространением засоленных почв. Вероятно, в течение многовекового возделывания этих культур на засоленных почвах они отселектировались по признаку солеустойчивости. Эволюционный процесс злаков привел даже к появлению небольшого числа типичных галофитов в трибах овсянницевых, ячменевых и просовых.

У бобовых исторический процесс приспособления к внешней среде происходил в районах с достаточным увлажнением (горные области Юго-Западной и Центральной Азии, горы Центральной Африки).

Эта же закономерность выявилась и при анализе других сортов ряда культур. Так, сорта, выведенные и распространенные в районах с влажным климатом и практическим отсутствием засоленных почв (Скандинавия, Западная Европа, Северо-запад Европейской части бывшего СССР, горные районы Закавказья и Восточной Азии), оказались в целом менее солеустойчивыми, чем сорта аридного климата.

Низкой солеустойчивостью характеризуются овощные и бахчевые культуры. Среди плодовых есть культуры, которые способны возделываться на сильно засоленных почвах. Например, на солончаках растут лох, гранат дикий, миндаль, абрикос, слива, груша. На сильно засоленных почвах – шелковица, яблоня, фисташка. На средне засоленных почвах – персики, грецкий орех.

В исследованиях со многими культурами (хлопчатник, свекла, табак, злаки, люцерна, томаты, фасоль, рис и др.) было установлено, что солеустойчивость с возрастом повышается. Наименьшей солеустойчивостью растения обладают в молодом возрасте, в фазе проростков – всходов. Затем она постепенно значительно повышается. В период формирования репродуктивных органов солеустойчивость растений вновь заметно понижается.

Полевые культуры ранневесеннего сева, благодаря повышенной влажности почвы и снижению концентрации солей в пахотном горизонте

весной в наиболее чувствительном к засолению молодом возрасте попадают в менее жесткие условия среды на засоленных почвах. Со временем, когда концентрация солей в почвенном растворе повышается, возрастает и уровень солеустойчивости растений.

Солеустойчивость растений зависит не только от концентрации солей в почвенном растворе, но и от других условий среды: температуры воздуха, уровня водообеспеченности растений, интенсивности их освещенности, условий минерального питания. Так, например, повышение температуры до 25 – 35°С по сравнению 15 – 20°С способствовало появлению признаков солеугнетения различных растений.

В проблеме солеустойчивости растений большое значение принадлежит солевому обмену. Под солевым обменом понимают совокупность процессов поглощения, транспорта, перераспределения, выделения, биохимических превращений балластных ионов. Действие солей на растение начинается с их проникновения в набухающие семена. По данным Г. В. Удовенко, вначале количество поступающего в семена хлора в условиях хлоридного засоления незначительно и не превышает того, которое может поступать путем пассивной диффузии. С возрастанием интенсивности обмена веществ в семенах и появлением проростка скорость поступления хлора резко увеличивается.

К настоящему времени исследователи вплотную подошли к изучению механизмов поглощения ионов корнями и включения их в метаболизм на различных уровнях (организменном, клеточном, молекулярном, ионном). Установлено, что процессы поглощения веществ складываются из двух механизмов – пассивного и активного. При пассивном транспорте ионы поступают из внешней среды в область свободного водного пространства клетки (межклетники, поры в клеточной оболочке) и в проводящую систему (ксилема) по градиенту их концентрации. При активном транспорте движение ионов осуществляется против градиента концентрации и связано с метаболизмом клетки. Вопрос о решающем значении пассивного или активного механизмов поглощения ионов в условиях засоления еще требует дальнейшего изучения. По мнению одних авторов, при низкой концентрации ионов в среде (до 10 мэкв/л) основную роль в их поглощении играет активный механизм, а при более высокой концентрации солей (50 мэкв/л) поступление ионов в растение идет пассивным путем. Другие исследователи пришли к заключению, что в чрезмерном накоплении засоряющих ионов у растений при достаточно высокой концентрации внешне-

го раствора существенная роль принадлежит активному, зависящему от метаболизма поглощению.

Поглощенные корнями засоляющие ионы быстро передвигаются в надземные органы растения. Г.В. Удовенко обнаружил  $^{36}\text{Cl}$  в значительных количествах в стеблях и листьях растений фасоли уже через 5 – 7 ч после внесения раствора  $\text{Na}^{36}\text{Cl}$  в сосуды под корень.

Широко известно явление перераспределения поступающих в растение засоляющих ионов между корнями и листьями, а также эффлакс (отток) ионов через корень обратно в среду. Исключение составляют галофиты, которые имеют низкую подвижность аккумулированного натрия.

В органах растений постоянно идут два процесса: поглощение ионов солей из среды корневой системой – инфлакс; постоянное выделение ионов через корневую систему – эффлакс. Благодаря существованию двух противоположных процессов в растении поддерживается стабильный уровень концентрации ионов.

По данным Г.В. Удовенко, при пересаживании выращенных в течение двух недель на растворе с  $^{36}\text{Cl}$  растений фасоли на реактивную среду некоторое количество  $^{36}\text{Cl}$  выделялось через корневую систему во внешний раствор, а основное количество  $^{36}\text{Cl}$  перераспределялось в растении. Причем, основная часть хлора закрепляется в тех органах, куда он первоначально поступил. Эффлакс натрия корнями в среду у некоторых растений намного больше, чем эффлакс хлора.

В литературе имеются данные о характере накопления ионов по мере роста растений на засоленном субстрате. Г. В. Удовенко отмечает, что при постоянном повышении уровня засоления накопление ионов натрия и хлора в органах растений имеет характер плавно затухающей со временем кривой, т.е. через некоторое время в органах не наблюдается дальнейшего накопления ионов и содержание их колеблется около постоянного уровня.

Большое значение для выявления природы солеустойчивости имеет изучение локализации поглощенных растениями балластных ионов на разных уровнях (организменном, тканевом, субклеточном). В ряде работ было отмечено, что у многих растений накопление хлора происходит преимущественно в старых и зрелых листьях. Однако имеются сведения и противоположного характера – об интенсивном накоплении хлора в молодых, растущих листьях. По-видимому, причина таких противоположных выводов заключается в различиях адсорбционной емкости цитоплазмы (АЕЦ) и коэффициента растворимости (КР) иона в клеточном соке. Эти два фактора

определяют предельное накопление ионов в клетке. Так, у более старых листьев в сравнении с молодыми резко снижена АЕЦ к хлору и повышается КР хлора. Поэтому при слабом засолении, когда определяющим фактором поступления хлора в растения является АЕЦ, хлор накапливается в молодых листьях. При более высоком уровне внешнего засоления определяющим фактором является КР и хлор аккумулируется преимущественно в старых листьях. Ионы натрия также в большей степени накапливаются в надземных органах, особенно стеблях.

Имеются также сведения, что на тканевом уровне хлор концентрируется главным образом в тканях с пониженными физиологическими функциями, а в тканях, в которых происходят ответственные метаболические процессы, содержание ионов снижено до минимума. Так, у растений фасоли хлор накапливается в межклетниках ксилемы стебля; в несодержащих хлоропласты клетках губчатой паренхимы листьев, окружающих сосуды центральной листовой жилки; в межклетниках и клетках губчатой паренхимы, окружающих сосуды ксилемы, а также в сосудах ксилемы корня.

Хлор может концентрироваться в верхней части и по краям листьев растений, вызывая некрозы.

Считают, что свойство солеустойчивости, которое проявляется у растений на организменном уровне, в известной мере формируется за счет аккумуляции ионов в тканях и частях клетки, не несущих большой функциональной нагрузки.

Чрезмерная концентрация в клетках растений ионов солей оказывает многоплановое воздействие на растительный организм, но основным является осмотическое и токсическое действие.

Осмотическое действие. Высокое осмотическое давление почвенного раствора весьма характерно для засоленных почв, содержащих значительные количества активных водорастворимых солей. Оно является одним из важнейших факторов, ограничивающих возможность существования большинства растений, т.к. растения, обитающие на пресных почвах, сталкиваются со значительно меньшими величинами осмотического давления и не имеют специфических приспособлений для преодоления осмотических сил засоленных почв.

Осмотическое давление на засоленных почвах нередко оказывается выше осмотического давления в клетках растений. Согласно А.Ф Шимперу, осмотическое действие солей проявляется через высокое осмотическое

давление внешнего раствора, которое затрудняет поглощение воды растением и тем самым создает так называемую «физиологическую сухость почвы». Согласно этой теории, растения, произрастающие на засоленных почвах, рассматривались с точки зрения формы, строения и функции как ксерофиты. На этом основании был сделан вывод, что галофиты и ксерофиты физиологически и анатомически приспособлены к недостатку воды в почве. Последующими исследованиями было установлено, что галофиты и ксерофиты – это далеко не однородные группы в физиолого-анатомическом отношении. В частности, многие галофиты являются интенсивно транспирирующими растениями.

Взгляд А. Ф. Шимпера на то, что выживаемость галофитов на сильно засоленных почвах обусловлена высоким осмотическим давлением их клеточного сока, превышающим осмотическое давление почвенного раствора, до сих пор разделяют многие исследователи. Отсюда возникло представление о том, что солеустойчивость культурных растений, как и галофитов, определяется их способностью повышать сосущие силы клеток до превышения осмотического давления почвенного раствора.

В настоящее время осмотическое действие солей рассматривается с точки зрения изменений водно-осмотических свойств цитоплазмы клеток. Именно это является причиной угнетающего действия солей на растения, а не сам факт высокого осмотического давления засоленного субстрата. Имеется немало фактов, которые не согласуются с осмотической теорией. В связи с этим в начале нашего столетия возникло представление, допускающее токсическое действие солей на растительный организм.

Токсическое действие. Природа токсического действия ионов, особенно в случае первичных молекулярных повреждений, изучена мало. Известно, что ионы в высокой концентрации могут дезинтегрировать клеточные мембраны, подавлять активность ферментов и приводить к нарушениям таких жизненно важных функций, как клеточное деление, ассимиляция углерода, поглощение элементов минерального питания и др. NaCl в концентрации выше 0,4 М ингибирует многие ферменты вследствие нарушения гидрофобно-электростатического баланса сил, поддерживающих структуру белковых молекул. Токсические эффекты могут проявляться и при более низких концентрациях соли (менее 0,1 М).

Токсическое действие солей проявляется в двух направлениях: прямом и косвенном. Прямое преобладает при более высоких концентрациях засоряющих ионов, косвенное – при менее высоких. Прямое влияние солей

заключается в сдвиге ионного равновесия, которое изменяет все внутриклеточные процессы, а также неблагоприятно действует на протоплазму, органеллы и биополимеры клетки. Постоянно наблюдаемым следствием воздействия солей на растения является отхождение протоплазмы от клеточных стенок, при этом происходит разобщение плазмодесм и нарушение межклеточных связей. Этот процесс обратимый. При рассолении субстрата, т.е. при создании благоприятных условий, происходит восстановление нормального состояния протоплазмы и межклеточных связей, в результате чего повышается интенсивность ростовых процессов.

Токсический фактор может воздействовать косвенно, но не менее сильно, благодаря нарушению ионного баланса, специфическому влиянию отдельных ионов на коллоидные свойства протоплазмы, изменению рН раствора и т.д.

Д.Н. Прянишников токсическое действие ионов хлора объясняет их большой подвижностью, их способностью быстро проникать в клетки корня растения, не задерживаясь в почвенном растворе. Внутриклеточные структуры и ферменты собственной устойчивостью к действию солей не обладают, поэтому важна роль мембраны как барьера для проницаемости избытка солей.

Ядовитость солей находится в прямой зависимости от способности проникновения в плазму клетки. Можно представить ряд ионов, сформированный по степени проникновения их в клетку. Анионы I<sup>-</sup>, Br<sup>-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>, ион винной кислоты, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, катионы K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Li<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Ba<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup>.

В литературе обсуждается вопрос о том, какое из воздействий солей (осмотическое или токсическое) губительнее для растений. Большинство авторов склонны считать, что анионная разнокачественность проявляется преимущественно при низких и умеренных концентрациях солей во внешней среде.

В настоящее время необходимо иметь представление о роли катионов и анионов. Б.П. Строгонов разработал метод отдельного действия на растения катиона и аниона одной и той же соли на основе избирательной адсорбции на ионообменных смолах. При помощи ионообменных смол в одном случае из раствора NaCl адсорбируются Na<sup>+</sup>, а в другом Cl<sup>-</sup>. В результате происходит четкое разделение поглощения натрия и хлора, вследствие чего возможно установить их токсичность – каждого в отдельности. Анализ показал, что при эквивалентном накоплении ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> токсичность натрия для растений оказывается в 2 – 3 раза выше, чем хлора.



Существует мнение, что токсическое действие солей определяется катионами и наиболее сильное действие оказывает на растения  $Mg^{2+}$  и  $Na^+$ . Исследования Б.П. Строгонова показали, что не только  $Na^+$ , но и другие щелочные катионы характеризуются специфической токсичностью. Выявлено, что литий вызывает гибель старых листьев, при накоплении цезия в клетках отмирают точки роста стебля.

Водный обмен. Вода играет огромную роль в жизнедеятельности растений. Вода в клетке находится в неодинаковом состоянии. Условно различают свободную (легкоподвижную) и связанную формы воды в клетке. Свободная вода является средой для протекания биохимических реакций метаболизма. Связанная вода определяет агрегативную устойчивость гидрофильных коллоидов в клетке, обуславливает стойкость организма против воздействия неблагоприятных факторов среды.

При засолении субстрата подвижность в нем воды и доступность ее для растений заметно снижается, поэтому растения вынуждены испытывать своеобразную «физиологическую засуху». Это отражается на водном обмене. Однако в отличие от обычной засухи, вызывающей заметное снижение общей оводненности тканей растений, при засолении общее количество воды в органах остается на уровне контроля или незначительно снижается. При этом наблюдается, с одной стороны, резкое снижение поглощения воды корнями из засоленного субстрата, а с другой – столь же резкое снижение интенсивности транспирации ее листьями.

Качество засоления оказывает влияние на характер изменений водообмена растений. Б.П. Строгонов установил, что у растений в условиях сульфатного засоления снижается содержание свободной и связанной воды и повышается интенсивность транспирации.

Растения в условиях сульфатного засоления более энергично поглощают воду из почвы и значительно интенсивнее расходуют ее в процессе транспирации по сравнению с растениями в условиях хлоридного засоления. Это обуславливает снижение температуры тканей листа.

Обеспеченность водой у растений при сульфатном засолении достигается главным образом путем более сильного развития проводящих систем корня и стебля, а при хлоридном засолении за счет повышения соусущей силы листьев. Таким образом, качество засоления определяет и интенсивность водного обмена растений. Это объясняется специфическими реакциями на действие  $SO_4^{2-}$  и  $Cl^-$ . В условиях сульфатного засоления интенсивный водообмен снижает температуру листа, что в свою очередь

снижает токсичное действие проникающих в клетку солей. В условиях хлоридного засоления проникающие в растения соли вызывают резкое снижение интенсивности транспирации и увеличение объема клеток (признак голосуккулентности), которые берут на себя как бы водозапасающую функцию. При этом повышение содержания воды в клетках идет как в вакуоле, так и в самой протоплазме.

В опытах Г.В. Удовенко и др. установлено, что амплитуда изменений водного режима при одинаковой степени засоления среды тем значительнее, чем ниже уровень солеустойчивости культуры.

У более солеустойчивых растений при засолении увеличивается процент связанной воды. В этих условиях в клетках повышается содержание осмотически активных веществ, прежде всего ионов солей, и низкомолекулярных органических соединений, а также возрастает количество гидрофильных коллоидов.

Водный обмен растений тесно связан с осмотическими свойствами клеток. На засоленной почве, в которой повышено осмотическое давление питательного раствора, у растений во всех органах увеличивается осмотический потенциал клеточного сока. Причем, если в условия засоления помещаются вегетирующие растения с пресного фона, то осмотический потенциал в их клетках повышается постепенно, до определенного предела, на котором затем сохраняется. В основном это обусловлено накоплением в клетках повышенных количеств осмотически активных гидрофильных ионов солей и увеличением концентрации в клетке низкомолекулярных органических соединений, связанным с изменениями реакции метаболизма. Это обеспечивает растениям возможность поглощения воды из засоленного субстрата.

У растений при засолении наблюдается возрастание проницаемости протоплазмы клеток. Это характерно и для корней, и для листьев.

Фотосинтез. Одним из элементов, от которого зависит фотосинтетическая деятельность растений, является ассимилирующая поверхность растений. В условиях засоления ее площадь существенно сокращается. Причиной этого является ингибирующее действие солей на ростовые процессы.

У растений в условиях засоления изменяется интенсивность фотосинтеза. Так, сразу после засоления субстрата снижается продуктивность фотосинтеза – и тем значительнее, чем выше концентрация солей в субстрате. Со временем эти различия между пресным и засоленным фонами постепенно сглаживаются, а в отдельных случаях у более солеустойчивых

культур при засолении продуктивность фотосинтеза даже превышает уровень пресного контроля. Это, по-видимому, является следствием приспособительных перестроек физиологических функций организма, вызванных повышенными экстремальными условиями.

Условия засоления отрицательно влияют на концентрацию хлорофилла. Причиной данного явления считают увеличение гидролитической активности хлорофиллазы при засолении.

При солевом отравлении наблюдается более интенсивный распад хлорофилла «а» по сравнению с хлорофиллом «б», что говорит о большой лабильности хлорофилла «а».

При засолении нарушается ультратонкая структурная организация хлоропластов.

Дыхание. Необходимая растениям для осуществления всех синтетических реакций и других функций энергия химических связей продуцируется в организме в процессах фосфорилирования (окислительного и фотосинтетического). Основной удельный вес при этом принадлежит фосфорилированию, сопряженному с окислением органических субстратов, т.е. с дыханием растений.

Влияние засоления среды на интенсивность дыхания растений изучалось многими исследователями. Однако результаты и выводы разных авторов противоречивы. В ряде работ отмечается, что при засолении интенсивность дыхания растений заметно снижается. Практически одинаковый эффект на дыхание оказывают как соли, так и несолевые осмотики. Наряду с понижением интенсивности дыхания наблюдается уменьшение активности отдельных оксидазных ферментов.

Некоторые исследователи делают вывод о двухфазном типе изменения интенсивности дыхания при засолении – первоначальном повышении и последующем снижении до уровня контроля и даже ниже.

Работы ряда авторов указывают, что в зависимости от степени солеустойчивости растений возможен разный уровень интенсивности дыхания. У солеустойчивых растений интенсивность дыхания в условиях засоления сразу и значительно усиливается. У несолеустойчивых растений интенсивность дыхания листьев при предлетальном уровне засоления может остаться ниже контроля в течение всего онтогенеза.

Азотный обмен. Избыточное засоление нарушает азотный обмен, что способствует накоплению промежуточных продуктов азотного обмена и значительному повышению концентрации свободного аммиака.

При засолении на общем фоне торможения синтеза аминокислот, образование некоторых из них усиливается (аланина, аргинина, дикарбоновых аминокислот и особенно их амидов, а также свободного пролина). Эти соединения способны легко связывать  $\text{NH}_3$ .

В условиях засоления у растений появляются другие продукты превращения аминокислот в значительных количествах, несвойственных нормальному метаболизму. К таким промежуточным продуктам азотного обмена относят амины, диамины и полиамины. Эти соединения могут оказывать сильное токсическое действие на растения. Из диаминов и полиаминов наиболее распространены путресцин, кодаверин, спермидин.

В сельскохозяйственном производстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация засоленных почв, создание надежного дренажа и промывка почв после сбора урожая. На солонцах (почвы, содержащие много натрия) мелиорацию осуществляют с помощью гипсования, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного поглощающего комплекса и замещению его кальцием.

Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. Солеустойчивость растений увеличивается после применения предпосевного закаливания семян. Для семян хлопчатника, пшеницы, сахарной свеклы достаточна обработка в течение часа 3 %-ным раствором  $\text{NaCl}$  с последующим промыванием водой (1,5 часа). Этот прием повышает устойчивость растений при хлоридном засолении. Для закалки к сульфатному засолению семена в течение суток вымачивают в 0,2 %-ном растворе сульфата магния.

В настоящее время при выведении солеустойчивых сортов культурных растений интенсивно используются методы генной инженерии. Задача заключается в том, чтобы найти комплекс генов, ответственный, в частности, за солеустойчивость, и научиться вводить их в клетки неустойчивых растений.

#### **10.10. Общий характер механизма адаптации растений к засолению и другим экстремальным факторам**

Резюмируя рассмотренный материал, можно представить сущность механизмов адаптации растений к экстремальным условиям засоления следующим образом.

Из засоленного субстрата ионы быстро проникают через корневую систему во все органы растения и накапливаются в его клетках в значительных количествах. Предельная концентрация ионов в клетках при этом зависит от ряда биологических свойств цитоплазмы растений и уровня засоления среды. Этот процесс повышения концентрации ионов в цитоплазме и является, в сущности, проявлением воздействия экстремального фактора (засоления среды) на растительный организм. Одновременно с накоплением ионов в растениях происходит ряд физиологических изменений, являющихся прямым следствием воздействия фактора засоления на организм. Это первичные нарушения функций организма – повышение осмотического потенциала в клетке, изменение водного режима и снижение общего содержания свободных радикалов.

Поскольку все ионы, поглощаемые растением из засоленного субстрата, являются гидрофильными, образующими вокруг себя значительную сольватную оболочку, при увеличении концентрации солей в клетке одновременно возрастает сила осмотического связывания воды и растет соотношение «связанная : свободная вода». Это ведет к увеличению вододерживающих сил ткани и снижению подвижности воды в организме.

Кроме того, являясь осмотически активными компонентами, ионы повышают внутриклеточный осмотический потенциал до восстановления нормального осмотического градиента между растением и внешним раствором.

По-видимому, именно эти внутриклеточные изменения водно-осмотических свойств цитоплазмы, гомеостаза в ней, представляющие собой неотъемлемое следствие накопления солей в организме, являются причиной угнетающего действия на растения засоленного субстрата, а не сами факты высокого осмотического давления внешней среды и снижения подвижности воды в субстрате.

Наконец, являясь электрически заряженными частицами, ионы солей частично блокируют различные свободные радикалы в клетке и снижают их общее количество. Эти радикалы могут представлять собой и электронотранспортные пути, частичное блокирование которых ослабляет степень сопряженности окисления с фосфорилированием, и, возможно, заряженные группы свободных аминокислот, блокирование которых затрудняет процесс взаимодействия последних при образовании пептидных связей белковых молекул.

Вслед за этими первичными нарушениями в организме начинают, вероятно, развиваться обусловленные ими вторичные изменения артефактного характера. Так, изменения водно-осмотического режима цитоплазмы приводят к повышению ее проницаемости и наряду с этим к снижению растворяющей способности жидкой фазы протоплазмы (понижению коэффициента растворимости веществ в клеточном соке).

Изменение гомеостаза в клетке является своего рода сигналом о неблагоприятных изменениях и передается в контролирующий метаболизм «центр» – ядерную ДНК. Защита от повреждения этой важнейшей системы, осуществляемая в результате блокирования ДНК гистоновыми белками, одновременно снижает ее функциональную активность. Следствием этого является резкое ослабление интенсивности синтетических процессов в разных звеньях обмена веществ. Кроме того, причиной торможения реакций синтеза может отчасти быть и ухудшение энергообеспеченности растений, хотя снижение энергетической эффективности дыхания обуславливает повышение его интенсивности.

Торможение синтетических процессов, в первую очередь синтеза белка и нуклеиновых кислот, и понижение энергообеспеченности организма ведет к резкому торможению ростовых процессов, сокращению темпов нарастания биомассы растений и увеличения размеров его органов.

С другой стороны, то же торможение синтетических реакций создает у засоленных растений диспропорцию между продуктами гидролиза и синтеза. На первых этапах эта диспропорция усиливается, вероятно, вследствие еще и некоторой интенсификации катаболических реакций.

Если уровень засоления субстрата достигает летального для растений порога или даже превышает его, то размеры нарушений постепенно возрастают, прогрессирует диспропорция между продуктами синтеза и распада в клетках и организм в конце концов погибает. Однако, когда степень засоления не достигает летального уровня, растения выживают, но при этом интенсивность синтетических реакций в них стабилизируется на новом, пониженном уровне.

Очевидно, в любой популяции (как совокупности организмов с разными индивидуальными уровнями солеустойчивости) в условиях достаточно высокой засоленности субстрата реализуются оба эти пути, что и приводит к частичному выпадению растений в посевах и некоторому повышению среднего уровня солеустойчивости оставшейся части популяции. Обусловленное же засолением снижение интенсивности синтетических ре-

акций в организме как саморегулирующейся системе ведет к постепенному снижению интенсивности и гидролитических процессов, что со временем приводит к нормализации соотношения реакций «синтез – гидролиз» и восстановлению обычного уровня содержания различных соединений в тканях растения. Однако соотношения отдельных соединений или даже групп между собой при этом могут быть несколько иными, чем у растений пресного фона. Так, например, при засолении в растениях в общем количестве белка возрастает доля водо- и щелочерастворимых белков, выполняющих некоторые защитные функции в клетке.

Накопление в клетках больших количеств ионов ведет и к некоторым структурным изменениям молекул, молекулярных комплексов и отдельных органелл. В частности, эти изменения затрагивают фотосинтезирующий пигментный аппарат, что снижает его потенциальные возможности. Лишь благодаря мобилизации значительных резервов этого аппарата интенсивность фотосинтеза при засолении идет почти на том же уровне, что и в пресных условиях, однако возможности усиления данного процесса при этом почти исчерпываются.

Таким образом, можно сказать, что механизм реализации растением свойства солеустойчивости заключается в переходе основных реакций метаболизма на новый, менее интенсивный уровень, что обусловлено понижением функциональной активности ядерной ДНК, являющимся следствием защитной стабилизации этого центра генной регуляции обмена веществ гистоновыми белками.

Как показали исследования, под влиянием качественно различных экстремальных факторов (высокие или низкие температуры, засуха, засоление) происходят однотипные по характеру изменения весьма важных для организма параметров: увеличивается соотношение «связанная:свободная вода», повышается осмотический потенциал клетки, возрастают соотношения «небелковый:белковый азот» и «неорганический:органический фосфор», растет содержание водорастворимой и щелочерастворимой фракции белка, резко тормозится интенсивность ростовых процессов и понижается величина суммарного соотношения эндогенных стимуляторов к ингибиторам роста, повышается проницаемость протоплазмы и т.д.

Физиологическая трактовка перечисленных изменений дает основание говорить, с одной стороны, о неспецифичном повреждении цитоплазмы (увеличение ее проницаемости) и нарушении необходимого для метаболизма определенного метастабильного осмотического равновесия в

клетке ( изменение осмотического потенциала), с другой – о повышении в экстремальных условиях устойчивости клеток к ним (повышение отношения «связанная:свободная вода», содержания водо- и щелочерастворимых фракций белка) при одновременном снижении уровня синтетических реакций в обмене веществ (увеличение отношения неорганических и низкомолекулярных органических соединений азотных, фосфорных и других групп веществ к высокомолекулярным соединениям этих групп, а также ослабление интенсивности ростовых процессов как интегральной характеристики метаболизма). Последнее подтверждается и данными значительного числа опытов по определению интенсивности синтеза различных веществ с использованием радиоактивных меток. Все это свидетельствует о значительной общности приспособительных реакций, обуславливающих устойчивость растений, т.е. неспецифичности их.

Наряду с этим при различных по характеру неблагоприятных воздействиях у растений обнаруживаются и некоторые качественные отличия в их реакции на эти факторы. Так, при засухе наблюдается довольно быстрое снижение степени общей оводненности тканей (без усиления транспирации); при значительном повышении температуры воздуха вначале заметно возрастает интенсивность транспирации, а затем, после существенного обезвоживания тканей, она падает ниже нормального уровня; при засолении субстрата в растениях быстро повышается концентрация солей без существенного изменения общей оводненности тканей и при постепенном снижении интенсивности транспирации. Эти, как и некоторые другие качественно различные

изменения, проявляющиеся у растений под влиянием разных экстремальных факторов, наиболее отчетливо обнаруживаются обычно сразу же после их наступления, особенно при достаточно высокой их напряженности. Такого рода изменения являются первичными «сигналами» клетке и организму в целом об изменении условий среды до экстремальных значений. Вполне естественно, что эти сигналы специфично соответствуют характеру раздражителя (экстремального фактора), однако по своей сущности они являются первичными повреждениями, а не защитно-приспособительными реакциями, обуславливающими устойчивость растений.

Вслед за первичными специфическими нарушениями в организме обнаруживается и ряд повреждений более общего характера (неспецифических), связанных с изменением свойств протоплазмы (ее проницаемости,



вязкости и т.п.), а также осмотического равновесия в цитоплазме (гомеостаза) с некоторым первоначальным усилением реакций катаболизма и ослаблением синтетических процессов (в частности, с изменением соотношения отдельных продуктов метаболизма, их концентрации в тканях). Это наиболее отчетливо проявляется либо через короткое время после воздействия экстремального фактора, либо в ходе постоянно возрастающей напряженности его (увеличение степени засухи, возрастание или снижение температуры, постепенное повышение засоленности субстрата). И если после некоторого периода действия экстремального фактора условия среды вновь сменяются на оптимальные, функциональные изменения в растении постепенно исчезают и обычно восстанавливается нормальный уровень жизнедеятельности, характерный для оптимальных условий.

Если же напряженность экстремального фактора сохраняется длительное время на каком-то стабильном уровне, те физиолого-биохимические параметры, которые характеризуют метаболические процессы (соотношение отдельных групп веществ, концентрация их в тканях растений и др.), после первоначальных изменений вновь возвращаются к уровням, свойственным растениям в оптимальных условиях. Однако, как показывает использование в опытах радиоактивной метки, интенсивность новообразования различных продуктов метаболизма в таких условиях остается заметно пониженной. Это свидетельствует о том, что со временем в стабильно-экстремальных условиях восстанавливается нормальное равновесие реакций синтеза и распада в различных звеньях метаболизма, однако интенсивность этих процессов идет на ином, пониженном уровне. В то же время в экстремальных условиях существенно уменьшается энергообеспеченность растений – за счет снижения как интенсивности фотофосфорилирования, так и энергетической эффективности дыхания – падает функциональная активность ДНК и РНК и, как результат всего этого, резко снижается интенсивность ростовых процессов и накопление биомассы во всех органах растений.

Таким образом, приспособление к экстремальным условиям (независимо от их качественно различной специфики) в общем плане выражается в переходе всех основных реакций метаболизма на новый, менее интенсивный уровень. За счет этого, с одной стороны, восстанавливается нормальное равновесие между интенсивностью различных процессов, что обеспечивает дальнейшее функционирование столь сложной и скоординированной биологической системы, как организм, а с другой – понижается

его чувствительность к отклоняющимся от оптимальной нормы условиями среды (известно, что обычно существует обратная зависимость между интенсивностью метаболических процессов и их чувствительностью к экстремальным внешним воздействиям).

Исходя из сказанного, можно предположительно наметить общую схему реализации присущего растениям свойства устойчивости к неблагоприятным условиям (в качестве частного проявления функционирования организма как саморегулирующейся системы). В ответ на любой выходящий за пределы оптимальных условий среды специфический раздражитель (экстремальный фактор) в растениях возникают первичные (также, как правило, специфические) отклонения того или иного параметра, степень которых обычно соответствует величине раздражающего фактора. Первичные нарушения – сигналы – передаются в контролирующий метаболизм «центр» (аппарат генетической регуляции, локализованный в ядерной ДНК) либо прямо, либо через производные от этих повреждений более общие, неспецифические нарушения в цитоплазме. Изменение в клетке каких-то параметров (например, гомеостаза при засолении) для защиты наиболее важной клеточной структуры – ДНК – вызывает ее стабилизацию белками. Однако эта стабилизация одновременно понижает функциональную активность ДНК, что приводит к снижению интенсивности всех реакций метаболизма и в конечном счете к более медленному приросту общей биомассы у растений. Поскольку при разных экстремальных воздействиях наблюдаются сходные изменения в водном режиме и повышение общей концентрации ионов в клеточном соке, а также увеличивается расход энергии на репарацию повреждений в клетке, постольку затрагивается энергетический обмен растений и снижается уровень их

энергообеспечения, что также неминуемо приводит к ослаблению синтетических процессов.

Имеются сведения о том, что после первоначального усиления катаболических процессов при воздействии на растение экстремального фактора обнаруживается вторая (тоже неспецифическая) фаза – фаза повышения интенсивности синтетических процессов. Ее можно обнаружить при сравнительно невысокой напряженности экстремального фактора, а также в период обратимого восстановления нормального уровня жизнедеятельности растений после прекращения действия неблагоприятных условий.

При стабильном же достаточно высоком уровне напряжения экстремального фактора вслед за ослаблением синтетических реакций снижается,

как говорилось, интенсивность и гидролитических процессов, что приводит к восстановлению нормального соотношения противоположно направленных процессов в организме.

В то же время, несмотря на общность защитных реакций к качественно различным экстремальным воздействиям, уровень устойчивости одних и тех же растений к этим факторам может заметно различаться, так как и оптимум разных условий среды, и величина первичного (специфического) сигнала о повреждении в ответ на различные неблагоприятные раздражения у организма могут существенно различаться. Поэтому сорт или вид растения, высокоустойчивый к какому-то одному конкретному фактору (например, к высоким температурам), может оказаться неустойчивым к другим (засолению, засухе, морозу), особенно к таким, которые по специфике своего первичного воздействия на растение существенно разнятся.

Чем же определяется тот или иной уровень устойчивости растений? Говоря об устойчивости к неблагоприятным внешним условиям, следует отметить следующее. Исследования, проведенные по оценке морозо-, засухо-, жаро- и солеустойчивости растений на большом наборе сортов (более 10 000) разных культур, показали, что, хотя абсолютные величины степени устойчивости одних и тех же сортов изменяются в зависимости от сопутствующих условий выращивания растений (и порой весьма значительно), присущие сортам относительные различия уровня их устойчивости (высокий, средний, низкий и т.п.) при этом всегда сохраняются. Об этом же свидетельствуют и данные других авторов.

Следовательно, тот или иной уровень устойчивости, присущий растениям, является генетически наследуемым признаком, который проявляется в экстремальных для организма условиях существования.

С другой стороны, различия в уровне устойчивости растений отчетливо проявляются лишь при определенной напряженности экстремального фактора. Если этот фактор выражен слабо, то вызываемые им изменения в метаболизме даже неустойчивых растений весьма незначительны, невелики изменения их продуктивности и достоверной разницы в уровнях устойчивости растений не обнаруживается. Сглаживаются они и при чрезмерно высокой напряженности экстремального фактора, близкой или даже превышающей летальный порог для слабо- и среднеустойчивых сортов (в этом случае вопрос стоит уже не об уровне устойчивости, а о пороге выносливости растений).

Исследования показывают, что разные по устойчивости сорта качественно однотипно реагируют на неблагоприятные воздействия, но отличаются как по степени различных нарушений, вызываемых одинаковой величиной экстремального фактора (разная величина сигнала в ответ на раздражитель одной и той же интенсивности), так и по скорости и глубине перестройки метаболизма в ответ на раздражитель или по скорости восстановления нормального уровня жизнедеятельности после прекращения действия экстремального фактора.

При этом вызываемые экстремальными воздействиями нарушения физиолого-биохимических параметров тем слабее, чем выше устойчивость растений; у этих сортов изменение уровня обмена веществ при длительном воздействии неблагоприятного фактора, как правило, происходит быстрее, но меньше отклоняется от нормы (уровень метаболизма при оптимальных условиях).

К такому выводу исследователи пришли на основании большого числа опытов при изучении засухоустойчивости, жаростойкости, морозо- и зимостойкости, устойчивости к вымоканию и солеустойчивости.

Все это позволяет заключить, что более высокая степень устойчивости сорта к внешнему фактору обуславливается, с одной стороны, способностью растений сохранять нормальный уровень метаболизма (норму реакции) при более широком интервале значений напряженности этого фактора, т.е. обеспечивается повышенной биологической буферностью организма и, с другой – большей скоростью выработки у них защитных изменений метаболизма тогда, когда напряженность экстремального фактора выходит за пределы допустимой нормы. Вероятно, это связано с увеличением набора изоферментов, обнаруженного у более устойчивых сортов, что дает возможность организму через включение шунтовых путей лучше

регулировать и поддерживать на оптимальном уровне метаболизм в разных условиях. Возможно также, что больший набор изоферментов (и наличие в связи с этим дополнительных шунтов) обеспечивает более устойчивым сортам возможность скорее реализовать защитно-приспособительные перестройки в обмене веществ при экстремальных условиях.

Анализ результатов оценки уровня устойчивости большого количества сортов к разным неблагоприятным условиям показывает, что более устойчивыми чаще являются формы с пониженной продуктивностью (что

объясняется обычно и пониженным уровнем метаболизма). Рассмотрим адаптации растений еще к некоторым стрессовым факторам среды:

### 1. Устойчивость к недостатку кислорода

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

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

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

### 2. Газоустойчивость - это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. Токсичные газы, попадая в листья, образуют кислоты или щелочи. Это приводит к изменению pH цитоплазмы, разрушению хлорофилла, нарушению клеточных мембран. Для разных видов растений характерен свой безопасный для жизнедеятельности уровень накопления токсичных газов. Так, лох, тополь и клен более устойчивы к хлору и сернистому газу (SO<sub>2</sub>), чем липа и каштан. Растения, устойчивые к засолению и другим стрессорам, имеют более высокую газоустойчивость.

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

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

Устойчивость растений к действию радиации определяется следующими факторами:

1. Постоянное присутствие ферментных систем репарации ДНК. Они отыскивают поврежденный участок, разрушают его и восстанавливают целостность молекулы ДНК.

2. Наличие в клетках веществ – радиопротекторов (сульфгидрильные соединения, аскорбиновая кислота, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза). Они ликвидируют свободные радикалы и пероксиды, возникающие при облучении.

3. Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений: а) неоднородностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью, б) присутствием в апикальных меристемах покоящихся клеток, которые приступают к делению при остановке деления клеток основной меристемы, в) наличием спящих почек, которые после гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

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

1. Факультативные (необязательные) паразиты, которые, являясь сапрофитами, живут на мертвых остатках растений, но могут поражать живые ослабленные растения.

2. Факультативные сапрофиты ведут в основном паразитический образ жизни и реже - сапрофитный.

3. Облигатные (обязательные) паразиты поражают только живые растения.

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

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

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

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

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

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

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

В пяти первых сигнальных системах посредником между цитоплазматической частью рецептора и первым активируемым ферментом являются G-белки. Эти белки локализованы на внутренней стороне плазмалеммы. Их молекулы состоят из трех субъединиц:  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . В состоянии покоя все субъединицы образуют комплекс, где  $\alpha$ -субъединица связана с гуанозиндифосфатом. В результате конформационных изменений после связывания с элиситором рецептор присоединяется к G-белку. При этом гуанозиндифосфат отсоединяется от  $\alpha$ -субъединицы и его место занимает гуанозинтрифосфат. После этого  $\alpha$ -субъединица отделяется от двух других субъединиц и связывается с каким-либо эффектором, например, аденилатциклазой. Затем  $\alpha$ -субъединица гидролизует гуанозинтрифосфат до гуано-



зиндифосфата, инактивируется, отделяется от эффектора и присоединяется к свободным  $\beta$ - и  $\gamma$ -субъединицами. Таким образом, G-белки, связываясь с эффекторами, включают сигнальные пути.

Кратко рассмотрим каждую сигнальную систему.

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

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

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

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

У растений стрессоры активируют G белки, фосфолипазы С и D у растений. Следовательно, начальные этапы этого сигнального пути одинаковы у животных и растительных клеток. Можно предположить, что в рас-

тениях также происходит образование фосфатидной кислоты, которая может активировать протеинкиназы с последующим фосфорилированием белков, в том числе и факторов регуляции транскрипции.

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

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

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

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

лжасмонат через активирование протеинкиназ повышают уровень экспрессии защитных генов.

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

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

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

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

Конституционные механизмы: а) особенности структуры тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения патогена, б) способность к выделению веществ с антибиотической активностью

(например, фитонцидов), в) отсутствие или недостаток веществ, жизненно важных для роста и развития паразита.

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

Устойчивость к нектрофам обеспечивают следующие механизмы: 1) детоксикация токсинов паразита (например, викторина - токсина возбудителя гельминтоспориоза овса в устойчивых растениях овса), 2) отсутствие у устойчивых растений рецепторов, связывающих токсин (у восприимчивых растений связывание токсина с рецептором в плазмалемме хозяина приводит к гибели клетки, 3) инактивация экзоферментов паразита неспецифическими ингибиторами типа фенолов, 4) задержка синтеза экзоферментов паразита устранением (маскировкой) их субстратов (например, синтез пектиназы и пектинметилэстеразы, осуществляемый нектрофами лишь в присутствии субстрата - пектиновых веществ, при поражении не происходит из-за усиления суберинизации и лигнификации клеточных стенок растения-хозяина в месте поражения, что маскирует пектиновые соединения), 5) повреждение клеточных стенок паразита ферментами растения-хозяина - хитиназой, глюканазой.

Взаимодействие растения и паразита происходит на поверхности растения, которая служит первой линией его обороны. Споры патогена или сам патоген вначале должны удержаться на поверхности органа. Этому у многих растений препятствует отложение воска на кутикуле эпидермальных клеток, что делает поверхность плохо смачиваемой водой, необходимой для прорастания спор. Патогены (грибы, бактерии, вирусы, передающиеся механическим путем) преодолевают этот барьер через устьица и поранения. Покровные ткани служат не только механической преградой, но и токсическим барьером, так как содержат разнообразные антибиотические вещества. Эти защитные свойства присущи поверхности растения до контакта с патогеном и усиливаются после заражения. При заболевании происходит отложение гидроксипролинбогатых гликопротеинов (экстензинов), суберина и лигнина в клеточные стенки растений. В результате повышается их механическая прочность, ограничивается проникновение и распространение паразита и приток питательных веществ к паразиту, компоненты стенки защищены от атаки ферментами паразита. Лигнин может откладываться и в клеточной стенке гиф грибов, останавливая их рост.

Немногие грибы способны расщеплять лигнин. Если возбудитель образует на поверхности листа апрессорий (орган-присоску для преодоления клеточной стенки), то непосредственно под ним клеточная стенка утолщается. Образуется бугорок-папилла, содержащий лигнин и кремний. Его своевременное формирование не позволяет паразиту проникнуть в клетку. В устойчивых растениях хлопчатника при поражении грибами родов *Verticillium* и *Fusarium* патоген, попадая через корни в проводящую систему, задерживается тиллами (выпячиваниями в сосудах, представляющими собой содержимое соседних паренхимных клеток, покрытое пектиновым чехлом). Задержанный гриб повреждается антибиотическими веществами.

Патоген, преодолев поверхностные барьеры и попав в проводящую систему и клетки растения, вызывает заболевание растения. Характер заболевания зависит от устойчивости растения. По степени устойчивости выделяют четыре категории растений: чувствительные, толерантные, сверхчувствительные и крайне устойчивые (иммунные). Кратко охарактеризуем их на примере взаимодействия растений с вирусами.

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

ной температуре (10-15°C) на инфицированных листьях формировались некрозы.

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

Некротизация инфицированных клеток сверхчувствительных растений, контролируемая генами патогена и растения-хозяина, является частным случаем запрограммированной клеточной смерти (PCD – programmed cell death). PCD необходима для нормального развития организма. Так, она происходит, например, при дифференциации трахеидных элементов в ходе образования ксилемных сосудов и гибели клеток корневого чехлика. Эти периферические клетки погибают даже тогда, когда корни растут в воде, то есть гибель клеток является частью развития растения, а не вызвана действием почвы. Сходство между PCD и гибелью клеток при сверхчувствительной реакции заключается в том, что это два активных процесса, в некротизирующейся клетке также повышается содержание ионов кальция в цитоплазме, образуются мембранные пузырьки, увеличивается активность дезоксирибонуклеаз, ДНК распадается на фрагменты с 3'ОН концами, происходит конденсация ядра и цитоплазмы.

Помимо включения PCD, некротизация инфицированных клеток сверхчувствительных растений происходит в результате выхода фенолов из центральной вакуоли и гидролитических ферментов из лизосом вследствие нарушения целостности клеточных мембран и увеличения их проницаемости. Снижение целостности клеточных мембран обусловлено перекисным окислением липидов. Оно может происходить при участии ферментов и неферментативным путем в результате действия реактивных форм кислорода и свободных органических радикалов. Выше было пока-

зано, что в растениях при заболевании увеличивалась активность фосфолипаз и липоксигеназ. Известны такие виды реактивного кислорода, как супероксидный ( $O_2^{\bullet-}$ ), пергидроксильный ( $HO_2^{\bullet}$ ), который является протонированной формой супероксида, гидроксильный ( $OH^{\bullet}$ ) радикалы, перекись водорода ( $H_2O_2$ ), синглетно-возбужденный кислород ( $^1O_2$ ). Реактивные формы кислорода постоянно присутствуют в растительных клетках в небольшом количестве, образуясь в процессе окислительно-восстановительных реакций. Очень быстрое накопление реактивных форм кислорода было показано для различных комбинаций растение-патоген и при обработке элиситорами. Окислительный взрыв происходил и при воздействии абиотических факторов: ультрафиолетового облучения (280-320 нм), повышенной температуре, осмотическом и механическом стрессах.

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

Одним из характерных свойств сверхчувствительных растений является приобретенная (индуцированная) устойчивость к повторному заражению патогеном. Были предложены термины: системная приобретенная устойчивость (systemic acquired resistance - SAR) и локальная приобретенная устойчивость (localized acquired resistance - LAR). О LAR говорят в тех случаях, когда устойчивость приобретают клетки в зоне, непосредственно примыкающей к локальному некрозу (расстояние примерно 2 мм). В этом случае вторичные некрозы совсем не образуются. Приобретенная устойчивость считается системной, если она развивается в клетках больного растения, удаленных от места первоначального внедрения патогена. SAR проявляется в снижении уровня накопления вирусов в клетках, уменьшении размеров вторичных некрозов, что свидетельствует об угнетении ближнего транспорта вируса. Не ясно, различаются ли между собой LAR и SAR или это один и тот же процесс, происходящий в клетках, расположенных на разном расстоянии от места первичного проникновения вируса в растение.

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

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

При заболевании в растениях накапливаются вещества, повышающие их устойчивость к патогенам. Важную роль в неспецифической устойчивости растений играют антибиотические вещества - фитонциды, открытые Б. Токиным в 20-х годах 20 века. К ним относятся низкомолекулярные вещества разнообразного строения (алифатические соединения, хиноны, гликозиды с фенолами, спиртами), способные задерживать развитие или убивать микроорганизмы. Выделяясь при поранении лука, чеснока, летучие фитонциды защищают растение от патогенов уже над поверхностью органов. Нелетучие фитонциды локализованы в покровных тканях и участвуют в создании защитных свойств поверхности. Внутри клеток



они могут накапливаться в вакуоли. При повреждениях количество фитонцидов резко возрастает, что предотвращает возможное инфицирование раненых тканей.

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

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

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

В 1999 году на основе аминокислотной последовательности, серологическим свойствам, энзимной и биологической активности была создана унифицированная для всех растений номенклатура PR-белков, состоящая из 14 семейств (PR-1 – PR-14). Некоторые PR-белки имеют протеазную,

рибонуклеазную, 1,3-β-глюканазную, хитиназную активности или являются ингибиторами протеаз. Высшие растения не имеют хитина. Вероятно, что эти белки участвуют в защите растений от грибов, так как хитин и β-1,3-глюканы являются главными компонентами клеточных стенок многих грибов и хитиназа гидролизует β-1,3-связи хитина. Хитиназа может действовать также как лизоцим, гидролизуя пептидоглюканы клеточных стенок бактерий. Однако β-1,3-глюканаза может способствовать транспорту вирусных частиц по листу. Это объясняется тем, что β-1,3-глюканаза разрушает каллозу (β-1,3-глюкан), которая откладывается в клеточной стенке и плазмодесмах и блокирует транспорт вируса.

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

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

Еще одна возможность поддержания устойчивости растений - регуляция растением-хозяином образования соединений, жизненно важных для паразита. Так, фитопфтора не способна продуцировать β-ситостерин, необходимый грибу для образования спор. Его источником для гриба служат клетки растения. У устойчивых к фитопфторе растений в месте инфициро-

вания клетки резко сокращают синтез этого вещества и паразит не может размножаться. Недостаток  $\beta$ -ситостерина также приводит к повреждению мембран патогена, что делает его клетки чувствительнее к воздействию фитоалексинов. Вместе с тем предшественники  $\beta$ -ситостерина используются на синтез фитоалексинов сесквитерпеноидной природы.

При заражении растений патогенами увеличивается активность литического компартмента клеток чувствительных и сверхчувствительных растений. К литическому компартменту клеток растений относят мелкие вакуоли - производные эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи, функционирующие как первичные лизосомы животных, то есть содержащие гидролазы структуры, в которых нет субстратов для этих ферментов. Кроме этих вакуолей к литическому компартменту клеток растений относятся центральная вакуоль и другие вакуоли, эквивалентные вторичным лизосомам клеток животных, которые содержат гидролазы и их субстраты, а также плазмалемма и ее производные, в том числе парамуральные тела, и внеклеточные гидролазы, локализованные в клеточной стенке и в пространстве между стенкой и плазмалеммой.

### **Вопросы для самопроверки**

1. Что такое стресс?
2. Назовите факторы, вызывающие стресс у растений?
3. Что такое адаптация?
4. Следующие факторы могут, очевидно, влиять на географическое распространение данного вида растений: а) среднегодовая температура, б) минимальная ночная температура, в) максимальная дневная температура, г) максимальная ночная температура, д) общее число дней с отрицательной температурой. Какие из этих факторов играют главную роль? Почему?
5. В чём первичная причина повреждения растений морозом? Как сделать растения более устойчивым к воздействию низких температур? Чем предположительно определяется эта возросшая устойчивость?
6. Какими механизмами располагают растения для защиты от: а) конкурирующих с ними растений, б) паразитных грибов, в) растительноядных насекомых?

7. Некоторым растениям удаётся избежать конкуренции с другими растениями с помощью аллелопатии. Поясните смысл этого термина и расскажите, как осуществляется такого рода воздействия.
8. Что означает термин «вторичные метаболиты»? Как возникло это название? Какова вероятная роль этих веществ у растений?
9. Растения вырабатывают много токсических соединений, которые служат им средством защиты от растительноядных животных. Почему эти яды никак не влияют на их собственный метаболизм?
10. Что представляют собой фитоалексины и какова их роль в устойчивости растений к болезням?
11. Чем различаются понятия морозо- и зимостойкости?
12. Какое значение имеет накопление сахара в растении для его морозостойкости?
13. Что более опасно для растений: зимние морозы или весенние заморозки? Объясните.
14. В чём заключается прямое и косвенное действие высоких температур на растение?
15. Что такое закаливание зимующих растений? Какие фазы закаливания различают у древесных пород?
16. Почему в первой фазе закаливания нужны свет и низкая положительная температура?
17. Что такое периодичность роста растений?
18. Как можно повысить засухоустойчивость растений?
19. Какие вещества в растении в экстремальных условиях способствуют возникновению защитно-приспособительных реакций?
20. В чём суть закона Заленского?
21. На какие группы делятся солеустойчивые растения и каковы их физиологические особенности.
22. Опишите две причины, вызывающие покой семян; каковы способы прерывания покоя, обусловленного каждой из этих причин?
23. Какова роль абсцизовой кислоты в регуляции скорости транспирации?
24. Что подразумевают под «законом убывающего плодородия почвы»? как он влияет на сельскохозяйственную практику?
25. Дайте научное объяснение: а) применения света для регулирования цветения хризантем, б) опрыскивания винограда гиббереллином, с) хранения плодов в атмосфере этилена или при высокой концентрации CO<sub>2</sub>.

26. Объясните, почему культура клеток и тканей растений занимает определенное место в сельском хозяйстве и садоводстве.
27. Что представляют собой фитоаллексены и какова их роль в устойчивости растений к болезни?
28. Как преодолевают растения воздействие неблагоприятных внешних условий: а) низких температур, б) засухи?
29. Какие проблемы возникают в связи с ростом растений во время длительных космических полетов и, какую пользу могут принести растения в этих полетах?
30. Представьте, что агроном выращивает в поле картофель (или сахарную свеклу, или пшеницу). Если бы это было возможно, то какой метаболический процесс (или процессы) в данном растении следовало бы, по вашему мнению, подавить или замедлить, а какой – ускорить, чтобы получить более высокий урожай на бедной почве? Объясните.

## **11. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

### **11.1. Экологические группы растений по отношению к свету**

По отношению к важнейшему экологическому фактору – свету – выделяют три экологические группы растений: световые виды (гелиофилы), теневыносливые виды и теневые (сциофиты). Соответственно местообитаниям у растений выработались приспособления к тем или иным условиям светового режима. У светолюбивых растений листья обычно мельче и толще, чем у теневых и теневыносливых видов. Их листья различаются также по анатомо-морфологическому строению, физиологическим функциям (структуре ассимиляционных тканей, строению хлоропластов) и по другим признакам. Процесс фотосинтеза у световых растений идет более энергично при сильном освещении, а теневые листья лучше «работают» при слабом свете. Листья теневых растений, по сравнению со световыми, содержат повышенное количество хлорофилла. Это хорошо заметно уже по внешнему виду листьев, обычно в затемнении имеющих более густую темно-зеленую окраску. Наглядным примером адаптации к световому режиму служит сезонный диморфизм листьев у одной и той же особи, например, у медуницы неясной (*Pulmonaria obscura*), развивающейся еще в

необлиственном лесу при сильном освещении и в тени при полном разворачивании листьев у древесных пород. Весенние листья у нее мелкие, сидячие, их можно охарактеризовать как световые, а летние с более широкой пластинкой – как теневые.

Светолюбивые растения встречаются на открытых местообитаниях или хорошо освещаемых местах. Это растения пустынь, тундр, высокогорий, степные и луговые травы, прибрежные и водные растения с плавающими листьями, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков и др. В лесной зоне деревьями-гелиофилами являются прежде всего растения первого яруса. Одним из примеров светолюбивых растений являются так называемые эфемероиды – раннецветущие многолетники степей и пустынь, оканчивающие вегетацию до наступления высоких летних температур, а также ранневесенние растения листопадных лесов, заканчивающие цветение и вегетацию до разворачивания листвы на деревьях. Знакомство с экологической тропой начинается с демонстрации именно этой группы растений. Эфемероиды представлены многолетними травянистыми растениями, вегетирующими и цветущими только весной. Летом их надземные побеги полностью отмирают, а до следующей вегетации в почве сохраняются лишь подземные запасующие органы – луковицы, клубни, корневища. Эфемероиды характерны для сухих областей (степей, полупустынь и пустынь) и широколиственных лесов обоих полушарий. Их краткая вегетация в столь разнородных природных условиях обусловлена разными экологическими факторами. Эфемероиды степей и пустынь как бы «убегают» от жары и сухости почвы, а живущие под пологом широколиственного леса – от затенения, наступающего вслед за разворачиванием листьев у древесных пород. По своей природе те и другие являются светолюбивыми растениями, а по отношению к фактору увлажнения почвы относятся к экологическому классу мезофитов. Им свойственны широкие листовые пластинки и интенсивная транспирация во время вегетации. Особого внимания заслуживают степные и пустынные весенние эфемероиды. К этой группе принадлежат растения, ранней весной покрывающие степи и пустыни разноцветным цветущим ковром. К ним относятся, например, тюльпаны (*Tulipa*), гиацинты (*Hyacinthus*), крокусы (*Crocus*), мускари (*Muscari*), пушкинии (*Puschkinia*), хионодоксы (*Chionodoxa*), гусиные луки (*Gagea*), птицемлечники (*Ornithogalum*), рябчики (*Fritillaria*) и др. Это виды с чрезвычайно краткой вегетацией, продолжающейся иногда не более 4–6 недель, и длительным периодом покоя, который они переносят в виде по-

кующихся луковиц, клубней, корневищ. На первый взгляд эти растения трудно отнести к мезофитам, поскольку они в основном распространены в областях жаркого и сухого климата. Однако благодаря очень ранним срокам вегетации им удается избежать засухи. Сезонное развитие у степных видов начинается сразу после снеготаяния, а у пустынных эфемероидов (в случае мягкой зимы) – уже в феврале. Вегетация заканчивается у этих растений в конце весны и в самом начале лета, еще до наступления сильной жары и засухи. Затем следует длительный летний покой. Благодаря такому сдвигу сезонного цикла развития по отношению к обычному ритму умеренных широт степные и пустынные эфемероиды занимают сезонную экологическую нишу, хорошо обеспеченную влагой, и относятся к мезофитам.

К мезофитам принадлежат и ранневесенние эфемероиды широколиственных лесов Северной Америки, Западной Европы, Европейской части России и Дальнего Востока. При этом весенняя экологическая ниша под пологом леса представлена различными светолюбивыми эфемероидами с характерной краткой, всего в несколько недель, вегетацией и последующим длительным покоем. Сдвиг вегетации на раннюю весну у них обусловлен не столько условиями увлажнения, сколько сезонной динамикой освещенности под пологом леса. Вегетируя после снеготаяния в условиях изобилия почвенной влаги, лесные эфемероиды имеют не только типичные мезофильные, но отчасти и гигрофильные черты. Примерами таких растений могут служить: пролеска сибирская (*Scilla sibirica*), хохлатки (*Corydalis*), кандык сибирский (*Erythronium sibiricum*), ветреница лютиковая (*Anemone ranunculoides*), галантус снежный (*Galanthus nivalis*), белоцветник весенний (*Leucojum vernalis*), чистяк весенний (*Ficaria verna*) и др., которые прорастают и начинают цвести сразу после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листвы на деревьях и установления тени уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эти эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя в виде подземных органов – луковиц, клубней, корневищ. Данная группа эфемероидов может служить примером адаптации видов к временному затенению, которая заключается в прохождении вегетационного периода в наиболее светлый промежуток времени благоприятного ранневесеннего сезона. Это сопровождается сдвигом всего годового цикла развития эфемероидов, не совпадающего с обычной сезонной ритмикой, характерной для летневегетирующих растений. Ранневесенняя вегетация дает возможность растениям избежать затенения под пологом леса, но зато требует по-

вышенной холодостойкости, способности к быстрому росту и развитию при низких температурах, заблаговременной подготовки к цветению. «Подснежники» в течение короткой вегетации неоднократно переносят весенние ночные заморозки: цветки и листья промерзают до стекловидно-хрупкого состояния и покрываются инеем, но уже через 2–3 часа после восхода солнца оттаивают и возвращаются в обычное состояние. Ранневесеннее цветение обусловлено заблаговременной подготовкой к этому важному процессу. Уже в начале зимы у эфемероидов начинается рост побегов со сформировавшимися внутри бутонами вначале в промерзшей почве, а затем над почвой, внутри снежного покрова. Даже зимой у них не прекращается формирование генеративных органов. По мере приближения сроков снеготаяния скорость «подснежного роста» заметно возрастает. В пору раннего «предвесенья», когда лес кажется еще совсем безжизненным, под снежным покровом над почвой уже возвышаются тысячи ростков пролески (*Scilla*) и гусиного лука (*Gagea*), достигающих к этому времени 2–7 см высоты и готовых начать цветение, как только сойдет снег. При этом образование хлорофилла у ранневесенних эфемероидов начинается еще под снегом при низких температурах порядка 0°C.

Как правило, характерная темная окраска ростков эфемероидов способствует повышению температуры растения. Такая окраска содействует увеличению поглощения солнечной радиации, что, в свою очередь, благоприятствует достаточно интенсивному фотосинтезу в солнечные, но еще холодные весенние дни. Даже под снегом, точнее под его тонким слоем, темноокрашенные части зимующих эфемероидов нагреваются солнечными лучами. Это приводит к образованию полостей и «парничка» вокруг растений и более быстрому протаиванию снежной корки над ними. Большинство эфемероидов лиственных лесов являются энтомофилами. Они опыляются медоносной пчелой, дикими одиночными пчелами, шмелями, осами, мухами-сирфидами, мелкими жуками. Привлечению насекомых-опылителей способствует яркая окраска их околоцветника, приятный запах и сравнительно обильное выделение нектара. Эфемероиды являются одними из первых нектароносов и пергоносов в ранневесеннее время. Эфемероиды известны во многих семействах цветковых растений. Наиболее обычны они среди лилейных (*Liliaceae*), амариллисовых (*Amaryllidaceae*), ирисовых (*Iridaceae*), лютиковых (*Ranunculaceae*) и др. Теневыносливые и тенелюбивые растения довольствуются меньшим количеством света. Тенелюбивые виды (сциофиты) лучше фотосинтезируют при слабой освещенности.



ценности и не выносят яркого света. К этой группе принадлежат виды сильнозатененных местообитаний (нижние затененные ярусы сложных растительных сообществ, например, таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических лесов, сине-зеленые водоросли, живущие в почве, и др.). На полном свету сциофиты находятся в подавленном состоянии из-за того, что они не могут быстро производить хлорофилл. Свет непрерывно разлагает хлорофилл, в результате чего листья у них бледнеют и в дальнейшем отмирают. Кроме того, на полном свету теневые растения настолько быстро теряют воду посредством транспирации, что вынуждены закрывать устьица, а это прекращает фотосинтез и ведет к «голоданию». При этом некоторые из них, например, заячья кислица (*Oxalis acetosella*), способны к защитным движениям: изменению положения листовых пластинок при попадании на них сильного света. Так, в еловом лесу с разреженным пологом нередко можно видеть, что у заячьей кислицы при попадании яркого солнечного света листья складываются так, что их доли приобретают вертикальное положение. Теневыносливые растения имеют достаточно широкую экологическую амплитуду по отношению к свету, поэтому их можно называть свето- и теневыносливыми. Они лучше растут и развиваются при полной освещенности (или близкой к ней), но они также хорошо адаптируются и к слабому свету. Это наиболее распространенная и очень пластичная группа. К теневыносливым растениям относятся такие хорошо известные виды, как ландыш майский (*Convallaria majalis*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), бруннера сибирская (*Brunnera sibirica*), большинство таежных папоротников, виды волжанки (*Aruncus*), большинство колокольчиков (*Campanula*) и мн. др. Удачным примером формирования адаптаций к недостатку света являются лианы – растения, компенсировавшие свою неустойчивость в вертикальном направлении формированием различных приспособлений для закрепления на опоре: круговое вращение стебля, корнелазание и листолазание, а также развитие усиков листового и стеблевого происхождения. Участок лиан следующий элемент экологической тропы. Большинство лиан относятся к теневыносливым растениям, хотя подъем лиан кверху обычно объясняется их стремлением к свету. Тем не менее обычные места произрастания хмеля обыкновенного, типичной лианы умеренной зоны, по кустарникам, лесам, оврагам, по ивнякам едва ли можно назвать светлыми. Лианы (от испанского «лиар» – обвивать, виться) – лазящие и вьющиеся растения. Это широкое понятие, в него ботаники включают все вьющиеся и лазящие растения, имеющие

многообразные способы прикрепления к опоре. Жизненная форма лианы встречается в самых разных систематических группах. Но всех их объединяет некоторая общность строения, главным образом стебля – гибкого, неспособного самостоятельно держаться вертикально. Для него нужна опора, вокруг которой он обвивается либо цепляется за нее с помощью листьев, усиков, шипов, корней и других приспособлений. Стебли большинства лиан, как правило, быстро растут в длину и незначительно в толщину, имеют сильно вытянутые междоузлия. Интересно и внутреннее строение лиан. Древесина основного побега у них обычно состоит из сосудисто-волокнистых пучков, окруженных более мягкой тканью. Поскольку лианы вынуждены тянуть воду нередко на протяжении десятков метров, их сосуды представляют собой простые перфорации (одиночные сквозные отверстия в клеточных оболочках). В целом проводящие пучки достаточно широки, их отверстия видны даже невооруженным глазом. Ствол лиан не только снаружи, но и внутри напоминает канат, сочетая в себе гибкость с большой прочностью на растяжение. Подъем лиан кверху объясняется лишь их стремлением к свету. Но как объяснить в таком случае, что усики, стебли и придаточные корни как бы «отворачиваются» от солнца и направляют свой рост в сторону затенения? Почему, если установить около лианы опору в условиях достаточного освещения, она все равно энергично взбирается вверх? Некоторые исследователи не без основания считают второй причиной возникновения приспособительных органов у лиан поиск опоры. Если деревья с лиановидным стволом, использующие соседние растения как опору, распространены исключительно во влажных тропиках, то вьющиеся кустарники, полукустарники, полукустарнички, травы встречаются повсеместно, кроме полярной и альпийской зон, пустынь и степей.

Многообразие лиан, их экологические особенности наиболее полно отражает следующая классификация данной жизненной формы по способу лазания. Опирающиеся лианы – специальных органов для крепления на опоре не имеют. Побеги у них закрепляются на опорах часто с помощью колючек, шипов. В эту группу входят, например, плетистые розы (*Rosa*), ежевика (*Rubus caesius*), дереза (*Lycium chinense*) и др. Корнелазящие – закрепляются на опоре с помощью придаточных корней, которые обычно развиваются во влажной среде и при затенении со стороны, обращенной к опоре.

Большинство видов этой группы лиан происходит от растений с ползучими укореняющимися побегами. Как правило, их развитие связано с наличием скал или толстых стволов деревьев. Примером могут служить некоторые плющи (*Hedera*) и гортензии (*Hydrangea*), фикусы (*Ficus*), кампсис (*Campsis*), кактус селеницереус (*Selenicereus grandiflorus*) и др. К вьющимся относится наибольшее количество лиан. Они характеризуются круговым вращением стеблей и действием отрицательного геотропизма, который заставляет побег подниматься вверх, но не позволяет ему обвивать горизонтальные или сильно наклоненные подпорки. Геотропизм – способность органов растений принимать определенное положение под влиянием земного притяжения. Геотропизм определяет вертикальное направление осевых органов растения: главного корня – прямо вниз (положительный геотропизм), главного стебля – прямо вверх (отрицательный геотропизм). Вьющимся лианам свойственны большая длина растущей зоны стебля и междоузлий, медленное развитие листьев, заложенных в верхней части, интенсивный и продолжительный рост, бичевидная форма побегов. Часто наблюдается их диморфизм: удлиненные, как правило, вегетативные вьющиеся стебли часто имеют недоразвитые чешуевидные листья, а укороченные невьющиеся генеративные покрыты зеленой фотосинтезирующей листвой. Примерами вьющихся лиан могут служить актинидия (*Actinidia*), лимонник китайский (*Schizandra chinensis*), жимолость каприфоль (*Lonicera caprifolium*) и др. Усиконосные лианы характеризуются наличием усиков, которые при длительном соприкосновении с твердой опорой обхватывают ее. По морфологическому строению усики бывают листового и стеблевого происхождения. Иногда на концах разветвленных усиков имеются каллюсообразные вздутия, с помощью которых они прирастают к опоре. Характерный пример – растения семейства виноградовые (*Vitaceae*): ампелопсисы (*Ampelopsis*) и партеноциссусы (*Parthenocissus*). У них вздутия на концах усиков при достижении твердой поверхности выпускают клейкое вещество. Оно настолько высокого качества, что отделить побег даже от полированного дерева, железа, стекла невозможно, не разорвав усики. Подобные выделения имеют и придаточные корни лазающих лиан. Однако с физиологической стороны образование липких дисков, подушечек и т.п. не изучено до сих пор. Часто из этой группы выделяют лианы - листолазы. Они имеют нормально развитые листовые пластинки, но их черешки способны захватывать опору, обвиваться и закрепляться на ней. Через 2-3 дня такой черешок сильно вздувается, утолщаясь почти вдвое, и

приобретает исключительную упругость и твердость. Зимой листовые пластинки у листопадных видов этой группы лиан отваливаются, а черешки остаются на опоре в течение двух и более лет. Они обнаруживают любопытное сходство с настоящими усиками, так как чувствительны к прикосновению, самопроизвольно движутся и в конце концов сокращаются в спираль. Среди листолазов можно назвать клематисы (*Clematis*), княжики (*Atragene*), настурции (*Tropaeolum*). Усики чаще всего бывают листового происхождения. У тыквы (*Cucurbita pepo*), например, это средняя жилка листа, у гороха (*Pisum*) и вики (*Vicia angustifolia*) – три верхние дольки. В поисках опоры усик совершает круговые движения. После надежного прикрепления свободная нижняя часть усика винтообразно извивается, подтягивает побег, а затем следует ее анатомическое изменение (образование механической ткани, одревеснение, утолщение) и она превращается как бы в прочную эластичную пружинку. Приспособления, подвижно соединяющие лиану с опорой, приносят ей огромную пользу, особенно при сильных порывах ветра. Усики же, не нашедшие опоры, обычно также завиваются, но гораздо медленнее. Иногда они остаются травянистыми, отчлениются и опадают.

## 11.2. Экологические группы растений по отношению к воде

Другим важнейшим экологическим фактором в жизни растений является вода. По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основных экологических типа: ксерофиты, гигрофиты и мезофиты. В соответствии с этим в экологическую тропу включены экспозиции альпинария, водоема и торфяного болотца.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги – почвенную и атмосферную засуху. Они распространены, обильны и разнообразны в областях с жарким и сухим климатом – в сухих степях, пустынях, высокогорьях и др. Типичными представителями экологической группы ксерофитов являются растения высокогорий и пустынь. По отношению к фактору влаги большинство из них являются ксерофитами. Об этом свидетельствуют обильное опушение на вегетативных органах, подушечная форма роста, мелкие, узкие, сильно редуцированные с мощными покровными тканями листовые пластинки,

препятствующие повышенному испарению. По отношению к почвенному фактору многие из них относятся к литофитам. Часто в их жизни преобладающее значение имеют физические свойства субстрата. Большую роль в жизни ксерофитов играют разнообразные приспособления к условиям недостатка влаги. Обычно у них сильно развита корневая система, что помогает растениям увеличивать поглощение почвенной влаги. Кроме того, от больших потерь влаги на транспирацию листья у ксерофитов, как правило, защищены мощными покровными тканями – толстостенной, иногда многослойной эпидермой, часто имеющей войлочное опушение как у большинства растений альпийцев, а также у многих шалфеев (*Salvia*), полыней (*Artemisia*), у вероники седой (*Veronica incana*), коровьяка «медвежье ушко» (*Verbascum thapsus*) и др. У ксерофитов устьица защищены от чрезмерной потери влаги и расположены в специальных углублениях в ткани листа («погруженные устьица»), иногда снабженных волосками и другими дополнительными защитными устройствами. При достаточном водоснабжении большинство ксерофитов имеют довольно высокую транспирацию, однако при наступлении засушливых условий (в жаркие и сухие полуденные часы, в периоды длительных летних засух) они сильно сокращают ее.

Выживанию ксерофитов в районах с малым количеством осадков способствует также выработка сезонных ритмов, позволяющих растениям использовать для вегетации наиболее благоприятные периоды года и резко замедлять жизнедеятельность во время засухи. К группе ксерофитов относят также суккуленты. Это растения с сочными мясистыми листьями или стеблями, содержащими сильноразвитую водоносную ткань. Суккуленты распространены главным образом в сухих областях: пустынях Центральной и Южной Америки, Южной Африки, по берегам Средиземного моря. Во флоре умеренных широт суккулентов очень мало – чаще всего это мелкие растения из родов очиток (*Sedum*) и молодило (*Sempervivum*). С представителями этой экологической группы можно познакомиться на примере растений альпинария.

Различают листовые суккуленты (виды семейства толстянковые *Crassulaceae* и др.) и стеблевые (кактусы, молочаи и др.). Корневая система у суккулентов развита слабо. Основной способ преодоления засушливых условий у них – это накопление больших запасов воды в «сочных» тканях.

Обводненность тканей суккулентов очень высока и достигает 95-98 %. Внешний облик суккулентов обусловлен защитными приспособлениями, направленными на сокращение транспирации. Утолщение листьев и стеблей и приближение их к шарообразной, а для удлинённых – к цилиндрической форме – это способ сокращения площади испаряющей поверхности при сохранении необходимой массы. В дополнение к этому у многих суккулентов поверхность защищена восковым налетом, часто опушена. Суккуленты чрезвычайно экономно расходуют воду – транспирация у них чрезвычайно мала. Из-за ограниченной транспирации и других причин интенсивность фотосинтеза у этих растений невелика, вследствие чего их рост и развитие происходят очень медленно.

Гигрофиты – растения избыточно увлажнённых местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы. При большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомо-морфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность выносить даже незначительную ее потерю. Гигрофитам свойственны тонкие нежные листовые пластинки с небольшим количеством почти всегда широко открытых устьиц, обильная транспирация при слаборазвитой водопроводящей системе, тонкие слаборазветвленные корни. Черты гигрофитов имеют травянистые растения темнохвойных лесов, такие как заячья кислица (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), цирцея альпийская (*Circaea alpina*) и др. К гигрофитам можно отнести и виды, растущие на открытых и хорошо освещённых местообитаниях, но в условиях избытка почвенной влаги – близ водоемов, в долинах рек, в местах выхода грунтовых вод и т.д. В отличие от лесных теневых гигрофитов их называют световыми гигрофитами. Это калужница болотная (*Caltha palustris*), плакун-трава (*Lythrum salicaria*) и др. Экологическая группа гигрофитов представлена во фрагментах модельных фитоценозов водоема и торфяного болотца. Для растений, обитающих в водоемах, вода не только необходимый экологический фактор, но и непосредственная среда обитания. Поэтому водные растения выделяют в группу гидрофитов. По образу жизни и строению среди них различают погруженные растения и растения с плавающими листьями. Погруженные растения подразделяются на укореняющиеся в донном грунте, например, телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*), уруть колосистая

(*Myriophyllum spicatum*) и др. и взвешенные в толще воды, например, ро-голистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*), пузырчатка обыкновенная

(*Utricularia vulgaris*), а также многочисленные виды планктонных водорослей. Растения с плавающими листьями используют частично водную, частично воздушную среду. Из них укореняются в грунте кувшинки (*Nymphaea*), кубышки (*Nuphar*), рдесты (*Potamogeton*). Многие виды наряду с плавающими на поверхности воды листьями имеют и подводные, например, папоротник сальвиния плавающая (*Salvinia natans*). Плавают на поверхности, не укореняясь, ряски (*Lemna*), водокрас (*Hydrocharis*) и др.

К настоящим водным растениям примыкает группа гелофилов, или амфибий, – «земноводных» растений. Это виды береговых и прибрежных местообитаний с избыточным увлажнением. Они могут расти как в воздушной среде, так и частично погруженными в воду, а также выносить полное временное заливание водой. Примерами гелофилов могут служить растения прибрежной полосы пресноводных водоемов: стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), частуха (*Alisma plantagoaquatica*), сусак (*Butomus umbellatus*), поручейник (*Sium latifolium*), ежеголовка (*Sparganium ramosus*) и др. У растений, лишь частично погруженных в воду, хорошо выражена гетерофилия – различающееся строение надводных и подводных листьев на одной и той же особи. Первые имеют черты, обычные для листьев наземных растений, вторые – рассеченные или очень тонкие листовые пластинки. Гетерофилия отмечается у кувшинок, кубышек, стрелолиста и других видов. У водных растений в процессе эволюции выработался ряд специфических анатомо-морфологических и физиологических приспособлений к столь своеобразной среде обитания. Так, интенсивность света в воде сильно ослаблена, поскольку часть падающей радиации отражается от поверхности воды, а остальная поглощается ее толщей. Недостаток света более всего чувствителен для погруженных и тем более глубоководных растений. В связи с ослаблением света фотосинтез у погруженных растений резко снижается с увеличением глубины. В воде, кроме недостатка света, растения могут испытывать и другое затруднение, существенное для фотосинтеза, – недостаток доступной углекислоты. При интенсивном фотосинтезе растений идет усиленное потребление углекислоты, в связи с чем возникает ее дефицит.

Важный фактор в жизни водных растений – содержание в воде требуемого для дыхания кислорода. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями при фотосинтезе. При застойном режиме в небольших водоемах вода сильно обеднена кислородом. Для поглощения водными растениями растворенных газов ( $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ ), а также минеральных веществ необходима большая поверхность контакта с водной средой. По этой причине листья водных растений, погруженные в воду, как правило, сильно рассечены на узкие нитевидные доли (роголистник, уруть, пузырчатка) или имеют очень тонкую просвечивающую пластинку (подводные листья кубышек и кувшинок, погруженные листья рдестов). Все это дает возможность гидрофитам увеличивать отношение площади тела к объему, т.е. развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы. Вода отличается от воздуха большей плотностью, что отражается на строении тела гидрофитов. У наземных растений хорошо развиты механические ткани, обеспечивающие прочность стволов и стеблей. У гидрофитов, напротив, механические ткани сильно редуцированы, поскольку растения поддерживаются самой водой. Обитание растений в водной среде накладывает отпечаток и на другие стороны их жизнедеятельности. Особый интерес представляет водный режим гидрофитов. У погруженных растений транспирации нет, а значит, нет и «верхнего двигателя», поддерживающего в растении ток воды (снизу вверх). Однако этот ток, доставляющий к тканям питательные вещества, тем не менее, существует. Выяснилось, что активная роль в его поддержании принадлежит корневому давлению.

Плавающим листьям гидрофитов обычно свойственна сильная транспирация. При этом устьица у них широко открыты и никогда не закрываются полностью, как например, у наземных растений. У некоторых погруженных растений, не прикрепленных к грунту, корни полностью редуцированы (роголистник, пузырчатка). Корни укореняющихся гидрофитов слабоветвистые, без корневых волосков. Вместе с тем ряд видов имеет толстые и прочные корневища (кубышки, кувшинки), которые играют роль «якоря», хранилища запасных веществ и органа вегетативного размножения.

Мезофиты. Эта группа включает растения, произрастающие в средних (т.е. достаточных, но не избыточных) условиях увлажнения. В нее



входят растения лугов, травяного покрова лесов, лиственные древесные и кустарниковые породы, а также большинство культурных растений (хлебные злаки, овощные культуры, плодово-ягодные, цветочные, декоративные и т.д.). К мезофитам относится также большинство теневыносливых растений, в том числе и лианы. Основные морфолого-анатомические и физиологические черты мезофитов – средние между чертами гигрофитов и ксерофитов, так называемые мезофильные. Обычно имеются хорошо развитые листья, часто с крупными пластинками, слабоопушенными или не опушенными совсем. Мезофиты открытых, освещенных местообитаний обладают чертами светолюбивых растений, а мезофиты теневых мест – чертами теневыносливых. Так, например, у эфемероидов «светолюбие» сочетается с требованием повышенного увлажнения почв. Поэтому их вегетация и цветение проходят в условиях не только хорошего освещения, но и достаточного почвенного увлажнения в ранневесенний период. Таким образом, эфемероиды являются одновременно гелиофитами по отношению к фактору света и мезофитами по отношению к воде. Применительно к экологическому фактору воде растения сфагновых болот относятся к психрофитам – растениям влажных и холодных почв. Водный режим растений сфагновых болот крайне своеобразен и резко отличается от особенностей ранее рассмотренных групп. Сфагновые болота представляют такие местообитания, где преимущественно много влаги, но она не вполне доступна растениям. Поэтому у растений сфагновых болот наблюдается несоответствие между приходом и расходом воды. Такие местообитания называют физиологически сухими. Обилие влаги на сфагновых болотах связано в первую очередь со свойствами сфагнового мха, сфагнума (*Sphagnum*). Наряду с живыми клетками сфагнум имеет систему мертвых гиалиновых клеток, обладающих большой капиллярностью и потому огромной влагоемкостью. Особенно влагоемки головки (верхушки сфагнума со скрученными листочками), которые могут впитывать влаги в 50 раз больше своей сухой массы. Водоудерживающая способность очень велика как у живых сфагновых мхов, так и у отмерших. На болотах в летнее время пересыхает лишь самый поверхностный слой сфагнума. Подстилающий сфагновый покров также хорошо удерживает воду. Таким образом, появляются условия постоянного избыточного увлажнения, при которых отмечается недостаток кислорода, угнетающий дыхание и всасывающую деятельность

корней болотных растений и подавляющий активность микроорганизмов. Эти особенности болот сильно замедляют разложение органических остатков, которое идет не до конца и приводит к накоплению продуктов неполного разложения (торф). Среди них большую роль играют гуминовые кислоты, окрашивающие торф в темный цвет и придающие болотной воде характерные коричневые и ржавые оттенки. Они обуславливают высокую кислотность торфяных субстратов (рН 4,0–4,5). Слабое разложение растительных остатков приводит к тому, что значительная доля питательных элементов находится в торфе в малодоступной для растений форме. Поэтому растения на сфагновых болотах постоянно испытывают острый недостаток минеральных веществ. Кроме того, в торфе присутствуют некоторые токсические для растений и микроорганизмов продукты разложения, такие как сероводород, метан, издавна называемый болотным газом, и др. Большое влияние на жизнь растений оказывает тепловой режим торфяников. Малая теплопроводность торфа и теплоизолирующее свойство сфагнового ковра приводят к понижению температуры в корнеобитаемом слое (в среднем на 2–4°C по сравнению с обычной почвой). Вместе с тем поверхность торфа в дневные часы нагревается довольно сильно (до +30–40°C). Особый фактор для жизни растений на торфе – постоянное нарастание торфяного субстрата. Ежегодный прирост сфагновых мхов может достигать нескольких миллиметров и даже сантиметров, но затем отмершие остатки сильно спрессовываются, так что прирост собственно торфа оказывается в несколько раз меньше. Для растений постоянное нарастание торфа означает, во-первых, опасность погребения надземных частей и, во-вторых, углубление корневых систем и тем самым отдаление их от поверхностного слоя торфа с хорошим водоснабжением. Совокупность всех этих факторов способствовала строгому отбору растений, которые могут обитать на болотах. Флора болот небогата и весьма постоянна в разных географических областях. Наиболее часто встречающиеся на сфагновых торфяниках растения – это сфагновые мхи, вечнозеленые кустарнички из семейства вересковые (*Ericaceae*): багульник болотный (*Ledum palustre*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), подбел (*Andromeda polifolia*) и др., а также ксерофильные травы, главным образом осоковые.

Внешний облик, анатомическое и физиологическое строение растений сфагновых болот несут яркий отпечаток экологических особенностей торфа как субстрата. В связи с избытком увлажнения и кислородным голоданием в толще торфа корневые системы болотных растений распространены лишь в самых поверхностных горизонтах, иногда в живом сфагновом ковре. Постоянный прирост торфа вызвал у ряда растений способность «перемещать» корни вверх по мере погребения: у кустарничков придаточные стебли, у корневищных злаков новые корневища формируются выше старых, у росянки (*Drosera*) перемещается зимующая почка и новая розетка листьев. Сосна не способна к подобному образованию новых корней, чем объясняется ее частое погребение. Бедность минерального питания на сфагновых болотах связана с появлением именно в этих условиях насекомоядных растений. На европейском континенте – это виды росянок (*Drosera*), на болотах Северной Америки – венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), саррацения (*Sarracenia*), которые с помощью ловчих аппаратов обеспечивают себе внепочвенный источник азота и других элементов. Многие болотные кустарнички, такие как карликовая береза (*Betula nana*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), клюква (*Oxycoccus palustris*), багульник (*Ledum palustre*) и другие, микотрофны, т. е. благодаря сожительству с почвенными грибами-микоризообразователями они имеют дополнительный источник получения минеральных веществ. Трудности в водоснабжении у растений сфагновых болот при обилии влаги приводят к появлению у них ярко выраженных ксерофильных черт. Особенно они заметны у болотных кустарничков: опушение у багульника, восковой налет у голубики, подбела, утолщение эпидермиса у брусники и клюквы, узкие листовые пластинки у вереска, водяники (*Empetrum*) и многолетних трав – у пушиц (*Eriophorum*), осок (*Carex*). Подобные черты объясняются физиологической сухостью торфяников. При физическом обилии влаги такие особенности почвенной среды, как низкая температура, недостаток кислорода в ней, обилие токсичных веществ, приводят к тому, что практически влага недоступна для растений. Наряду с физиологической сухостью в жизни растений на сфагновом торфянике большую роль играют и периоды физической сухости, когда сильно пересыхают самые верхние слои сфагнума, где расположены корневые системы. Совокупность этих условий и определила ксероморфный облик растений сфагновых болот.

### 11.3. Экологические группы растений по отношению к температуре

В зависимости от обеспеченности растения солнечным теплом выделяют следующие группы растений:

- криофилы (они же психрофилы, холодолюбивые) - к ним относятся растения, свободно переносящие низкие (ниже – 10 градусов Цельсия) температуры. К ним относятся лиственница даурская, лишайники, некоторые виды водорослей, ногохвостки и т.д.

- термофилы(теплолюбивые) - к ним относятся растения, отдающие предпочтение теплым температурам (то есть выше 0 градусов Цельсия). К ним относятся сине-зеленые водоросли, верблюжья колючка, кактусы и т.д.

Существует и другая классификация. Согласно ей все растения подразделяются на:

- мегатермы - это растения без особых изменений переносящие высокие (свыше 35-40 градусов Цельсия) температуры. К ним относятся растения пустынь и полупустынь: полыни (полынь белая, полынь поздняя, черная полынь, полынь Лессинга), мак павлиний, верблюжья колючка, элимус (волоснец), ковыль Лессинга, типчак, житняк, прутняк, ромашник, камфоросма, качим и т.д.

- мезотермы - это растения, живущие в «райских условиях», где температура никогда не поднимается выше 30 градусов Цельсия и не опускается ниже 20 градусов Цельсия. При повышении или понижении температуры эти растения практически сразу гибнут. К ним относятся растения тропиков и субтропиков: бальзамин, бегония, драцена, жасмин, калатея, монстера, раффлезия, гевея, артокарпус, аукуба японская, бересклет японский, гибискус, камелия японская, ливинстона китайская, нандина домашняя, фатсия японская, жимолость японская, лигодиум японский, фикус крохотный, азалия и т.д.

- микротермы - это растения, вынужденные довольствоваться невысокой (ниже 20 градусов Цельсия) температурой. Вследствие этого у них краткий вегетационный период. К ним относятся растения умеренного и арктического поясов: яблоня, груша, береза, вишня, вяз, грецкий орех, дуб

чересчатый, ива, каштан конский, клен остролистный, ольха, осина, рябина, тополь, черемуха, ясень, бузина, боярышник, ежевика, клюква, калина, все виды лишайников и мхов и т.д.

### **Вопросы для самопроверки**

1. Укажите значение света для растений.
2. Как влияет фотопериод на жизнедеятельность растений?
3. Почему реакцию растений на длину дня необходимо учитывать при введении в культуру экзотических растений и новых сельскохозяйственных культур?
4. Каково значение показателей светового довольствия для гелиофитов, сциофитов и сциогелиофитов?
5. Какие существуют приспособления растений к открытым ярко освещенным местам обитания? К затененным местам обитания под пологом леса?
6. Почему в ельнике редко встречаются травы с крупными листьями?
7. У высокогорного растения искусственно затенили на некоторое время побеги. Почему это привело к ускорению развития на несколько дней, увеличению роста стебля, числа и величины листьев, уменьшению появления боковых побегов?
8. Значение воды в жизни растений.
9. Факторы формирования увлажненности местообитаний.
10. Водный баланс растений.
11. Экологические группы растений по отношению к воде: гидрофиты.
12. Экологические группы растений по отношению к воде: гигрофиты.
13. Экологические группы растений по отношению к воде: мезофиты.
14. Экологические группы растений по отношению к воде: ксерофиты.
15. Пойкилогидрические и гомойогидрические растения.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Курс «Физиология и биохимия растений» относится к числу фундаментальных биологических дисциплин. Физиология растений – наука о жизнедеятельности растительного организма, которая изучает основные физиологические функции растительной клетки, тканей и органов; процессы взаимодействия растительных организмов с внешней средой; механизмы устойчивости растительных организмов.

Физиология растений – это наука, которая интегрирует данные молекулярной биологии и генетики, биохимии и биофизики, экологии растений и на их основе создает целостное представление о физиологических функциях растений, их организации и управлении. Физиология растений выступает теоретической основой растениеводства и ряда новых направлений биотехнологии.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алехина, Н. Д. Физиология растений [Текст] : учебник для вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко. – М. : Академия, 2005, – 640 с.
2. Ботаника Т. 2 [Текст] / Э. Страсбургер и [др.]. – М. : Академия, 2008. – 496 с.
3. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур : учебник / Е. И. Кошкин. – М. : Дрофа, 2010. – 638 с.: ил. – (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
4. Кузнецов, В. В. Физиология растений [Текст] : учебник для вузов / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Высшая школа, 2006. – 742 с.
5. Сергеева, И. В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. – Саратов, 2011. – 348 с.
6. Физиология и биохимия растений : учеб. пособие / сост.: С. А. Гужвин, В. Д. Кумачева, Р. А. Каменев ; Донской ГАУ. – Персиановский : Донской ГАУ, 2019. – 172 с.
7. Ильина, Н. А. Физиология и биохимия растений : учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. – Ульяновск : Саратов, 2013.
8. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н. Н. Третьякова. – М. : Колос, 2005. – 639 с.
9. Физиология растений : метод. рекомендации / сост. Ю. П. Федулов [и др.]. – КубГАУ : Краснодар, 2017. – 49 с.
10. Медведев, С. С. Физиология растений [Текст] : учебник для вузов / С. С. Медведев. – СПб. : БХВ-Петербург, 2012. – 495 с.
11. Физиология растений [Текст] : учебник для вузов / Н. Н. Третьяков, Е. И. Кошкин, Н. Н. Новиков и [др.] – М. : Колос, 2003. – 640 с.
12. Якушкина, Н. И. Физиология растений [Текст] : учебник для вузов / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : ВЛАДОС, 2005. – 463 с.

13. Малый практикум по физиологии растений: учебное пособие / под ред. А. Т. Мокроносова. – М. : Изд-во МГУ, 1994. – 184 с.
14. Практикум по физиологии растений / Н. Н. Третьяков, Т. В. Карнаухова, Л.А. Паничкин [и др.] ; под общ. ред. Н. Н. Третьякова. – М. : Агропромиздат, 1990. – 271 с.
15. Фотосинтез: методические рекомендации к лабораторным занятиям, задания для самостоятельной работы и контроля знаний студентов / Л. В. Кахнович. – Мн.: БГУ, 2003. – 88 с.
16. Практикум по физиологии растений: учебно-методическое пособие / В. Н. Воробьев [и др.]. – Казань : Казанский ун-т, 2013. – 80 с.
17. Физиология растений: учебное пособие / О.Л. Воскресенская, Н. П. Грошева, Е. А. Скочилова. – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2008. – 148 с.
18. Большой практикум по фотосинтезу / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова. – М. : Академия, 2006. – 256 с.
19. Физиология дыхания растений: учебное пособие / О. А. Семихатова, Т. В. Чиркова. – СПб. : СПб ун-т, 2001. – 220 с.
20. Биохимия растений: метод. рекомендации к лабораторным занятиям, задания для самост. работы студентов / Г. Г. Филипцова, И. И. Смолич. – Мн.: БГУ, 2004. – 60 с.
21. Минеральное питание растений: метод. рекомендации к лабораторным занятиям, задания для самост. работы студентов / С. Н. Найдун, В. М. Юрин. – Мн.: БГУ, 2004. – 47 с.



## ГЛОССАРИЙ ПО КУРСУ «ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ»

**Автотрофный способ питания** — характерен для организмов, обладающих способностью синтезировать органические соединения из неорганических.

**Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)** — нуклеофосфат, состоящий из азотистого основания (аденина), пентозы (рибозы) и трех молекул фосфорной кислоты.

**Активный транспорт** — транспорт веществ через мембрану с затратой энергии, идущий против градиента электрохимического потенциала.

**Аммонификация** — процесс, протекающий в почве и приводящий к образованию кетокилот, насыщенных органических кислот и аммиака.

**Антагонизм ионов** — взаимное влияние ионов. В целом ряде случаев добавление одного иона угнетает поступление другого.

**Апикальный рост** — рост растений за счет меристем, расположенных в окончаниях (верхушках) стебля и корня.

**Апопласт** — совокупность свободных пространств клеток, межклетников и мертвых сосудов ксилемы.

**Брожение** — анаэробный процесс расхода органических соединений на более простые, сопровождающийся выделением энергии.

**Водный баланс растений** — соотношение между поступлением и расходом воды.

**Водный дефицит** — это разница между содержанием воды в период максимального насыщения ею тканей и содержанием воды в растении в данное время; он выражается в процентах от максимального содержания воды в растении.

**Водный потенциал** — химический потенциал воды.

**Водный потенциал клетки (сосущая сила)** — это разность между свободной энергией воды внутри и вне клетки при той же температуре и атмосферном давлении. Эта мера энергии, с которой вода устремляется в клетку.

**Газоустойчивость растений** — способность растений выносить повышенное содержание в атмосфере различных газов.

**Галофиты** — растения засоленных местообитаний, обладающие способностью к приспособлению в процессе онтогенеза к высокой концентрации солей.

**Гетеротрофный способ питания** — характерен для организмов, обладающих способностью строить органическое вещество своего тела из уже имеющихся готовых органических соединений, только перестраивая их.

**Гигроскопическая вода** — вода, которая при помещении ее в атмосферу с 95% относительной влажностью почвы полностью недоступна для растения.

**Гигрофиты** — наземные растения, обитающие в районах с большим количеством осадков и высокой влажностью воздуха.

**Гидатоды** — водяные устьица, через которые осуществляется гуттация.

**Гидратация** — электрохимическое притяжение молекул воды к ионизированным ( $-NH_3^+$ ,  $-COO^-$  группами) и гетерополярным группам ( $-COOH$ ,  $-OH$ ,  $-CO$ ,  $-NH$ ,  $-NH_2$ ,  $-CONH_2$ ,  $-SH$ ) полипептидных цепей.

**Гидропоника** — выращивание растений на водных питательных растворах.

**Гидрофиты** — водяные растения с листьями, частично или полностью погруженными в воду или плавающими.

**Гликогалофиты** — растения, цитоплазма клеток корня которых, малопроницаема для солей.

**Гликолиз** — анаэробная фаза дыхания, в процессе которой происходит преобразование молекулы гексозы до двух молекул пировиноградной кислоты.

**Гликофиты** — растения пресных мест, не обладающие способностью к произрастанию на засоленных почвах.

**«Гниль сердечка»** — болезнь растений, связанная с недостатком бора. При этом нарушается углеводный обмен и у корнеплодов загнивает сердцевина.

**Гомеостаз** — это свойство клетки, органеллы, а также органа, организма, экологической системы сохранять постоянство своей внутренней среды.

**Гормоны цветения** — гиббереллины, антезин, вызывающие цветение растений.

**Гравитационная вода** — вода, заполняющая крупные поры и капилляры почвы большого диаметра и подчиняется в своем движении действию силы тяжести.

**Гуттация** — выделение воды в виде жидкости на поверхности листьев, когда воздух насыщен водяными парами.

**Денитрификация** — процесс образования из доступных для растения форм азота ( $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ) недоступного —  $\text{N}_2$ .

**Деплазмолиз** — явление, обратное плазмолизу, при этом цитоплазма занимает прежнее положение.

**Диффузия** — это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул растворенного вещества и растворителя.

**Дыхание** — это аэробный окислительный процесс распада органических соединений на простые, неорганические, сопровождаемый выделением энергии.

**Дыхательный коэффициент (ДК)** — отношение количества выделенного углекислого газа к количеству поглощенного кислорода.

**Жаростойкость растений** — растения, способные выносить повышенные температуры.

**Закаливание** — это обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям, происходящее под влиянием определенных внешних условий.

**Засоление** — повышенное содержание в почве солей, оказывающих вредное и даже губительное влияние на растительный организм.

**Засуха** — неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых растения испытывают водный дефицит.

**Интенсивность дыхания** — это количество поглощенного кислорода или выделившегося углекислого газа единицу времени (1 час) на единицу массы (1 г).

**Интенсивность транспирации** — количество воды граммах, испаренной с  $1\text{ м}^2$  поверхности листьев за 1 час.

**Интеркалярный (вставочный) рост** — рост за счет меристем, расположенных в основании междоузлий (у злака), а также интеркалярные меристемы характерны для некоторых листьев.

**ИЭТ (изоэлектрическая точка)** — значение рН среды, при котором количество положительных и отрицательных зарядов уравнивается и амфолит становится электронейтральным.

**Капиллярная вода** — вода, сосредоточенная в капиллярах почвы, и ее доступность тем выше, чем больше диаметр капилляра.

**Коллоидно-связанная вода** — вода, связываемая молекулами биополимеров.

**Компартментация** — расчленение полости клетки или протопласта органеллами или мембранами на отдельные изолированные ячейки. Благодаря этому в клетке многие метаболиты имеют несколько фондов.

**Компенсационная точка** — освещенность, при которой интенсивность фотосинтеза равна интенсивности дыхания.

**Корневое давление** — сила, вызывающая в растении односторонний ток воды с растворенными веществами, не зависящая от процесса транспирации.

**КПД фотосинтеза** — количество запасаемой энергии в виде сухого вещества, накапливаемое листом за определенный промежуток времени.

**Криптогалофиты (солевывделяющие)** — растения, поглощающие соли корнями, но не накапливающие их в клеточном соке.

**Ксероморфизм** — анатомические и физиологические особенности строения и функционирования листьев верхних ярусов растений, которые развиваются в условиях несколько затрудненного водоснабжения.

**Ксерофиты** — растения засушливых мест: полупустынь, саванн, степей, где воды в почве мало, а воздух сухой и горячий.

**Культура изолированных клеток и тканей** — метод выращивания на искусственной питательной среде в стерильных условиях клеток тканей, возникших в результате деления клеток, выделенных из кусочков листа, стебля, корня или других органов.

**Мезофиты** — растения, произрастающие в условиях умеренной влажности.

**Мембрана** — высокоизбирательный барьер для различных ионов и молекул, которые движутся самопроизвольно в направлении энергетического и осмотического градиента.

**Микориза** — это ассоциация корня высшего растения и непатогенного гриба.

**Морозоустойчивость растений** — способность растений выносить действие низких отрицательных температур. Это комплексный признак, запрограммированный генетически и проявляющийся в определенных условиях среды. Настии — движение органов растения, вызываемое раздражителем, не имеющим строгого направления, а действующим равномерно на все растения.

**Нитрификация** — процесс, происходящий в почве с участием микроорганизмов (*Nitrobacter* и *Nitrosomonas*) и приводящий к образованию нитратов и нитритов.

**Нитрогеназа** — мультиферментный комплекс, участвующий в процессе восстановления азота до аммиака. Нитрогеназа состоит из двухкомпонентов: более высокомолекулярного Mo, и низкомолекулярного Fe-белка.

**Осмоз** — односторонняя диффузия молекул воды или другого растворителя через полупроницаемую мембрану.

**Осмотически связанная вода** — вода, связанная с ионами или низкомолекулярными соединениями.

**Осмотическое давление** — это сила, которую необходимо приложить, чтобы помешать проникновению воды в раствор, отделенного от него полупроницаемой мембраной.

**Относительная транспирация** — это отношение интенсивности транспирации к интенсивности свободного испарения с такой же площади, как и площадь листьев.

**Пасока** — вода с растворенными веществами.

**Пассивный транспорт** — транспорт веществ через мембрану без затраты энергии, по градиенту электрохимического потенциала.

**Пиноцитоз** — поглощение клеткой капель жидкости или твердых частиц путем образования впячиваний цитоплазмы внутрь клетки. В цитоплазме образуются небольшие вакуоли (пиноцитозные пузырьки), — это перенос в метаболическую зону клетки захватываемых извне веществ.

**Плазмолиз** — процесс отделения протопласта от клеточной стенки под действием раствора большей концентрации, чем концентрация клеточного сока.

**Плазмалемма** — наружная цитоплазматическая мембрана.

**Плач растений** — это вытекание жидкости в результате пореза, и связан с наличием одностороннего тока воды через корневые системы, не зависящего от транспирации.

**Пленочная вода** — вода, окружающая коллоидные частицы почвы.

**Покой** — такое состояние целого растения или отдельных органов, когда отсутствует видимый рост.

**Полярность** — это специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфологических и физиологических градиентов и выражающиеся в различиях свойств на противоположных концах клеток, тканей, органов и всего растения.

**Продуктивность транспирации** — это количество граммов сухого вещества, накопленного в растении при испарении 1000 г воды.

**Проницаемость** — совокупность физико-химических свойств, которыми определяется соотношение между процессами поступления в клетку веществ из внешней среды, их распределение между отдельными компо-

нентами клетки, накопление этих веществ в клетке и выделение их клеткой во внешнюю среду.

**Развитие** — качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в онтогенезе.

**Реакционный центр** — включает хлорофилл-ловушку «а» и первичный акцептор электронов. Пигмент-ловушка — это пигмент, который, получив энергию, может потерять электрон.

**Ретарданты** — синтетические ингибиторы роста.

**Реутилизация** — повторное использование растением тех или иных элементов (Р, К).

**Ризосферные микроорганизмы** — микроорганизмы, развивающиеся около корневых систем.

**Рост** — процесс новообразования элементов структуры организма.

**Светособирающий комплекс (ССК)** — молекулы хлорофилла, только поглощающие свет и переносящие энергию возбуждения на особые молекулы хлорофилла, которые непосредственно участвуют в фотохимическом процессе.

**«Свободная вода»** — вода, сохранившая все или почти все свойства чистой воды. Она легко передвигается, вступает в различные биохимические реакции, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низших температурах.

**«Связанная вода»** — вода, имеющая измененные физические свойства, главным образом, вследствие взаимодействия с неводными компонентами.

**Сидерация** — запахивание зеленых растений, обычно бобовых, используемых в качестве удобрения. При этом почва обогащается азотом.

**Симпласт** — совокупность протопласт всех клеток, соединенных плазмодесмами.

**Субстраты дыхания** — вещества, используемы в процессе дыхания (белки, жиры, углеводы, органические кислоты и др.).

**Тилакоиды** — фотосинтетическая мембрана, в которой сосредоточен фотосинтетический аппарат.

**Тонопласт** — внутренняя цитоплазматическая (вакуолярная) мембрана, отделяющая вакуоль от цитозоля.

**Тотипатентность** — явление, когда клетки данного организма обладают одинаковым геномом, а, следовательно, все клетки обладают и одинаковыми потенциальными возможностями.

**Транспирационный коэффициент** — это количество граммов воды, израсходованной растением при накоплении 1 г сухого вещества.

**Транспирация** — физиологический процесс испарения воды надземными органами растений.

**Тропизмы** — изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим внешним раздражителем.

**Тургор** — состояние напряжения клеточной оболочки.

**Тургорное давление** — давление протопласта на клеточную оболочку.

**Урожай биологический** — масса органического вещества, образованного всеми растениями на гектар почвы в течение вегетационного периода.

**Устьице** — это отверстие (щель), ограниченная двумя замыкающими клетками.

**ФАР (фотосинтетически активная радиация)** — участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380...700 нм).

**Фитогормоны** — это вещества, действующие в ничтожных количествах, образующиеся в одних органах и оказывающие регуляторное влияние на какие-либо физиологические процессы в других органах растения.

**Фитохром** — пигмент из группы хромопротеидов с молекулярной массой около 120 кДа.

**Флуоресценция** — явление свечения некоторых веществ при их освещении. Хлорофилл флуоресцирует красным (вишневым) светом.

**Фосфоресценция** — длительное свечение, максимум которого лежит в инфракрасной области спектра.

**Фотодыхание** — активируемое светом и высокой температурой процесс поглощения кислорода и высвобождения углекислого газа.

**Фотопериодизм** — это реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи, связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий.

**Фотосинтез** — процесс образования органического вещества из неорганических веществ — углекислого газа и воды, осуществляющийся на свету, при участии пигментной системы растений.

**Фотосинтетическая единица (ФСЕ)** — молекула хлорофилла-ловушки со всеми вспомогательными молекулами пигментов, которые передают ей энергию.

**Фотосинтетический коэффициент** — отношение объема выделенного кислорода к объему поглощенного углекислого газа.

**Фотосинтетическое фосфорилирование** — синтез АТФ за счет энергии света.

**Фотосистема** — совокупность молекул пигментов (фотосинтетическая единица) совместно с определенными белками-переносчиками электронов.

**Хелаты** — внутрикомплексные органические соединения, в состав которых входит ион того или иного металла.

**Хемосинтез** — образование органических веществ из неорганических, используя энергию химических связей.

**Химический потенциал вещества** — энергетический уровень молекулы данного вещества, который выражается в скорости их диффузии под действием раствора большей концентрации, чем концентрация клеточного сока.

**«Хлороз» растений** — при недостатке железа замедляется синтез хлорофилла и растения приобретают бледно-зеленую окраску, по цвету напоминающую газ-хлор.

**Хозяйственный урожай** — доля сухого вещества, ради которого выращивают растения (плоды, семена, клубни и др.). Холодостойкость растений — способность растений выносить действие пониженных положительных температур.

**Цикл Кребса** — аэробная фаза дыхания, в процессе которой происходит окисление пировиноградной кислоты до конечных продуктов: углекислого газа и воды и высвобождением энергии.

**Эвгалофиты (солянки)** — растения, накапливающие в клетках большое количество солей, с мясистыми стеблями и листьями.

**Экономность транспирации** — количество испаряемой воды (мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении.

**ЭТЦ (электрон-транспортная цепь)** — процесс переноса электронов, акцептированных НАД и ФАД и передающихся по цепи к кислороду.

**Эффект Пастера** — в присутствии кислорода процесс брожения у дрожжей тормозится и заменяется процессом дыхания; одновременно резко сокращается распад глюкозы.

**Яровизация** — свойство озимых однолетних и двулетних растений ускорять переход к заложению цветков после действия на них пониженных температур в течение определенного времени.



*Учебное электронное издание*

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-практическое пособие

Авторы-составители:

РОЖКОВА Анастасия Николаевна

МАЗИРОВ Илья Михайлович

*Издается в авторской редакции*

**Системные требования:** Intel от 1,3 ГГц; Windows XP/7/8/10; Adobe Reader; дисковод CD-ROM.

**Тираж 25 экз.**

Владимирский государственный университет  
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых  
Изд-во ВлГУ  
rio.vlgu@yandex.ru

Кафедра почвоведения, агрохимии и лесного дела  
k.vlgu@yandex.ru