

Конспекты лекций по дисциплине «Физиология растений»

Содержание:

- ❖ Предмет физиологии растений
- ❖ Физиология и биохимия растительной клетки
- ❖ Водный обмен растений
- ❖ Фотосинтез растений
- ❖ Дыхание растений
- ❖ Физиология минерального питания растений
- ❖ Обмен органических веществ в растении. Вещества вторичного обмена.
- ❖ Рост и развитие растений
- ❖ Приспособление и устойчивость растений
- ❖ Физиология формирования семян, плодов и других продуктивных частей растений
- ❖ Физиология и биохимия формирования качества урожая
- ❖ сельскохозяйственных культур

Предмет физиологии растений

1. Значение физиологии растений. Методы исследования физиологии растений, связь с другими науками.

2. Теоретические основы физиологии растений: строение клетки, анатомия отдельных органов растений, общие понятия об обмене веществ как важнейшем физиологическом процессе; ассимиляция и диссимиляция, другие физиологические процессы.

1. Значение физиологии растений.

Физиология растений – это наука о физиологических и биохимических процессах и функциях растительного организма происходящих на всем протяжении его онтогенеза при всех возможных условиях внешней среды.

Основные задачи физиологии растений – познание механизмов жизненных процессов растений, изучение взаимосвязи этих процессов в организме, изменение их хода и направленности в онтогенезе и под влиянием окружающих условий, изучение закономерностей приспособления (адаптации) растений к неблагоприятным внешним воздействиям.

Конечная *цель физиологии* растений заключается в поиске возможностей управления ходом роста и развития растений, в научном обосновании приемов возделывания растений, разработке мероприятий по повышению продуктивности и устойчивости растений.

В настоящее время *основными задачами физиологии растений* являются:

- дальнейшее изучение внутренней организации физиологических процессов;
- выявление связи генетических и экологических факторов в явлениях жизни;
- развитие биотехнологии с целью получения ценных биологических продуктов и лекарств, энергетического сырья;
- рациональное использование отходов сельского и лесного хозяйства.

Физиология растений относится к биологическим, теоретическим наукам, является отраслью экспериментальной ботаники, которая в XIX веке выделилась в самостоятельную науку. В разное время на базе физиологии растений сформировались вирусология, агрохимия, химия гербицидов и стимуляторов роста, микробиология, биохимия. Физиология растений тесно связана с этими наукам, а также использует современные методы биофизики, химии, физики, математики, кибернетики. Трудно установить границы между отдельными биологическими науками, однако, прежде всего физиология растений обеспечивает необходимую интеграцию всех биологических знаний на уровне целого растения и биоценоза.

Физиология растений как *наука фундаментальная* стремится проникнуть в сущность природного явления, процесса, раскрыть его механизм, как *наука экспериментальная* использует опыты, эксперименты в качестве средств познания физиологических процессов. Для изучения физико-химической, биохимической и биологической сущности функций и процессов в физиологии растений применяют лабораторно-аналитический, вегетационный и полевой методы исследований, методы меченых атомов, световой и электронный микроскопии, электрофореза, хроматографического анализа, ультрафиолетовой и люминесцентной микроскопии, спектрометрии, иммунологии, кристаллографии и другие. Физиологические исследования проводят в фитотронах и лабораториях искусственного климата, где растения выращивают в контролируемых условиях (температура, режим освещения, состав воздуха и т.д.)

2. Теоретические основы физиологии растений.

Физиологические и биохимические процессы происходят на разных уровнях организации организма: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном, популятивном, ценоотическом и биогеохимическом. На молекулярном уровне изучают функции нуклеиновых кислот, белков и других веществ; на клеточном и субкле-

точном – функции клеток и ее органелл; на органном – функции листа, стебля, корня и др.; на организменном – функции целого интактного растения; на популятивном – функции вида и сорта растений; на ценотическом – функции фито- и агрофитоценозов, на биогеохимическом – системы растение – почва и глобальные процессы в биосфере Земли.

В растении все процессы на любом уровне организации взаимосвязаны. Изменение какого-либо процесса сказывается на всей жизнедеятельности организма. Также надо учитывать, что, растительный организм развивается в течение всей своей жизни и неотделим от внешней среды, которая в значительной мере влияет на обмен веществ в растении.

Происходящие в растении физиологические процессы регулируются функциональными системами. Это такие процессы, как почвенное, воздушное и гетеротрофное питание, синтез, транспорт и распад веществ, рост и развитие, движения растений, реакции на неблагоприятные факторы внешней среды.

К функциональным системам относятся:

1. Система автотрофного питания
2. Система почвенного (минерального) питания
3. Сосудистая проводящая система (сосуды ксилемы, ситовидные трубки флоэмы)
4. Опорная система растения (совокупность клеточных стенок и механических тканей)
5. Двигательная система (замыкающие клетки устьиц, ростовые движения)
6. Органы размножения растений
7. Дыхательная и выделительная системы (гидатоды, устьица, корневая система)
8. Системы внутренней регуляции:
 - гормональная регуляция
 - система передачи электрических импульсов
 - система мембранного транспорта
 - генетическая система.

Физиология и биохимия растительной клетки

1. Клетка как целостная живая система. Основные функциональные и регуляторные системы растений.
2. Строение и функции клеточных мембран. Механизмы проникновения ионов в клетку через мембрану.
3. Клеточная стенка. Строение и функции.
4. Ядро. Строение и функции.
5. Митохондрии и пластиды растительной клетки. Строение и роль.
6. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, вакуоль. Строение и функции.
7. Сферосомы, пероксисомы, лизосомы, их роль в клетке.
8. Немембранные органоиды клетки. Рибосомы. Строение и функции.
9. ДНК и РНК- строение и функции. Макроэргические соединения.
10. Липиды растений и их роль.
11. Углеводы (моносахариды и олигосахариды), строение и функции. Основные полисахариды растений их роль.
12. Белки растений. Их функции и строение. Биосинтез белка в клетке.
13. Строение и функции ферментов. Основные классы ферментов. Механизмы работы ферментов.

1. Клетка как целостная живая система. Основные функциональные и регуляторные системы растений.

Клетка является функциональной и структурной единицей живого организма. Совершенство ее внутренней структуры обеспечивает выполнение практически всех функций организма. Живая клетка состоит из тех же химических элементов, что и неживая природа. Процессы, происходящие в клетке, подчиняются общим законам физики и химии.

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

Фотосинтезирующие клетки растений потребляют солнечную энергию и превращают ее в химическую форму. Формой запасаения энергии в клетке служат молекулы АТФ, обеспечивающие важнейшие процессы жизнедеятельности и биосинтез органических соединений (белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и т.д.). Часть энергии АТФ затрачивается на механическую работу, другая часть идет на активный транспорт веществ против физико-химических градиентов.

Образованные при фотосинтезе органические вещества участвуют в процессе дыхания. Окислительный распад дыхательных субстратов приводит к освобождению заключенной в них энергии – часть ее вновь аккумулируется в молекулах АТФ и вновь используется по указанным направлениям. Более половины энергии окисления превращается в теплоту и в этой форме выделяется в окружающую среду. Таким образом, осуществляется *обмен энергией* между клеткой и средой.

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

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

Таким образом, способность жить, т.е. находиться длительное время в упорядоченном, энергетически насыщенном состоянии, обуславливается постоянным обменом клетки и среды веществом, энергией и информацией. Основные проявления жизни – обмен веществ, рост и размножение - обеспечиваются системой структурно и функционально связанных элементов клетки.

2. Строение и функции клеточных мембран. Механизмы проникновения ионов в клетку через мембрану.

Мембраны – это пограничные структуры, являющиеся основой организации клетки. Они покрывают протопласт в целом (плазмалемма), окружают вакуоль (тонопласт), ограничивают большинство органелл. Мембраны обеспечивают в клетке принцип *компартментации* – клетка делится на зоны, каждая из которых играет свою роль в жизни клетки. Большая часть клеточных мембран генетически связана друг с другом, то есть возникает друг от друга или служит продолжением друг друга.

Основными химическими компонентами мембран являются белки и липиды. Кроме этого мембраны содержат воду (до 30 % массы мембраны), полисахариды, минеральные вещества (кальций). Мембраны состоят из двойного слоя амфипатических липидов, имеющих полярные головы (гидрофильные) и неполярные хвосты (гидрофобные). В толще мембраны имеются липидные мицеллы, позволяющие мембране изменять конфигурацию. На поверхности мембраны располагаются периферические белки. Также крупные глобулы белка могут пронизывать мембрану, осуществляя активный транспорт веществ.

Функции мембран:

1. Обеспечивают единство разделения и связи клеточных компонентов.
2. Поддержание гомеостаза – постоянства внутриклеточной среды клетки.
3. Обеспечение обмена веществ, энергии и информации между клетками и окружающей средой.
4. Мембраны связаны с важнейшими биохимическими процессами, такими как синтез, гидролиз, окисление веществ и др., а также биоэнергетические процессы.
5. Выполняют рецепторную функцию, воспринимая внешние раздражения и передавая сигналы о них организму.

Механизмы поступления веществ через мембрану.

Все известные механизмы, обеспечивающие передвижение атомов, ионов или молекул между клеткой и средой можно разделить на две категории. К первой относятся процессы, происходящие по законам физики и химии, общим как для живой, так и для неживой природы. Это *пассивный транспорт* – движение веществ по физико-химическим градиентам без затраты клеткой метаболической энергии. К этому типу относятся диффузия, осмос, электрофорез.

3. Клеточная стенка. Строение и функции.

Клеточная стенка – это особое образование на поверхности протопласта, включающую два основных компонента – однородный рыхлый матрикс и прочную арматуру в нем. Основу клеточной стенки составляют полисахариды (целлюлоза 25 % от сухой массы, пектиновые вещества – 30 %, гемицеллюлозы – 40 %), а также белки и другие вещества – 5 %.

Целлюлоза является основным веществом арматуры, формируя «нити» – микрофибриллы и фибриллы. Матрикс состоит из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. Белки клеточной стенки являются ферментами, участвующие в ее синтезе, и выполняют функции защиты клетки от патогенов.

Некоторые клетки формируют более плотную и прочную вторичную стенку, в которой доля целлюлозы может достигать до 60 %. Кроме этого в состав могут входить такие вещества, как лигнин, суберин, минеральные соли. Химический состав и структура кле-

точной стенки определяют ее свойства – прочность, эластичность, высокую гидрофильность.

К функциям клеточной стенки относятся:

1. Опорная – поддержание формы клетки и размера.
2. Препятствует разрыву клетки от внутриклеточного давления.
3. Буферная по отношению к воде. В полисахаридной оболочке может сосредотачиваться до 30 % ее содержания в клетке; при водном дефиците она может использоваться протопластом.
4. Защитная – препятствует проникновению в протопласт повреждающих частиц и патогенных микроорганизмов.
5. Транспортная – осуществляется диффузионное передвижение гидрофильных веществ по насыщенному водой матриксу.

Кроме клеточных стенок в диффузионном движении воды и растворенных в ней веществ участвуют межклетники. Клеточные стенки и межклетники образуют так называемое свободное пространство – апопласт, составляющее 10-15 % объема растительной ткани. Часть этого пространства способна адсорбировать различные ионы за счет электростатических взаимодействий их с компонентами клеточных стенок. Этот объем называется доннановским свободным пространством.

Протопласты всех клеток растения связаны в единую целостную систему – симпласт. Таким образом, происходит взаимодействие отдельных клеток и частей растения. Межклеточные связи осуществляются через поры в клеточной стенке с помощью специфичных цитоплазматических образований – плазмодесм. Плазмодесма представляет собой канал диаметром 40-50 нм, выстланный плазмалеммой, которая, переходя из клетки в клетку, образует непрерывную внешнюю мембрану. Плазмодесмы осуществляют транспорт органических и минеральных веществ, фитогормонов и передачу электрических сигналов.

6. Адсорбция ионов – это первый этап поглощения элементов питательных веществ, облегчающий их дальнейшее движение в клетку.

4. Ядро. Строение и функции.

Ядро растительной клетки (10-30 мкм в диаметре) окружено двойной мембраной. В ядерной оболочке имеются поры размером 10-20 нм, связывающие ядро с цитоплазмой. В ядерном соке (нуклеоплазме) присутствует хроматин – вещество, состоящее из белков, ДНК, РНК. При делении клетки из него формируются хромосомы, число и форма которых специфичны для каждого вида. В нуклеоплазме присутствуют внутриядерные тельца высокой плотности – ядрышки. Они формируются в телофазе клеточного деления определенными участками хромосом. В ядрышке происходят синтез рибосомальной РНК и образование рибосом.

К функциям ядра относятся хранение и передача наследственной информации, а также регуляция всей жизнедеятельности клетки. Это достигается путем последовательной экспрессии и регрессии генов в процессе реализации генетической программы.

5. Митохондрии и пластиды растительной клетки. Строение и роль.

Важнейшими в функциональном отношении органеллам являются митохондрии и хлоропласты, имеющие общие особенности. Снаружи они покрыты двойной мембраной. Хлоропласты и митохондрии возникают вследствие деления имеющихся в клетке органелл или их предшественников. В них содержится наследственный материал, отличный от ядерного, – кольцевая молекула ДНК, РНК и рибосомы. Таким образом, там синтезируются специфичные для хлоропластов и митохондрий белки, хотя часть белков кодируется также ядром клетки. Вследствие этого митохондрии и пластиды называют полуавтономными органеллами.

Митохондрии – органеллы, осуществляющие внутриклеточное дыхание и накопление энергии. Они окружены двойной мембраной – наружной и внутренней. Внутренняя мембрана образует выросты – **кristы**, увеличивающие внутреннюю поверхность митохондрий. Внутреннее пространство митохондрий заполнено **матриксом**, состоящим из белка и других веществ. В матриксе локализованы ферменты, участвующие в процессах дыхания растений.

Основная функция **хлоропластов** – фотосинтез. Они имеют двойную белково-липидную мембрану. Внутреннее содержимое хлоропластов – **stroma**, которую пронизывают мембраны – **ламеллы**. Ламеллы, соединенные друг с другом, образуют пузырьки – **тилакоиды**. В свою очередь, тилакоиды, плотно прилегая друг к другу образуют **граны**. В тилакоидах находятся пигменты – хлорофиллы и каротиноиды, а также ферменты, участвующие в фотосинтезе.

Хлоропласты являются одной из форм **пластид** – клеточных органелл, свойственных растениям. Кроме хлоропластов к пластидам относятся лейкопласты и хромопласты. Все они имеют общее происхождение: образуются из бесцветных инициальных частиц – пропластид. **Лейкопласты** образуются в темноте, имеют слабо развитые внутренние мембраны и выполняют функцию накопления крахмала и других запасных веществ. На свету в пропластидах происходит мощное развитие внутренних мембран, в которые включается зеленый пигмент хлорофилл, – так возникают хлоропласты. **Хромопласты**, как правило, образуются из хлоропластов, вследствие разрушения в них хлорофилла и отличаются содержанием каротиноидов.

6. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, вакуоль. Строение и функции.

Ядерная оболочка в определенных местах дает начало мембранам **эндоплазматической сети (ЭПС)**. Это ограниченные мембранами каналы (диаметр около 5 нм) пронизывающие всю цитоплазму, иногда расширяясь в небольшие вакуоли. ЭПС бывает гладким и шероховатым. На внешней стороне шероховатой ЭПС сосредоточены рибосомы. Функциями ЭПС являются транспорт веществ и сигналов в клетке и между клетками (они связаны с плазмодесмами), синтез веществ белковой и липидной природы.

С мембранами ЭПС и с ядерной оболочкой связан **аппарат Гольджи**. Аппарат Гольджи состоит из **диктиосом** (цистерн) и **везикул** (пузырьков). В диктиосомах происходит синтез веществ – полисахаридов, а также белков и липидов. Оделяющиеся от диктиосом секреторные пузырьки транспортируются к плазмалемме, сливаются с ней, а вещества углеводной природы используются для строительства клеточной стенки. То есть АГ участвует как в организации плазмалеммы, так и в образовании клеточной стенки.

Самой большой частью системы, связанной с мембранами ядра и ЭПС, является **центральная вакуоль**. Образуется вакуоль за счет слияния расширенных участков ЭПС. Образовавшийся объем окружен мембраной – тонопластом, регулирующим поступление и выделение веществ. Центральная вакуоль занимает около 60-70 % объема клетки и содержит почти 75 % всей клеточной воды.

В клеточном соке вакуоли содержатся различные вещества: сахара, органические кислоты, аминокислоты, белки, ферменты, пигменты, другие органические вещества, катионы и анионы минеральных солей и кислот.

Функциями вакуоли являются:

1. Осуществляет осмотические явления – концентрация клеточного сока создает необходимый градиент для поступления воды в клетку, что поддерживает клетку в тургесцентном состоянии.

2. Экскретивная роль, т.е. накопление продуктов вторичного обмена веществ, от которых освобождается цитоплазма: фенолов, алкалоидов, гликозидов.

3. Накопление необходимых клетке питательных веществ, таких как растворимые сахара (глюкоза и фруктоза), органические кислоты (яблочная, лимонная, щавелевая, винная).

7. Сферосомы, пероксисомы, лизосомы, их роль в клетке.

К органоидам, связанным с ЭПС, относятся: лизосомы, пероксисомы, сферосомы.

Лизосомы – пузырьки 0,2-0,4 мкм, окруженные мембраной. Внутри содержат гидролитические ферменты (нуклеазы, фосфатазы, протеазы) и выполняют роль «переваривания» выполнивших свою роль компонентов клетки или запасных питательных веществ. Участвуют также в автолизе клетки.

Пероксисомы – небольшие вакуоли (0,3-1,5 мкм) содержат окислительно-восстановительные ферменты. Они участвуют в фотодыхании – процессе, в котором часть синтезированных при фотосинтезе веществ при необходимости окисляется.

Сферосомы – пузырьки (100-150 нм в диаметре), содержащие большое количество липидов и ферменты, связанные с синтезом и распадом жиров.

8. Немембранные органоиды клетки. Рибосомы. Строение и функции.

К немембранным органеллам клетки относят рибосомы и микротрубочки.

Рибосомы выполняют одну из важнейших функций: в них происходит заключительный этап биосинтеза белков – трансляция. Они образуются в ядре, а затем через поры ядерной оболочки выходят в цитоплазму. Рибосомы состоят из белка и рибосомальной РНК. Это очень маленькие частицы (20-30 нм), образованные двумя субъединицами. Рибосомы могут свободно находиться в цитоплазме или ассоциироваться на мембранах ЭПС. Несколько рибосом участвующих в синтезе белка и объединенных одной молекулой информационной РНК называются *полисомой*.

Микротрубочки представляют собой тонкие длинные полые цилиндры с внутренним диаметром около 15 нм. Сборка и разборка микротрубочек происходят в цитоплазме постоянно. При делении клетки микротрубочки формируют нить веретена деления.

Микрофиламенты – фибриллярные образования цитоплазмы. Они имеют в основе сократительный белок типа актина и обеспечивают движение цитоплазмы и ее органелл внутри клетки.

9. ДНК и РНК- строение и функции. Макроэргические соединения.

Нуклеиновые кислоты (НК) – это вещества которые в своей структуре содержат информацию о всех белках в клетке.

Они представляют собой гетерополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды.

Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, связанного с ним пятиуглеродного сахара и остатка ортофосфорной кислоты. В НК присутствуют азотистые основания двух типов – производные пурина (пуриновые) и производные пиримидина (пиримидиновые). К пуриновым основаниям относятся аденин (А), гуанин (Г), к пиримидиновым – цитозин (Ц), урацил (У) и тимин (Т).

Таким образом, схема нуклеотида следующая:

азотистое основание (А, Г, Ц, Т, У) – сахар (рибоза или дезоксирибоза) – фосфорная кислота (Р).

При образовании НК нуклеотиды соединяются друг с другом с помощью фосфорно-эфирной связи, возникающей между остатками фосфорной кислоты у пятого атома рибозы или дезоксирибозы и гидроксилем третьего атома сахара следующего нуклеотида.

НК подразделяются на рибонуклеиновые (РНК) и дезоксирибонуклеиновые (ДНК). В состав РНК входят нуклеотиды с А, Г, Ц, У, сахар – рибоза. ДНК содержит А, Г, Ц, Т, сахар – дезоксирибозу.

НК имеют сложную специфическую структуру, в основе которой лежит принцип *комплементарности*. Согласно этому, азотистые основания взаимодействуют друг с другом посредством образования водородных связей строго попарно – А с Т или У, а Г с Ц. Между комплементарными основаниями возникают две или три водородные связи.

В 1953 г. американскими учеными Д. Уотсоном и англичанином Ф. Криком была впервые описана трехмерная структура ДНК ядра. Она представляет собой двойную правозакрученную спираль, структура которой стабилизируется водородными связями между комплементарными нуклеотидами.

В ядре клетки молекулы ДНК связаны с белками гистонами и составляют *хроматин*, из которого в период митоза формируются хромосомы. Молекулярная масса ДНК в ядре очень велика (10^8 - 10^9 и более), что объясняется огромным объемом информации, который в ней записан.

Роль молекулы ДНК состоит в хранении, передаче и реализации наследственной информации. Наследственная информация определяется последовательностью нуклеотидов в молекуле. Отдельный участок ДНК, содержащий определенную нуклеотидную последовательность, отвечает за синтез одного белка и называется *геном*. Каждые три нуклеотида в этой последовательности (триплет) определяют одну аминокислоту в данном белке. Код ДНК универсален практически для всех организмов и является *вырожденным*: одна и та же аминокислота может определяться несколькими триплетами. Совокупность всех генов в ДНК составляет *генотип* организма.

Молекула ДНК способна к самоудвоению или *репликации*, происходящим в интерфазе клеточного деления. Это свойство лежит в основе передачи информации от родительских организмов к дочерним.

Различают 3 вида РНК, которые различаются по свойствам, строению, функциям и локализации в клетке. В большинстве клеток содержание РНК в 5-10 раз превышает содержание ДНК. Виды РНК:

- матричная или информационная РНК. Молекулярная масса 300 тыс. – 1 млн. Образуется в ядре клетки и переносит информацию от ДНК на синтезируемый белок.

- транспортная РНК. Молекулярная масса 23-30 тыс. Она не связана с клеточными структурами и находится в клетках в растворенном состоянии. Она транспортирует аминокислоты к месту синтеза белка. Для каждой аминокислоты существует своя собственная тРНК.

- рибосомальная РНК. На нее приходится основная часть РНК клетки. Она содержится в рибосомах, имеет наибольшую молекулярную массу и характеризуется метаболической устойчивостью.

Биосинтез белка.

Реализация наследственной информации ДНК осуществляется посредством процесса *транскрипции* мРНК в ядре клетки, что служит начальным этапом в биосинтезе клеточных структур. При транскрипции фермент РНК-полимераза раскручивает двойную спираль ДНК; на одной из нитей происходит комплементарный синтез мРНК при участии энергии АТФ. При чем синтез идет только на определенном участке ДНК, ответственном за синтез конкретного белка.

Образованная мРНК окружается белками, выходит из ядра через поры в его оболочке и достигает рибосомы, где происходит собственно синтез белка. Таким образом, молекула мРНК является посредником между ядром и цитоплазмой.

Биосинтез белка – сложный процесс, требующий значительных затрат энергии и состоящий из нескольких этапов:

- активация аминокислот в цитоплазме

- взаимодействие активированной аминокислоты с транспортной РНК (тРНК).

Один из участков всех тРНК имеет особую последовательность нуклеотидов ЦЦА, к которому и присоединяется аминоацил-АМФ. Другой участок – антикодон, специфичный для разных тРНК, комплементарен какому-нибудь кодону на мРНК.

Каждая тРНК может переносить только определенную аминокислоту. Этот комплекс перемещается в цитоплазме и достигает рибосомы.

Трансляция – главный этап белкового синтеза. В его основе лежит «узнавание» антикодона тРНК комплементарного кодона мРНК, обеспечивающее специфическую последовательность аминокислот в синтезируемом белке.

Таким образом, на рибосоме создается первичная структура белка, а затем в цитоплазма формируется более сложная конформация молекулы и белок оказывается способным выполнять свои специфические функции.

10. Белки растений. Их функции и строение. Биосинтез белка в клетке.

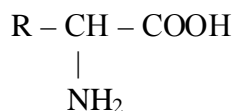
Белки представляют собой гетерополимеры, состоящие из небольших, сходных по свойствам молекул аминокислот, связанных друг с другом ковалентными связями. В состав белков могут входить до 20 различных аминокислот, которые называются *протеиногенными*.

Аминокислоты

Молекула каждой аминокислоты имеет две части: неспецифическую, общую для всех: – CH – COOH



и специфический для каждой радикал (R):



При определенном значении pH степень кислотной и основной диссоциации уравнивается и аминокислота становится электронейтральной. Это значение pH называется *изоэлектрической точкой (ИЭТ)*.

Специфический радикал аминокислот придает им самые разнообразные свойства, от которых зависят структурные и функциональные возможности белков. По природе радикала аминокислоты можно разделить на несколько групп.

1. Алифатические (глицин, аланин, валин, лейцин, изолейцин). Специфический радикал этих аминокислот имеет углеводородную природу и придает им гидрофобные свойства.

2. Оксиаминокислоты (серин, треонин). Содержат OH группу, придающую им гидрофобные свойства.

3. Серосодержащие (цистеин, метионин). Имеют сульфгидрильную группу и такие аминокислоты образуют дисульфидные мостики, стабилизирующие третичную структуру белка.

4. Моноаминодикарбоновые кислоты (аспарагиновая, глутаминовая). Содержат в структуре вторую карбоксильную группу, которая придает им высокую химическую активность, гидрофильность и дополнительный отрицательный заряд.

5. Диаминомонокарбоновые (лизин, аргинин). Содержат дополнительную аминогруппу.

6. Ароматические (фенилаланин, тирозин). Ароматическая группировка определяет гидрофобность этих соединений.

7. Гетероциклические (триптофан, гистидин). Эти аминокислоты имеют в себе большой запас азота.

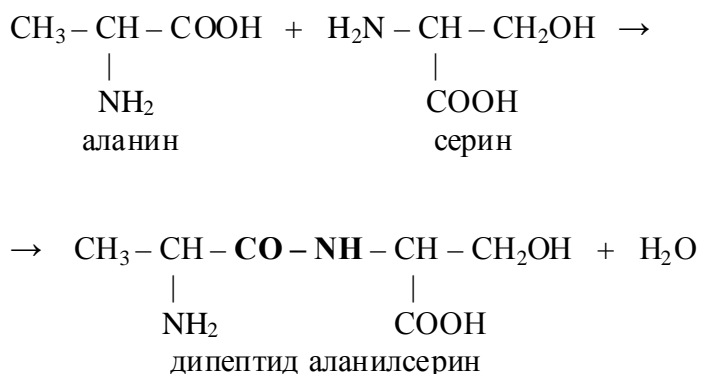
8. Иминокислоты (пролин, оксипролин). При образовании циклической структуры из линейной исчезает группа NH₂ и возникает иминная NH.

Аминокислоты можно разделить на две группы – заменимые и незаменимые. Незаменимые не способны синтезироваться в организме животных и человека. К ним относят: валин, лейцин, изолейцин, треонин, метионин, лизин, аргинин, фенилаланин, триптофан,

гистидин. Наличие достаточного количества этих аминокислот в пищевой и кормовой промышленности значительно повышает качество белка. Повысить содержание незаменимых аминокислот в растительной продукции – это задача селекции.

Структура белка

Отдельные аминокислоты соединяются друг с другом в молекуле белка с помощью пептидной связи – CO – NH –



Так создается *первичная структура белка*, которая определяется строго определенной аминокислотной последовательностью полипептидной цепи.

Вторичная структура белка стабилизируется слабыми водородными связями: каждая карбонильная группа CO пептидной связи взаимодействует с группой NH, входящей в четвертую от CO пептидную связь.

Третичная структура – более высокий уровень организации белков. Она характеризует пространственную конфигурацию молекулы.

Наиболее сложные и специфические функции в клетке выполняются белками, имеющими *четвертичную структуру*. Несколько глобул, субъединиц или олигомеров, агрегируются за счет слабых связей – водородных, ионных, гидрофобных.

Функции белков в клетке.

Свойства белков позволяют им участвовать во всех процессах клетки. Основными их функциями являются:

1. Структурная. Участвуют в построении всех клеточных структур – цитоплазмы, мембран.

2. Ферментативная. Все биологические катализаторы химических реакций в клетке являются белками.

3. Транспортная. Некоторые белки, находящиеся в клеточных мембранах, участвуют в транспорте веществ, не способных растворяться в мембранном матриксе – молекул и ионов. Это белки-переносчики, транспортирующие вещества, и белки, организующие в мембране специальные каналы.

4. Запасная. Белки – соединения, обладающие большим запасом энергии. При окислении 1 г белка освобождается 23 кДж энергии. Они являются запасным питательным веществом семян многих сельскохозяйственных культур (зернобобовые).

5. Иммунная (защитная). Специфические белки способны защищать клетки растений от инфекций. Такие белки имеют в своем составе аминокислоты, плохо переносимые патогенами. Также это белки-ферменты, ингибирующие ферменты паразитов или разрушающие оболочки бактерий. Набор таких белков в клетке не постоянен и изменяется в течение жизни растения.

6. Двигательная. Сократительные белки (актин) осуществляют движение цитоплазмы.

11. Углеводы (моносахариды и олигосахариды), строение и функции. Основные полисахариды растений их роль.

Углеводы являются одними из важнейших природных соединений, наиболее распространенных в растениях. В биосфере углеводов больше, чем всех других органических соединений вместе взятых.

Это главный продукт фотосинтеза и основной субстрат дыхания.

Молекулы углеводов устроены проще, чем молекулы белков или нуклеиновых кислот. Химический состав суммарно может быть выражен как $(\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O})_n$. По своей природе это производные многоатомных спиртов, одновременно содержащие гидроксильные – OH и альдегидные – COH или кетонные – C=O группы. В зависимости от числа мономеров в строении углеводов их подразделяют на моно-, ди-, олиго- и полисахариды. Моносахариды – это простые углеводы, содержащие от трех до семи углеродных атомов. Если в составе имеется альдегидная группа, они называются *альдозы*, если кетонная – *кетозы*.

Моносахариды (триозы и гексозы) играют большую роль в важнейших метаболических превращениях (фотосинтез и дыхание). Пентозы – рибоза и дезоксирибоза – являются компонентами АТФ, нуклеиновых кислот, ферментов. Также моносахариды служат запасными веществами (глюкоза, фруктоза).

Дисахариды состоят из двух молекул моносахаридов, олиго- из трех, четырех, полисахариды – из большого количества остатков моносахаридов.

Важнейшим дисахаридом является сахароза, состоящая из остатков α -D-глюкозы и β -D-фруктозы. Она служит питательным веществом в корнеплодах, сочных плодах. Сахароза выполняет транспортную роль, так как именно в этой форме синтезированные в листьях углеводы, передвигаются в различные части растений.

Полисахариды выполняют в растениях в основном две функции:

- структурную (целлюлоза, целлобиоза), являясь компонентом клеточных стенок;
- запасную (крахмал, инулин), в виде крахмальных зерен и используются как питательные вещества.

12. Липиды растений и их роль.

Общее свойство всех липидов – высокая гидрофобность, которая обусловлена наличием в их молекулах большого количества неполярных углеводородных радикалов.

Липиды разделяют на следующие группы.

Собственно жиры.

Они являются сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и высших карбоновых кислот.

Высокомолекулярные карбоновые кислоты представляют собой длинные углеводородные цепочки с насыщенными или ненасыщенными связями. Среди ненасыщенных кислот наиболее часто встречаются: олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты, среди насыщенных – стеариновая и пальмитиновая.

Жиры отличаются очень высокой калорийностью: при окислении 1 г жира высвобождается 38 кДж энергии. Поэтому их основная функция – запасная. Больше всего их содержится в семенах растений. Кроме энергии при окислении высвобождается метаболитическая вода, которая может служить резервом в условиях водного дефицита.

Воска.

Наиболее гидрофобные вещества из всех липидов. Это сложные эфиры одноатомных высокомолекулярных спиртов (цетилового) и высших жирных кислот. Они образуются в цитоплазме и накапливаются в клеточной стенке клеток эпидермы.

Воска являются составным компонентом кутикулы – слоя, покрывающего поверхность растения. Восковой налет предохраняет растение от высыхания и излишнего вымывания в период дождей, а также от проникновения в растение патогенных микроорганизмов и вредных насекомых.

Стероиды.

Это гидрофобные вещества, высокомолекулярные спирты, играющие определенную роль в структуре клеточных мембран, являются витаминами группы D (эргостерол). Выделены из таких растительных объектов, как зародыши пшеницы и кукурузы, зеленые листья.

Липофильные пигменты.

К ним относятся растворимые в органических растворителях пигменты – хлорофиллы и каротиноиды, участвующие в процессе фотосинтеза.

Амфипатические липиды.

Вещества этой группы обладают двойственными свойствами: как гидрофобностью, так и гидрофильностью. Гидрофильность обуславливается тем, что с одной из спиртовых групп глицерина взаимодействует соединение с гидрофильными свойствами. Наиболее часто в растении встречаются *фосфолипиды* (содержат фосфорную кислоту, взаимодействующую с каким-либо гидрофильным соединением), *гликолипиды* (содержат остаток галактозы), *сульфолипиды* (галактоза взаимодействует с серной кислотой).

Роль амфипатических липидов заключается в том, что они являются основой всех биологических мембран.

13. Строение и функции ферментов. Основные классы ферментов. Механизмы работы ферментов.

Ферменты – специфические белковые катализаторы, ускоряющие течение определенных химических реакций и играющие важнейшую роль в обмене веществ. Их действие, как и всех других катализаторов, связано со снижением энергии активации, необходимой для прохождения химической реакции.

При ферментативном катализе реагирующее вещество, так называемый субстрат, соединяется с ферментом, в результате чего молекулы субстрата становятся более активными. Соединяясь с субстратом, фермент направляет биохимическую реакцию обходными путями через образование промежуточных продуктов, при этом вместо одной осуществляются, как минимум, две реакции.

Например, сложное вещество АВ, так называемый субстрат, распадается на два более простых соединения. При обычной химической реакции это расщепление идет по схеме $AB \rightarrow A+B$. Для разрыва химических связей вещества АВ необходимо затратить какое-то количество энергии. Если же эта реакция протекает в присутствии фермента Е, то вначале происходит образование комплекса фермент – субстрат: $AB+E \rightarrow ABE$, при этом вещество АВ переходит в активированное состояние. Затем комплекс АВЕ распадается по схеме $ABE \rightarrow A+B+E$ или более сложно: $ABE \rightarrow BE+A$ и $BE \rightarrow B+E$, и образуются два продукта реакции.

Сущность действия фермента заключается в том, что он способен, индуцируя определенные изменения в субстрате путем поляризации, смещения электронов, деформации связей, повышать его активность.

Все ферменты подразделяются на два больших класса: однокомпонентные и двухкомпонентные. К первому классу относятся ферменты, состоящие только из белка, а ко второму – состоящие из белка и связанной с ним небелковой части, так называемой активной группы или *кофермента (простетическая группа)*. Активные группы могут быть отделены от белковой части молекулы.

В состав активных групп двухкомпонентных ферментов входят соединения различных классов – витамины, нуклеотиды, порфирины. У ряда окислительно-восстановительных ферментов роль активной группы выполняют динуклеотиды, содержащие производные витаминов РР и В₂. Производное витамина В₆ входит в состав активных групп ряда ферментов, катализирующих превращение аминокислот. В состав некоторых ферментов входят группировки, содержащие атомы металлов.

Молекулы двухкомпонентного фермента становятся каталитически активными лишь после соединения активной группы с соответствующим белком, который оказывает решающее влияние на специфичность действия данного фермента.

У однокомпонентных ферментов роль активных групп выполняют определенные химические группировки, входящие в белок. Они называются *активные* или *каталитические центры*. Активный центр – это часть молекулы ферментного белка, с помощью которой фермент соединяется с субстратом и от которых зависят каталитические свойства фермента.

Ферменты отличаются от неорганических катализаторов высокой специфичностью, т. е. действие каждого из них строго ограничено одним или группой близких веществ.

Главный специфический признак, на основании которого отличают один фермент от другого, – это химическая реакция, катализируемая им. В соответствии с систематической классификацией все ферменты подразделяют на шесть главных классов.

1. Оксидоредуктазы катализируют окислительно-восстановительные реакции.
2. Трансферазы катализируют реакции переноса групп.
3. Гидролазы – гидролитические ферменты.
4. Лиазы катализируют отщепление от субстратов отдельных групп с образованием двойных связей или присоединение групп к двойным связям.
5. Изомеразы – ферменты, катализирующие реакции изомеризации.
6. Лигаза (синтетаза) – ферменты, катализирующие реакции синтеза с участием АТФ или аналогичных трифосфатов.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Якушкина Н. И. Физиология растений. М.: Просвещение, 1980.— 230 с.

Водный обмен растений.

1. Роль воды в клетке и в растении. Содержание и формы воды в клетках (свободная и связанная) и в целом растении.
2. Роль корней в поглощении воды. Понятие о корневом давлении. Плач растений, гуттация. Влияние внешних условий на корневое давление.
3. Растительная клетка как осмотическая система (понятие об осмосе, сосущей силе, осмотическом и тургорном давлении). Состояние растительной клетки в изотоническом, гипертоническом и изотоническом растворах.
4. Особенности поступления воды в прорастающие семена (роль матричного потенциала и гидратации коллоидов)
5. Транспирация, ее роль в жизни растения. Строение устьиц. Типы устьичных движений. Механизм работы устьиц (на примере фотоактивных движений).
6. Показатели, характеризующие транспирацию (интенсивность транспирации, относительная транспирация, продуктивность транспирации, транспирационный коэффициент), их средние значения. Влияние внешних условий на транспирацию.

1. Роль воды в клетке и в растении. Содержание и формы воды в клетках (свободная и связанная) и в целом растении.

В жизни растений, как и всех других организмов, воде принадлежит исключительная роль.

Вода является основным компонентом живого, составляя в среднем 80 - 90 % массы растения. Содержание воды зависит от типа и возраста органов, их функционального состояния. Особенно богаты водой сочные плоды (80 - 95 % сырой массы), молодые корни (70 - 90 %) и молодые листья (80 - 90 %). Наиболее бедны водой зрелые семена. В воздушно-сухом состоянии они содержат 5 - 15 % воды. Активное проявление жизнедеятельности без воды вообще невозможно. То количество воды, ниже которого растение уже не в состоянии поддерживать основные физиологические функции, повреждается и погибает, называется *гомеостатической водой*. Содержание гомеостатической воды неодинаково у растений разных экологических групп: у гигрофитов – 65 - 70 % сырой массы, мезофитов – 45 - 60, ксерофитов – 25 - 27 %.

Необходимо отметить, что в биохимических превращениях (фотосинтезе, дыхании, гидролитических и других процессах) принимает участие не более 1 % содержащейся в растении воды.

Для функционирования живых организмов важно состояние, в котором находится содержащаяся в них вода, ее концентрация, энергетический уровень, подвижность, реакционная способность и т. д. Состояние воды характеризуется ее структурой, соотношением *свободной* (с неизменными физико-химическими свойствами) и *связанной* (с измененными физико-химическими свойствами вследствие взаимодействия с неводными компонентами) воды.

Вода в растении существует в следующих формах:

- конституционная (химически связанной),
- гидратационная или резервная (заполняющей водосборные полости в вакуолях)
- интерстициальная (выполняет транспортные функции в апопласте и проводящих путях).

Роль воды в растительном организме заключается в следующем.

1. Вода – структурообразователь протоплазмы.

Макромолекулы белков, нуклеиновых кислот, мембраны могут сохранять свою структуру и функциональную активность только при наличии водородных связей с водным матриксом. При повышении температуры водородные связи рвутся и стабилизирующее действие воды на структуру протоплазмы снижается. Поэтому жизнь может существовать в относительно узких пределах температур.

2. Вода – растворитель разнообразных веществ. Вода хорошо растворяет полярные, или гидрофильные вещества – растворимые соли, белки, сахара.

3. Вода участвует в биохимических превращениях. Принимает участие в фотосинтезе, дыхании, гидролитических процессах (при гидролизе АТФ выделяется энергия, при гидролизе солей вода является источником протонов и электронов).

4. Способствует стабилизации температуры растений. Вследствие своей большой теплоемкости – 4200 Дж/(кг·К) – вода обеспечивает примерное постоянство температуры внутри клетки. Вода может переносить большое количество теплоты, отдавая ее там, где температура тканей ниже, и забирая там, где температура более высокая. Также при испарении воды происходит значительное охлаждение из-за того, что много энергии тратится на разрыв водородных связей при переходе из одного агрегатного состояния (жидкость) в другое (газ).

5. Поддерживает клетки и в целом растение в состоянии тургора. Вода в жидком состоянии практически не сжимаема, и поэтому служит гидростатическим скелетом клетки. За счет осмоса вода создает избыточное давление внутри вакуолей растительных клеток, это тургорное давление обеспечивает упругость клеточной стенки и поддержание формы органов (например, листьев) и определенную ориентацию их в пространстве.

6. Обеспечивает транспорт веществ и связь органов растения. Пронизывая все тело растения, вода создает в нем непрерывную среду и осуществляет координацию деятельности органов в целостном растении.

2. Роль корней в поглощении воды. Понятие о корневом давлении. Плач растений, гуттация. Влияние внешних условий на корневое давление.

Корневая система является главным аппаратом поглощения воды. Расход воды растением должен полностью компенсироваться ее поступлением из возможно большего объема почвы. За счет диффузии влаги в почве передвигается крайне медленно, не более чем на 1 см в сутки. Поэтому *поглощательная деятельность корня* непосредственно связана с его *ростовой функцией*. В почве не вода движется к корню, а корень должен устремляться за водой. Поэтому корневая система имеет очень большие размеры и обладает исключительной способностью к ветвлению. Общая поверхность корней обычно превышает поверхность надземных органов в 140 - 150 раз.

Далеко не вся корневая система всасывает воду. Этой способностью обладают лишь молодые корневые окончания. Вода поглощается клетками корневых волосков, а также зоны растяжения.

Корневая система не только поглощает подавляющее количество потребляемой растением воды, но и подает воду в надземные органы. Развиваемое при этом давление называется *корневым*. Оно легко обнаруживается по *вытеканию пасоки*, или «плачу», срезанных растений, наблюдается у тыквы, винограда, березы, клена.

Химический состав пасоки значительно отличается от раствора, поглощаемого корнями из почвы, что связано с синтетической и распределительной функцией корня. В пасоке в большом количестве содержатся минеральные вещества (калий, фосфаты, нитраты), сахара (1,5-3,5%), органические кислоты, амиды, свободные аминокислоты, гормоны, витамины.

Другим проявлением нагнетающей деятельности корня является *гуттация*, т. е. выделение капельно-жидкой влаги листьями в условиях затрудненного испарения. Например, в ранние утренние часы при насыщенности воздуха водяными парами хорошо гуттируют земляника, роза, картофель, злаковые культуры, из древесных – ольха, ива, вяз. Капельки гуттационной жидкости не спутаешь с росой, потому что они находятся в определенных местах выхода *гидатод*. Причем гидатоды устроены так, что после фильтрации через мелкоклеточную паренхиму – *эпитему* – здесь остается большая часть растворенных веществ сока гуттации, которые потом используются для нужд растений. Обычно содержание веществ в соке гуттации в 8 - 10 раз меньше, чем в пасоке.

Корневое давление зависит от энергии дыхания и определяет характер влияния факторов на поглотительную деятельность корня.

Газовый состав корнеобитаемой среды. Основной механизм энергообеспечения деятельности корня – аэробное дыхание, для нормального протекания которого концентрация O_2 должна быть не ниже 5 %, а концентрация CO_2 не превышать 10 %. Избыток CO_2 гораздо опаснее для нагнетающей деятельности корня, чем временный дефицит кислорода. Сильное уплотнение почвы или ее затопление вызывает нарушение аэрации, что приводит к подавлению дыхания и поглощения воды. Случаи увядания растений при избытке влаги можно наблюдать в пониженных местах сразу после сильного дождя, когда ослабленное поглощение воды корнем не компенсирует ее расход на транспирацию.

Температура. Зависимость поглощения воды корнем от температуры выражается одновершинной кривой со следующими кардинальными точками: min 0 - 5 °C, opt 25 - 30, max 40 - 45 °C.

Замедление поглощения воды при снижении температуры объясняется торможением дыхания.

На холодных болотистых почвах наблюдается явление, получившее название *физиологической засухи*: несмотря на большое количество воды, растения испытывают ее недостаток из-за подавления поглотительной деятельности корней при пониженных температурах.

3. Растительная клетка как осмотическая система (понятие об осмосе, сосущей силе, осмотическом и тургорном давлении). Состояние растительной клетки в изотоническом, гипертоническом и изотоническом растворах.

Растительную клетку можно рассматривать как осмотическую систему. Все клеточные мембраны, в том числе плазмалемма и тонопласт, являются полупроницаемыми мембранами. В зрелых растительных клетках главным «осмотическим пространством» является вакуоль. Именно клеточный сок, содержащий растворенные в воде различные соли, сахара, органические кислоты, аминокислоты и другие соединения, представляет собой осмотический актив клетки. Суммарная концентрация растворенных веществ в клеточном соке варьирует от 0,2 до 0,8 М. Осмотическое давление клеточного сока измеряется сотнями и достигает тысяч кПа.

Благодаря осмотическому притоку воды в клетку там возникает *гидростатическое давление*, называемое *тургорным (Т)*. 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 поступает в клетку, представляет собой разность между осмотическим давлением Р и тургорным давлением Т, называется *сосущей силой S*, ($S = P - T$).

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. Раствор, имеющий большее осмотическое давление, называется *гипертоническим*, меньшее – *гипотоническим*. Растворы с одинаковым давлением называются *изотоническими*, между ними нет направленного водообмена.

При термодинамической трактовке сосущая сила заменяется *водным потенциалом ψ_w* . Он выражает способность воды в данной системе совершить работу по сравнению с той работой, которую при тех же условиях совершила бы чистая вода.

Можно также заменить Р и Т на потенциалы, а именно на *осмотический потен-*

циал ψ_{π} (отрицательный) и потенциал давления ψ_p (как правило, положительный).

Величину осмотического потенциала можно определить *плазмолитическим методом*. **Плазмолиз** – это процесс, отделения протопласта от клеточной стенки, вследствие потери воды клеткой при помещении ее в *гипертонический раствор*. 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*: уголковый (начальный), выпуклый (при небольшой вязкости цитоплазмы) и вогнутый (при высокой вязкости цитоплазмы).

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

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

4. Особенности поступления воды в прорастающие семена (роль матричного потенциала и гидратации коллоидов).

Поступление воды в клетку обусловлено не только осмотическим давлением, но и **силой набухания**. **Набуханием** называют матричное связывание воды, сопровождаемое увеличением объема. В протоплазме преобладает набухание (гидратация) коллоидов – белков, нуклеиновых кислот, углеводов. В клеточной стенке – капиллярный эффект – накопление воды между микрофибриллами и в межмицеллярных пространствах и гидратация полисахаридов, среди которых по способности к набуханию выделяются пектиновые вещества и гемицеллюлозы.

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

5. Транспирация, ее роль в жизни растения. Строение устьиц. Типы устьичных движений. Механизм работы устьиц (на примере фотоактивных движений).

У растений, кроме нижнего двигателя водного тока (корневое давление), есть еще верхний концевой двигатель – испарение воды листьями. В основе испарения лежит физический процесс – переход воды из жидкого состояния в парообразное в результате соприкосновения органов растения с не насыщенной водой атмосферой. Термин «**транспирация**» введен для того, чтобы подчеркнуть отличие этого физиологического процесса от чисто физического испарения.

Физиологическое значение транспирации состоит в:

- терморегуляции растения – защищает от перегрева солнечными лучами (температура свежего листа на 7 °С ниже завядающего слаботранспирирующего листа),
- обеспечении деятельности верхнего концевой двигателя водного тока, при помощи которого осуществляется поступление и передвижение различных веществ от корней к другим органам растения,

- регулировании насыщенности клеток водой (препятствует полному насыщению), благодаря чему создаются оптимальные условия для процессов жизнедеятельности,
- одновременно с испарением осуществляется газообмен.

Транспирация осуществляется листьями, имеющими сложное анатомическое строение: эпидерма, палисадная и губчатая паренхима, жилки. Эпидерма имеет специальные образования устьица.

Собственно испарение воды как физическое явление происходит в межклетниках листа с поверхности клеток мезофилла. Образующийся пар через устьица выделяется в атмосферу. Это **устьичная транспирация**.

Обычно устьица занимают 1 - 3 % всей поверхности листа. У большинства двудольных растений устьица замыкаются клетками полулунной или бобовидной формы. Устьица могут закрываться и открываться. Внутренняя стенка (примыкающая к щели) замыкающих клеток утолщена по сравнению с наружной стенкой. При насыщении замыкающих клеток водой и увеличении их объема наружная часть оболочки растягивается сильнее внутренней, кривизна клеток увеличивается и устьичная щель открывается.

В зависимости от фактора, различают устьичные движения:

- фотоактивные (устьица открываются на свету и закрываются в темноте)
- гидроактивные (обеспеченность водой самих замыкающих клеток)
- гидропассивные (изменение оводненности клеток эпидермиса и не затрагивающее метаболизм замыкающих клеток). *Например, глубокий водный дефицит может вызвать подвядание листа, эпидермальные клетки при этом, уменьшаясь в размерах, растягивают замыкающие клетки, и устьица открываются. Или, наоборот, сразу после дождя эпидермальные клетки настолько разбухают от воды, что сдавливают замыкающие клетки, и устьица закрываются.*

В настоящее время фотоактивные устьичные движения связывают с работой калиевого насоса и протонной помпы, вызывающих перераспределение ионов между замыкающими и сопутствующими клетками.

Механизм этого явления:

На свету происходит фотосинтез, в результате которого уменьшается содержание в клетках CO_2 , накопившегося за ночь. При этом повышается рН клеточного сока до 7,2, что вызывает распад крахмала до сахаров и накапливается АТФ. АТФ активизирует работу ионных насосов, вызывающих выход H^+ и поступление ионов K^+ в замыкающие клетки.

Транспорт ионов K^+ уравнивается поступлением анионами: иона Cl^- и анионами *яблочной кислоты*, образующейся при гидролизе крахмала.

Ионы K^+ , Cl^- , малата являются осмотически активными веществами, усиливающими поступление воды в вакуоли замыкающих клеток, повышение тургора и открывание устьиц.

6. Показатели, характеризующие транспирацию (интенсивность транспирации, относительная транспирация, продуктивность транспирации, транспирационный коэффициент), их средние значения. Влияние внешних условий на транспирацию.

Одной из важных характеристик процесса является **интенсивность транспирации** – количество воды, испаряемое растением с единицы листовой поверхности в единицу времени. В некоторых случаях удобнее проводить расчет не на единицу площади, а на единицу массы листьев. Для большинства сельскохозяйственных растений интенсивность транспирации составляет днем 15 - 250, а ночью 1 - 20 г/(м² ч).

Относительная транспирация – сравнительное определение величины транспирации, под которой понимают отношение интенсивности транспирации к испарению с такой же по величине свободной поверхности (*эвапорации*). Ее величина составляет 0,5 - 0,8 и может приближаться к единице. То есть транспирация листа соответствует испарению с половины открытой водной поверхности, равной площади листа.

Эффективность использования воды растением выражается рядом показателей. Количество созданного сухого вещества на 1 л транспирированной воды характеризует **продуктивность транспирации**. В зависимости от условий выращивания и видовых особенностей растений она составляет 2 - 8, чаще 3 - 5 г/л. Величиной, обратной продуктивности транспирации, является **транспирационный коэффициент**, который показывает, сколько воды растение затрачивает на построение единицы массы сухого вещества. Транспирационные коэффициенты варьируют от 100 до 500 иногда до 1000. У ели в среднем он равен 230, сосны – 300, березы – 320, дуба – 350. Относительно низкими его значениями отличаются растения тропического происхождения (просо, сорго).

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Якушкина Н. И. Физиология растений. М.: Просвещение, 1980.— 230 с.

Фотосинтез растений

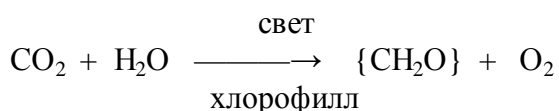
1. Общая характеристика процесса фотосинтеза и его значение.
2. Лист как орган фотосинтеза. Анатомическое строение листа в связи с фотосинтезом.
3. Строение хлоропластов.
4. Хлорофилл и его физико-химические свойства.
5. Каротиноиды и их физико-химические свойства.
6. С-3 тип фотосинтеза его значение и этапы. Характеристика световой фазы фотосинтеза.
7. Биохимический (темновой этап) – цикл Кальвина.
8. Анатомические особенности С-4 растений. Особенности фотосинтеза у растений тропического происхождения. Цикл Хэтча и Слэка (С-4 фотосинтез).
9. Фотодыхание, его характеристика и значение.
10. Влияние внешних факторов на интенсивность фотосинтеза (свет, температура, газовый состав среды, минеральное питание, влажность).
11. Влияние внутренних факторов на фотосинтез (количество пигментов, возраст листа, отток ассимилятов и др.).
12. Показатели, характеризующие фотосинтез (интенсивность, ЧПФ, КПД).

1. Общая характеристика процесса фотосинтеза и его значение.

Фотосинтез – это окислительно-восстановительный процесс, в результате которого энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей, вода окисляется до кислорода, а углекислый газ восстанавливается до углеводов. Синтезированные органические соединения служат основным источником энергии для биосферы.

Зеленые растения являются первоисточником существования и развития жизни на земле и определяют экологическое благополучие биосферы вплоть до возможности существования человеческой цивилизации. **Фотосинтез** – это фактор сбалансированности биосферных процессов на Земле, включая постоянство содержания кислорода и диоксида углерода в атмосфере, состояние озонового экрана, содержание гумуса в почве и т. д.

Процесс фотосинтеза выражают суммарным уравнением:



Здесь выражена суть явления, состоящая в том, что на свету в зеленом растении из предельно окисленных веществ – диоксида углерода и воды образуются органические вещества и высвобождается молекулярный кислород. **Фотосинтез** – это процесс трансформации поглощенной энергии света в химическую энергию органических соединений. Причем в процессе фотосинтеза восстанавливаются не только CO_2 , но и нитраты или сульфаты, а энергия может быть направлена на различные процессы, в том числе на транспорт веществ.

Таким образом значение фотосинтеза заключается в следующем:

1. Образование органического вещества.
2. Преобразование солнечной энергии в энергию химических связей.
3. Сохранение определенного уровня кислорода в атмосфере.
4. Предотвращение повышения концентрации углекислого газа в атмосфере.

2. Лист как орган фотосинтеза. Анатомическое строение листа в связи с фотосинтезом.

В процессе эволюции растений сформировался специализированный орган фотосинтеза – *лист*. Приспособление его к фотосинтезу шло в двух направлениях: возможно более полное поглощение и запасание лучистой энергии и эффективный газообмен с атмосферой.

В среднем листья поглощают 80 - 85 % энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР), которой является видимая часть спектра электромагнитного излучения с длиной волны 400 - 700 нм. На фотосинтез используется 1,5 - 2 % поглощенной фотосинтетически активной радиации, остальная поглощенная энергия расходуется в основном на испарение воды – транспирацию (95 - 98 %), возможен также и теплообмен с атмосферой.

Лист имеет ограниченный рост и характерное для данного вида и сорта строение. Как орган, осуществляющий ассимиляцию и испарение, он отличается плоской структурой и небольшой толщиной, измеряемой долями миллиметра. Благодаря этому при малых затратах строительного материала создается значительная общая поглощающая поверхность листьев. Так, сухая масса 1 м² листовых пластинок составляет 30 - 40 г. Тонкая листовая пластинка лучше просвечивается, что способствует полноценной работе всех клеток листа.

Листовая поверхность достигает значительных размеров и превосходит площадь почвы, которую занимает растение. Благодаря большой поверхности и определенному размещению листьев в пространстве растение может использовать как прямой, так и рассеянный свет, падающий под различными углами. Большое значение для эффективного улавливания света имеет *архитектоника растений*, под которой понимают пространственное расположение органов. Однако можно выделить общие анатомические особенности, обеспечивающие возможность эффективного фотосинтеза:

1. Наличие покровной ткани – эпидермиса, защищающего лист от излишней потери воды. Клетки нижнего и верхнего эпидермиса лишены хлоропластов, имеют крупные вакуоли, которые, подобно линзам, фокусируют свет на расположенную глубже хлорофиллоносную ткань. Нижний эпидермис, реже и верхний, имеют большое количество устьиц. Щели открытых устьиц занимают примерно 1 % площади листовой пластинки, диффузия СО₂ внутрь листа идет через них сравнительно быстро. Отдельное устьице позволяет за 1 с поступить в лист 2500 млрд молекул СО₂.

2. Наличие специализированной фотосинтетической ткани – *хлоренхимы*. Основная хлорофиллоносная ткань – палисадная паренхима – расположена обычно на освещаемой части листа. В каждой клетке палисадной паренхимы находится 30 - 40 хлоропластов. Губчатая ткань характеризуется меньшим содержанием хлоропластов (примерно 20 на клетку) и сильно развитой системой межклетников. Объем межклетников составляет 15 - 20 % общего объема листа и образует внутреннюю газовую среду, которая при помощи устьичных щелей сообщается с атмосферой. За счет межклетников значительно возрастает внутренняя рабочая поверхность, через которую каждой клеткой паренхимы поглощается СО₂. Она в 8 - 12 раз больше, чем наружная поверхность листа.

3. Наличие сильно развитой густой системы жилок – проводящих путей, что обеспечивает быстрый отток ассимилятов и снабжение фотосинтезирующих клеток водой и необходимыми минеральными веществами.

В зависимости от внешних условий, при которых происходят формирование и функционирование листьев, анатомическое строение их может существенно различаться. Листья, формирующиеся в условиях недостаточной влагообеспеченности, имеют ксероморфную структуру. В зависимости от освещения меняется соотношение между палисадной и губчатой паренхимой в мезофилле. Имеются и другие приспособления для функционирования листа в определенных условиях.

3. Строение хлоропластов.

Функционально фотосинтез приурочен к специализированным органеллам – **хлоропластам**.

Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы (диска), которая наиболее удобна для поглощения солнечных лучей. Их размеры, количество, расположение в клетке также полностью отвечают назначению: как можно эффективнее поглощать солнечную энергию, как можно полнее усваивать углерод.

Малый размер хлоропластов и большое количество их в одной клетке обуславливают громадную общую суммарную рабочую поверхность.

Хлоропласты способны к активным движениям – изменению ориентации тела и перемещению в пространстве. Их передвижения вызываются физическими и химическими факторами (яркий свет, концентрация CO_2 в клетке).

Хлоропласт окружен *оболочкой*, состоящей из двух липопротеидных мембран. Внутреннюю среду представляет относительно однородная субстанция – *матрикс*, или *stroma*, которую пронизывают мембраны – *ламеллы*. Ламеллы, соединенные друг с другом, образуют пузырьки – *тилакоиды*. Плотнo прилегая друг к другу, тилакоиды образуют *граны*, которые различают даже под световым микроскопом. В свою очередь, граны в одном или нескольких местах объединены друг с другом с помощью межгранных тяжей – *тилакоидов stromы*. Пигменты хлоропласта, участвующие в улавливании световой энергии, а также ферменты, необходимые для световой фазы фотосинтеза, вмонтированы в мембраны тилакоидов.

Химический состав хлоропластов:

- **вода** (75 %).

- **белки** (50 - 55 % сухой массы) – структурные белки мембран, белки-ферменты, транспортные белки, сократительные белки.

- **липиды** (от 30 до 40 % сухой массы): **амфипатические липоиды** (структурные компоненты мембран); **фотосинтетические пигменты** (хлорофилл *a* и хлорофилл *b* и две формы желтых пигментов: каротины и ксантофиллы (каротиноиды)); **жирорастворимые витамины** – эргостерол (провитамин D), витамины E, K).

- **нуклеиновые кислоты** (1 % сухой массы хлоропластов (РНК – 0,75 %, ДНК – 0,01- 0,02 %)).

- **углеводы** – не являются конституционными веществами хлоропласта – в основном же это продукты фотосинтеза (содержание от 5 до 50 %).

- **минеральные вещества**. Сами хлоропласты составляют 25 - 30 % массы листа, но в них сосредоточено до 80 % железа, 70 – 72 – магния и цинка, около 50 – меди, 60 % кальция, содержащихся в тканях листа. Минеральные элементы выступают в роли простетических групп и кофакторов деятельности ферментов. Магний входит в состав хлорофилла. Важная роль кальция состоит в стабилизации мембранных структур хлоропластов.

4. Хлорофилл и его физико-химические свойства.

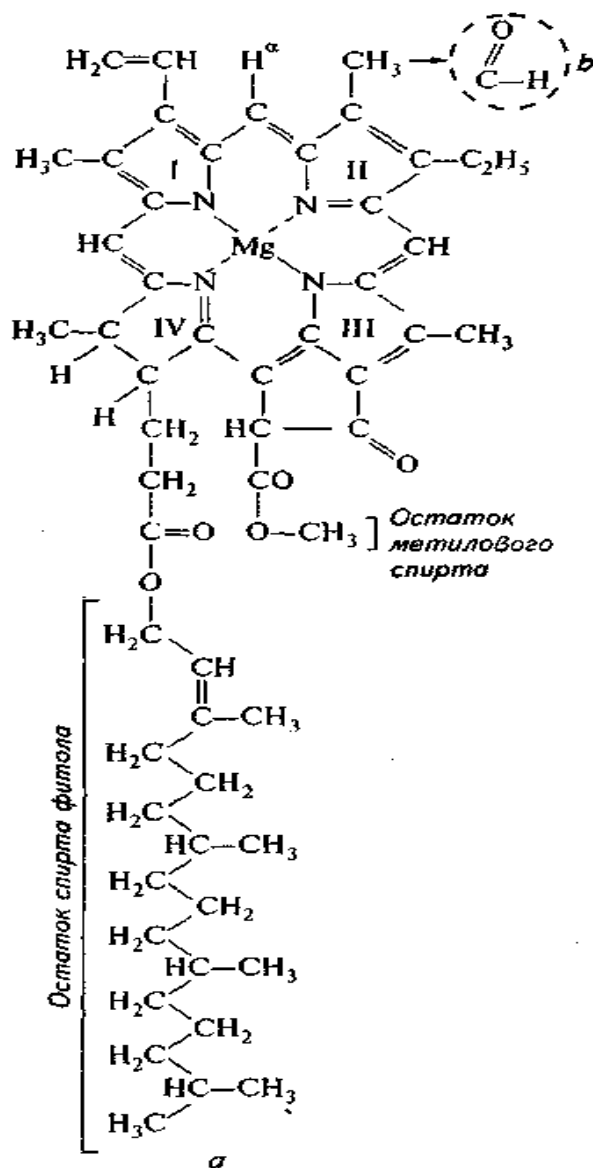
Хлоропласты высших растений содержат хлорофилл *a* и хлорофилл *b*. Они были идентифицированы русским ученым М. С. Цветом (1906) с помощью разработанного им метода хроматографии. Хлорофилл – сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина, у которой одна карбоксильная группа этерифицирована остатком метилового спирта (CH_3OH), а другая – остатком одноатомного непредельного спирта фитола ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$)

Структурная формула хлорофилла *a* следующая. Четыре пиррольных кольца (I - IV) соединены между собой метановыми мостиками (α , β , γ , ϵ), образуя порфириновое ядро. Атомы азота пиррольных колец четырьмя координационными связями взаимодействуют с атомом Mg. В структуре порфиринового ядра есть также цикlopентановое кольцо, содержащее химически активную карбонильную группу. Порфириновое кольцо представляет собой систему из девяти пар чередующихся двойных и одинарных, т. е. конъюгированных, связей с 18 делокализованными π -электронами. Хлорофилл *b* отличается от хло-

рофилла *a* тем, что у третьего углерода второго пиррольного кольца вместо метильной находится альдегидная группа. Структура хлорофилла, лишенная фитола, называется *хлорофиллидом*. При замещении атома магния протонами водорода образуется *феофитин*.

Магний-порфириновое кольцо молекулы является гидрофильной фотоактивной частью молекулы хлорофилла. Длинный алифатический остаток фитола, образующий угол с порфириновым кольцом, – ее гидрофобный полюс, необходимый для взаимодействия молекулы хлорофилла с гидрофобными участками мембранных белков и липидов.

Структурная формула хлорофилла: а – хлорофилл *a*, в – особенности хлорофилла *b*.



Хлорофилл способен избирательно поглощать свет. Резко выраженные максимумы поглощения хлорофиллов находятся в сине-фиолетовой (430 – 450 нм) и красной (640 – 660 нм) частях спектра. Хлорофиллы очень слабо поглощают оранжевые и желтые лучи и совсем не поглощают зеленые и инфракрасные. Поэтому раствор хлорофилла *a* имеет сине-зеленый цвет, хлорофилла *b* – желто-зеленый.

Поглощение в сине-фиолетовой части спектра обусловлено системой конъюгированных 9 пар одинарных и двойных связей порфиринового ядра молекулы хлорофилла с 18 делокализованными π -электронами.

Поглощение в красной области спектра (энергия кванта $3 \cdot 10^{-19}$ Дж) связано с гидрированием двойной связи у C₇ - C₈ в IV пиррольном кольце (при восстановлении протохлорофиллида до хлорофиллида), присутствием магния в порфириновом ядре и наличием циклопентанового кольца (V). Эти же особенности структуры способствуют снижению поглощения в желтой и зеленой частях спектра.

Одно из важнейших свойств хлорофиллов – их ярко выраженная способность к *флуоресценции*, которая очень интенсивна в растворе и угнетена в хлорофилле, содержащимся в тканях листьев. Флуоресценция – это свойство веществ под влиянием падающего на них света, излучать свет. Раствор хлорофилла обладает яркой вишнево-красной флуоресценцией и ее максимум составляет 650 - 668 нм.

Хлорофилл в живом листе флуоресцирует слабо. Это связано с тем, что энергия поглощенных квантов в основном преобразуется в химическую, причем по степени флуоресценции листа можно судить об эффективности фотосинтеза. Чем интенсивнее флуоресценция, тем ниже КПД использования поглощенной энергии.

Способность хлорофилла к интенсивной флуоресценции указывает на его значительную фотохимическую активность.

Таким образом, молекула хлорофилла благодаря структурным изменениям и физико-химическим особенностям способна выполнять три важнейшие функции:

- избирательно поглощать энергию света;
- трансформировать ее в энергию электронного возбуждения (или запастись ее в виде энергии электронного возбуждения);
- фотохимически преобразовать энергию возбужденного состояния в химическую энергию.

5. Каротиноиды и их физико-химические свойства.

Каротиноиды (каротины и ксантофиллы) – жирорастворимые пигменты желтого, оранжевого и красного цветов. Они входят в состав хлоропластов и хромопластов незеленых частей растений (цветков, плодов, корнеплодов). В зеленых листьях их окраска маскируется хлорофиллом. С его более ранним разрушением осенью или при неблагоприятных условиях связано пожелтение листьев.

Каротиноиды являются тетратерпеноидами (8 остатков изопрена, C₄₀). Каротиноиды могут быть ациклическими (алифатическими), моно- и бициклическими. **Каротины** представляют собой углеводороды с формулой C₄₀H₅₆. В хлоропластах высших растений содержатся α- и β-каротины.

Ксантофиллы являются кислородсодержащими производными каротина. Спектры поглощения каротиноидов характеризуются двумя полосами в фиолетово-синей и синей частях спектра от 400 до 500 нм и определяются системой конъюгированных связей. При увеличении числа таких связей максимумы поглощения смещаются в длинноволновую область спектра. Подобно хлорофиллам, каротиноиды нековалентно связаны с белками и липоидами мембран и тилакоидов.

Каротиноиды являются обязательными компонентами пигментных систем. Они выполняют роль дополнительных пигментов, которые передают энергию поглощенных квантов хлорофиллу *a* для совершения фотохимической работы. Особенно возрастает их значение как светоулавливающих систем в сине-фиолетовой и синей частях спектра в затененных местах, т. е. когда преобладает рассеянная радиация.

6. С-З тип фотосинтеза его значение и этапы. Характеристика световой фазы фотосинтеза.

Фотосинтез является окислительно–восстановительным процессом, в котором вода служит восстановителем и сама окисляется, а углекислый газ – окислителем и сам восстанавливается. В процессе фотосинтеза хлорофилл играет роль фотосенсибилизатора, то

есть вещества поглощающего свет, с помощью энергии которого осуществляются химические превращения других веществ.

Фотосинтез состоит из процессов двух разных типов – световых реакций, которые непосредственно связаны с использованием энергии света, и темновых, которые могут идти в отсутствие света.

Световая фаза.

Сущность световой фазы фотосинтеза состоит в следующем:

- поглощении лучистой энергии хлорофиллом, перенос ее на АДФ, которая превращается в АТФ (фотосинтетическое фосфорилирование);
- фотолиз воды (реакция Хилла): $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{O}^{2-}$, перенос водорода на НАДФ, который восстанавливается до НАДФ Н₂, и освобождение кислорода.

То есть на этом этапе энергия солнца трансформируется в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФ Н), необходимую для восстановления углерода в темновых реакциях. Световая фаза фотосинтеза происходит в гранах хлоропласта.

Циклическое и нециклическое фосфорилирование.

Фотосинтетическое фосфорилирование, т. е. образование АТФ в хлоропластах в ходе реакций, активируемых светом, может осуществляться **циклическим и нециклическим путями**.

Циклическое фотофосфорилирование является более простым и эволюционно более древним. При циклическом фотофосфорилировании функционирует только ФС I и ее единственным продуктом является АТФ.

У высших растений в процессе эволюции появился более сложный путь, который осуществляется при участии двух фотосистем и обеспечивает восстановление НАДФ за счет фотоокисления воды. Причем восстановление НАДФ осуществляет ФС I, а фотоокисление воды – ФС II. Эти две системы функционируют одновременно и взаимосвязано. Р. Хиллом и Ф. Бендаллом (1960) разработана схема последовательности реакций, которая получила название *схемы нециклического транспорта электронов*, или *Z-схемы*. При нециклическом пути происходит линейный или открытый, т. е. не замкнутый по циклу, транспорт электронов. Донором электронов является вода, конечным акцептором – НАДФ. Происходит одновременно двухэлектронный транспорт. Передача электронов осуществляется при участии двух фотосистем, поэтому для переноса каждого электрона расходуются два кванта света. На участке между ФС II и ФС I транспорт электрона идет по убывающему градиенту окислительно-восстановительного потенциала с высвобождением энергии и запасанием ее в АТФ.

7. Биохимический (темновой этап) – цикл Кальвина.

Продукты световой фазы фотосинтеза АТФ и НАДФН используются в темновой фазе для восстановления CO_2 до уровня углеводов.

Этот способ ассимиляции CO_2 , присущий всем растениям, был расшифрован американскими исследователями во главе с Мэдвином Кальвиным. Схема последовательности реакций получила название цикла Кальвина. Характерной особенностью фотосинтетического восстановления CO_2 являются цикличность и разветвленность этого процесса. Цикличность обеспечивает высокую производительность, саморегуляцию и непрерывность образования углеводов. Разветвленность – образование разнообразных продуктов, дублирование путей регенерации акцептора CO_2 . Цикл состоит из трех этапов: карбоксилирования, восстановления и регенерации акцептора CO_2 .

Карбоксилирование. Первой реакцией, вводящей CO_2 в цикл Кальвина, является карбоксилирование рибулезо-1,5-дифосфата (1,5-РДФ) с участием фермента рибулезодифосфаткарбоксилазы (РДФ-карбоксилазы). Образующееся при этом нестойкое шестиуглеродное соединение быстро распадается на триозы – две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК). Поэтому 3-ФГК можно считать первичным продуктом фотосинтеза.

Фаза восстановления. Восстановление 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК) до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) происходит в два этапа. Сначала при участии АТФ 3-ФГК присоединяет остаток фосфорной кислоты с образованием 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (1,3-диФГК). Этим достигается повышение реакционной способности соединения и возможность его восстановления с помощью НАДФ Н до 3-ФГА. Это единственная восстановительная реакция цикла, фосфоглицериновый альдегид по уровню восстановленности углерода соответствует углеводу с общей формулой $(\text{CH}_2\text{O})_3$. Фаза восстановления является центральным звеном цикла. Именно здесь скрещиваются *световая и темновая фазы фотосинтеза*.

Фаза регенерации первичного акцептора CO_2 и синтеза конечных продуктов фотосинтеза. В результате рассмотренных ранее реакций при фиксации трех молекул CO_2 образуются 6 молекул восстановленных 3-фосфотриоз, **пять** из них используются затем для регенерации рибулезодифосфата, а **одна** – для синтеза глюкозы. Таким образом, для синтеза одной молекулы глюкозы (C_6) должно произойти шесть оборотов цикла. В каждом обороте цикла используются три молекулы АТФ (две для активирования двух молекул ФГК и одна при регенерации акцептора CO_2 1,5-РДФ) и две молекулы НАДФ Н для восстановления ФГК до ФГА. Поэтому для синтеза одной молекулы глюкозы в цикле Кальвина необходимо 12 НАДФ Н и 18 АТФ. Таков энергетический вклад световой фазы в темновую фиксацию CO_2 .

В цикле Кальвина первичными продуктами включения CO_2 в органические вещества и восстановления являются трехуглеродные соединения (3-ФГК, 3-ФГА, ФДА). Поэтому этот способ фиксации CO_2 носит название С-3-пути фотосинтеза. Большинство растений, особенно произрастающих в умеренной зоне, используют именно этот путь восстановления CO_2 и называются С-3-растениями.

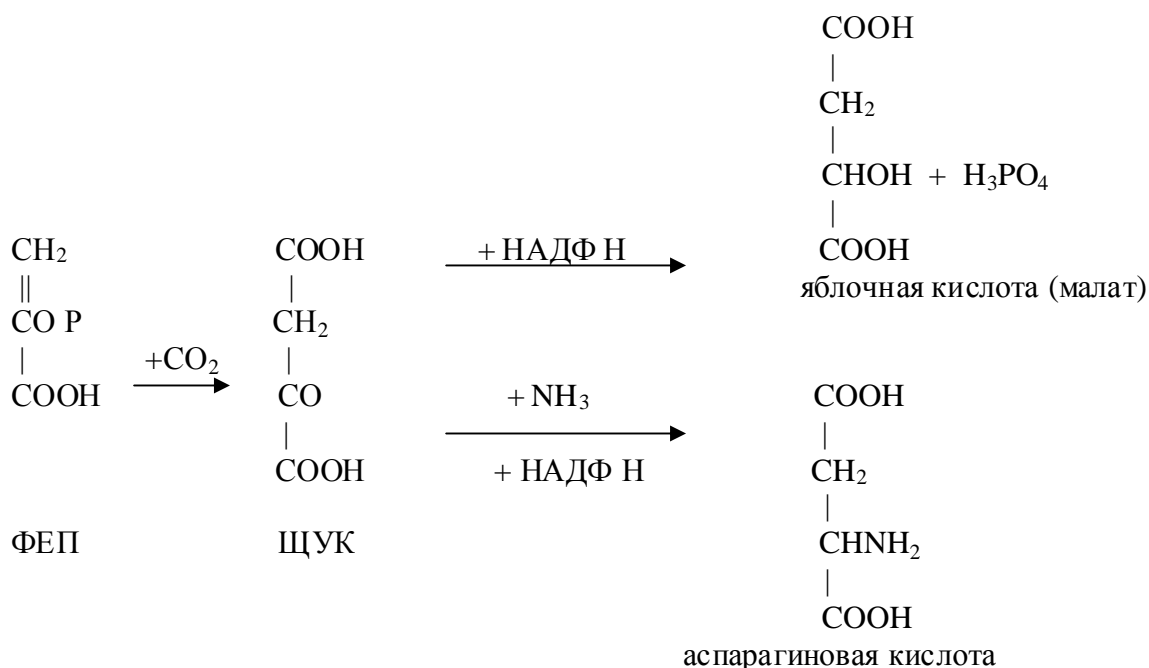
8. Анатомические особенности С-4 растений. Особенности фотосинтеза у растений тропического происхождения. Цикл Хэтча и Слэка (С-4 фотосинтез).

Существует большая группа растений, включающая более 500 видов покрытосеменных, у которых первичными продуктами фиксации CO_2 и восстановления являются четырехуглеродные соединения. Их называют С-4-растениями. Австралийские ученые в Хетч и Слэк 1966 г. предложили законченную схему цикла темновых реакций у С-4-растений, которая получила название цикла Хетча и Слэка.

К С-4-растениям относится ряд культурных растений преимущественно тропического и субтропического происхождения – кукуруза, просо, сорго, сахарный тростник и многие злостные сорняки – свинорой, сыть округлая, ежовник крестьянский, просо куриное, просо крупное, гумай (сорго алепское), щирица, щетинник и др. Как правило, это высокопродуктивные растения, устойчиво осуществляющие фотосинтез при значительных повышениях температуры и в засушливых условиях.

Для листьев С-4-растений характерно анатомическое строение кранц-типа (от нем. Kranz – венчик, корона), т. е. наличие явно отличающихся друг от друга фотосинтезирующих клеток двух типов, которые располагаются концентрическими кругами: радиально расположенные вокруг проводящих пучков клетки обкладки и основной мезофилл.

Эти два типа клеток физиологически не равноценны и специализируются на выполнении разных звеньев фотосинтеза. С-4-цикл можно разделить на две стадии: **карбоксилирование**, происходящее в клетках мезофилла, **декарбоксилирование** и синтез углеводов, идущие в клетках обкладки проводящих пучков. Общим для всех С-4-растений является то, что карбоксилированию подвергается **фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП)** при участии ФЕП-карбоксилазы и образуется **щавелевоуксусная кислота (ЩУК)**, которая восстанавливается до яблочной кислоты или аминирована с образованием аспарагиновой кислоты.



Щавелевоуксусная, яблочная и аспарагиновая кислоты являются четырехуглеродными соединениями.

CO₂, поступающий в лист через устьица, попадает в цитоплазму клеток мезофилла, где при участии ФЕП-карбоксилазы вступает в реакцию с ФЕП, образуя щавелевоуксусную кислоту. Затем уже в хлоропластах ЩУК восстанавливается до яблочной кислоты за счет НАДФ Н, образующегося в ходе световой фазы фотосинтеза; ЩУК в присутствии NH₄⁺ может превращаться также в аспарат.

Затем яблочная кислота переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где он подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктом которого является *пировиноградная кислота (ПВК)*. Последняя снова диффундирует в мезофилл, где при участии АТФ, образованной в световой фазе, происходит *регенерация ФЕП*, после чего цикл карбоксилирования повторяется с участием новой молекулы CO₂. Образовавшиеся в результате окислительного декарбоксилирования малата CO₂ и НАДФ Н поступают в цикл Кальвина, что приводит к образованию ФГК и других продуктов, свойственных С-3-растениям. Следовательно, именно клетки обкладки выполняют роль основной ассимилирующей ткани, поставляющей сахара в проводящую систему. Клетки мезофилла выполняют вспомогательную функцию – подкачку CO₂ для цикла Кальвина. Таким образом, С-4-путь обеспечивает более полное усвоение CO₂, что особенно важно для тропических растений, где основным лимитирующим фактором фотосинтеза является концентрация CO₂.

9. Фотодыхание, его характеристика и значение.

Фотодыхание – это индуцированное светом поглощение кислорода и выделение CO₂, которое наблюдается только в растительных клетках, содержащих хлоропласты. Химизм этого процесса значительно отличается от «темнового» дыхания митохондрий. Первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, поэтому такой путь окисления получил название *гликолатного*.

Фотодыхание осуществляется в результате взаимодействия трех органелл – *хлоропластов, пероксисом и митохондрий*. В основе фотодыхания лежит способность ключевого фермента цикла Кальвина РДФ-карбоксилазы в условиях высокого парциального давления кислорода выполнять оксигеназную функцию, т. е. катализировать окислительное расщепление рибулозо-1,5-дифосфата на 3-фосфоглицериновую кислоту и 2-фосфогликолевую кислоту, содержащую два атома углерода. 3-ФГК поступает в цикл Каль-

вина, а 2-фосфогликолевая кислота подвергается дефосфорилированию с образованием гликолата. Гликолат из хлоропласта поступает в пероксисому – органеллу овальной формы, окруженную одинарной мембраной. Здесь гликолат под действием гликолатоксидазы окисляется до глиоксилата. Образующаяся при этом перекись водорода расщепляется при участии фермента каталазы. Глиоксилат затем превращается в аминокислоту глицин в результате реакции трансаминирования. В качестве донора аминогруппы функционирует глутаминовая кислота.

Глицин транспортируется в митохондрию. Там из двух молекул глицина образуется серин и освобождается CO_2 . Таким образом, часть углерода, фиксированного в цикле Кальвина, теряется растением. Поэтому при интенсивном фотодыхании продуктивность фотосинтеза снижается. Серин может использоваться в белковом синтезе или поступает в пероксисому и там передает аминогруппу на пируват. При этом из пирувата образуется аланин, из серина – гидроксипируват, который восстанавливается в глицерат. Глицерат может снова попасть в хлоропласты и включиться в цикл Кальвина.

C-3-растения в результате фотодыхания теряют 30 - 35 %, а иногда до половины всего углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза. У C-4-растений CO_2 , выделяющийся в результате фотодыхания, включается в клетках мезофилла в оксалоацетат и малат и благодаря этому реассимилируется растением. Расход на фотодыхание продуктов ассимиляции снижается до 0 - 6 %, это обеспечивает их более высокую продуктивность.

Значение фотодыхания:

- образование энергетически ценных продуктов (НАДФ Н)
- синтез аминокислот (глицин, серин)
- сброс избыточной энергии при высокой освещенности и недостатке CO_2
- обеспечение сбалансированности световой и темновой фаз фотосинтеза

10. Влияние внешних факторов на интенсивность фотосинтеза (свет, температура, газовый состав среды, минеральное питание, влажность).

Интенсивность и спектральный состав света.

Движущей силой фотосинтеза является поглощенная листьями энергия солнечной радиации. Непосредственно в ходе процесса фотосинтеза используется лишь 1-3 % поглощенной солнечной энергии (ФАР). Установлена определенная зависимость фотосинтеза от интенсивности и спектрального состава света.

Фотосинтез возможен при минимальной интенсивности света, например при свете вечерней зари. При увеличении света до $\frac{1}{3}$ полного солнечного света интенсивность фотосинтеза возрастает. В дальнейшем при более высокой освещенности наблюдается незначительное повышение, а при еще более высоких интенсивностях света ($250000 \text{ эрг см}^2 \text{ с}^{-1}$) наступает световое насыщение. Максимальная интенсивность света, которая выше светового насыщения ($500000 \text{ эрг см}^2 \text{ с}^{-1}$) может вызвать разрушение фотосинтетического аппарата в результате вредного действия фотоокисления и инактивации ферментов. При насыщении светом создается избыточное количество возбужденных молекул хлорофилла, энергия которых используется не на фотосинтез, а на другие неспецифические фотореакции, на фотоокисление ферментов.

Растения по-разному адаптированы к интенсивному или слабому освещению. Светолюбивые растения отличаются приспособленностью к высокой напряженности светового фактора, которая достигается за счет значительного уменьшения относительного содержания зеленых пигментов и соответствующем повышении количества каротиноидов. У светолюбивых растений часто наблюдается усиленное развитие ассимилирующей ткани палисадной паренхимы, состоящей из нескольких слоев клеток меньшей величины по сравнению с теневыносливыми растениями, число устьиц на единице поверхности значительно больше, поэтому углекислый газ быстрее поникает внутрь листа. У теневыносливых растений эпидермис образует чечевицеобразные выросты и сосочки, которые концентрируют свет. Теневыносливые содержат большое количество хлорофилла, хлоропласты у

них больших размеров. Теневыносливые растения на открытом месте угнетаются и лучше развиваются при уменьшении общего количества света.

ИФ зависит от качества света. Причем качество света влияет не на первичные фотохимические реакции, а на дальнейшее превращение промежуточных продуктов и направленность процесса фотосинтеза. Коротковолновый свет способствует образованию в процессе фотосинтеза аминокислот, белков, органических кислот, а освещение длинноволновыми лучами – образованию и накоплению углеводов.

Концентрация CO_2 и O_2 .

С середины прошлого века по настоящее время концентрация CO_2 в атмосфере возросла с 0,029 до 0,033 %, и при сохранении темпов прироста к 2025 г. она может удвоиться. Углекислотное насыщение фотосинтеза у C_4 -растений, имеющих механизм концентрирования CO_2 , происходит при содержании двуокиси углерода, близком к естественному. Его дальнейшее повышение, как правило, не увеличивает ИФ в отличие от C_3 -видов, у которых ИФ значительно возрастает. В результате C_3 -виды, уступая C_4 -видам по ИФ в нормальных условиях, превосходят их при высокой концентрации CO_2 , например при 0,1 %.

Углекислотный компенсационный пункт (УКП) или концентрация CO_2 , при которой фотосинтез и дыхание листа уравниваются друг друга, значительно ниже для C_4 - (0,0005 %), чем для C_3 -видов (0,005 %). Поэтому при совместном выращивании в замкнутом объеме в результате постепенного снижения содержания CO_2 C_3 -растения погибают раньше, чем C_4 -растения.

С увеличением концентрации O_2 выше атмосферной ИФ подавляется в результате активации фотодыхания, а при снижении содержания кислорода, наоборот, ИФ возрастает. Измерение скорости видимого фотосинтеза при нормальном содержании CO_2 и O_2 и при 3 % O_2 часто используют для оценки скорости фотодыхания.

Температура.

Температура влияет на все процессы жизнедеятельности растения. При повышении температуры до 25-35 °С интенсивность фотосинтеза увеличивается. Четкое влияние температуры на фотосинтез можно наблюдать только при высокой интенсивности света, что обусловлено фотохимической и ферментативной системами. Изменение температурного режима не оказывает заметного влияния на скорость фотохимических реакций, тогда как темновые ферментативные реакции чувствительны к ним. При низкой интенсивности света фотосинтез лимитируется главным образом функционированием фотохимической системы, а при высокой – ферментных систем, для которых температура является одним из важных факторов.

Нижняя температурная граница, при которой может осуществляться фотосинтез, около – 5 °С. Оптимальными температурами для C_3 -растений являются 25-30 °С, для C_4 -растений – 25-40°С.

Водный режим.

Несмотря на то, что при фотосинтезе используется лишь около 1 % поглощенной воды, дефицит последней сильно влияет на фотосинтез.

От степени оводненности тканей растений зависят поглощение солнечной энергии, поступление и ассимиляция CO_2 , направленность ферментативных реакций, интенсивность транспирации и т.д.

Условия водного режима в значительной степени влияют на структуру хлоропластов, биосинтез и содержание пигментов в листьях, образование листовой поверхности. При дефиците влаги в тканях листьев, нарушаются связи хлорофилла с белками, что снижает активность фотосинтетического аппарата.

Закрытие устьиц в результате водного дефицита вызывает снижение транспирации и поглощения CO_2 листьями.

Прямое отрицательное действие водного стресса на скорость световых, темновых реакций и на ИФ в целом может быть опосредовано влиянием фитогормонов. Если абсци-

завая кислота вызывает закрывание устьиц, то цитокинины, наоборот, обуславливают их открывание, а также активируют фотосинтез путем стимулирования синтеза хлорофилла и ферментов. Снижение поступления цитокининов из корней в листья при водном дефиците снимает стимулирующие эффекты.

Минеральное питание.

Элементы минерального питания (N, P, K, Fe и др.) могут влиять на ИФ прямо или косвенно, через обмен веществ и рост. Прямое действие на фотосинтез связано с тем, что минеральные вещества входят в состав ферментов и пигментов или непосредственно участвуют в процессе фотосинтеза в качестве активаторов. Например, марганец служит активатором фотолиза, калий имеет отношение к переносу протонов через мембраны тилакоидов, железо, кобальт, медь содержатся в различных ферментах, фосфат – в нуклеотидах.

Недостаток минеральных веществ или нарушенное соотношение между поглощаемыми элементами может повлиять на содержание хлорофилла и на число, размеры и ультраструктуру хлоропластов, даже если данные элементы не входят в состав молекулы хлорофилла, как, например, железо. При недостатке железа возникают хлорозы, приводящие к тому, что поглощение CO_2 снижается более чем втрое. Аналогичные последствия наблюдаются и при недостатке магния. При хлорозе растения ведут себя как типично теневые и не могут использовать интенсивный свет; сильно сокращается также продолжительность жизни листьев, они, как правило, бывают мелкими.

Особое место среди элементов питания занимает *азот*. До 65 % белка находится в хлоропластах, в том числе около 50 % в РДФ-карбоксилазе. Азот влияет на размеры и ультраструктуру хлоропластов, усиливая их гранальность; повышает содержание белков-переносчиков ЭТЦ фотосинтеза, увеличивает ИФ и КПД ФАР.

При недостатке *фосфора* сильно подавляется скорость световых реакций фотосинтеза и значительно снижается ассимиляция CO_2 .

11. Влияние внутренних факторов на фотосинтез (количество пигментов, возраст листа, отток ассимилятов и др.).

Накопление углеводов.

Для эффективного фотосинтеза необходимо своевременное удаление продуктов фотосинтеза (ассимилятов) из хлоропластов. Так как повышенная концентрация сахарозы или крахмала снижает интенсивность фотосинтеза.

Содержание пигментов.

Для нормального функционирования зеленых растений необходимо определенное содержание хлорофилла в листьях. Образование хлорофилла в растениях создает благоприятные условия для интенсивного фотосинтеза. Основное поглощение солнечной радиации происходит в верхних ярусах посева, листья которых содержат наибольшее количество хлорофилла. Содержание хлорофилла в листьях зависит от экологической группы, к которой относятся растения (светлюбивые, теневыносливые и тенелюбивые), а также от условий освещения и минерального питания, возраста листьев и других внешних и внутренних факторов. Содержание хлорофилла в листьях растений составляет в среднем около 0,3 % на сырую массу (0,1 – 0,7 %).

Возраст листа (растения). ИФ быстро возрастает в период интенсивного роста листовой пластинки, достигая наибольших значений у завершившего рост листа. Затем начинается постепенное снижение ИФ, которое обусловлено параллельным уменьшением проводимости устьиц и мезофилла для молекул CO_2 . Одной из причин снижения проводимости мезофилла является уменьшение содержания хлорофилла в результате деградации хлоропластов по мере старения листа.

ИФ целого растения или участка посева достигает максимума в фазе цветения—бутонизации и затем постепенно снижается, достигая наименьших значений перед созреванием репродуктивного органа.

Относительное постоянство ИФ растения будет поддерживаться на постоянном уровне до тех пор, пока старение и отмирание старых листьев компенсируются вновь образующимся листовым аппаратом. Вслед за прекращением роста листьев начинается снижение ИФ посева в результате уменьшения площади листьев и увеличения вклада дыхания в суммарный CO_2 обмен посева по мере формирования репродуктивного органа.

12. Показатели, характеризующие фотосинтез (интенсивность, ЧПФ).

Интенсивность фотосинтеза (ИФ) – это количество CO_2 , усваиваемое единицей листовой поверхности за единицу времени. ИФ измеряется преимущественно в $\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$ или в $\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \text{ с}) = 1,58 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$.

Реже для характеристики активности фотосинтеза используют количество O_2 , выделяемое единицей листовой поверхности за единицу времени.

Наиболее распространенным методом определения ИФ как в лабораторных, так и в полевых условиях является *газометрический*. Это самый производительный и точный метод учета поглощения CO_2 , основанный на инфракрасном анализе содержания диоксида углерода в токе воздуха. Данный метод применим в любое время, не приводит к уничтожению растения и позволяет оценить прибавку сухой массы за короткий интервал времени (за минуты, часы или дни). Кроме того, он дает возможность изучать каждый лист в отдельности и соответственно оценить вклад каждого яруса в фотосинтетическую деятельность растения, отделяя прибыль углерода за счет фотосинтеза от потерь за счет дыхания.

В большинстве исследований газообмена CO_2 используется метод, основанный на помещении листа, растения или группы растений в прозрачную камеру. ИФ таких объектов определяют с помощью инфракрасных газоанализаторов по изменению концентрации CO_2 в потоке воздуха, протекающем через камеру.

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) – это накопление биомассы единицей площади листа за единицу времени. Измеряется в граммах сухой массы на 1 м^2 за сутки. ЧПФ характеризует среднюю эффективность фотосинтеза листьев в посевах. В зависимости от условий варьирует в широком диапазоне от 7 до 20 г/м сут.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Якушкина Н. И. Физиология растений. М.: Просвещение, 1980.— 230 с.

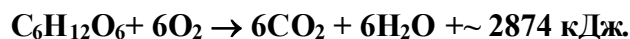
Дыхание растений

1. Характеристика процессов дыхания и брожения. Значение дыхания.
2. Интенсивность дыхания.
3. Субстраты дыхания. Использование различных органических веществ для дыхания. Дыхательный коэффициент.
4. Ферментные системы дыхания
5. Строение и особенности функционирования митохондрий.
6. Биохимия анаэробной фазы дыхания (гликолиз).
7. Биохимия аэробной фазы дыхания (цикл Кребса).
8. Особенности окислительного фосфорилирования (электронно-транспортная цепь дыхания).
9. Биохимия и физиологическое значение глиоксилатного цикла.
10. Биохимия и физиологическое значение пентозофосфатного цикла.
11. Способы управления дыханием при хранении зерна.
12. Способы управления дыханием при хранении плодоовощной продукции.
13. Влияние на процесс дыхания температуры.
14. Влияние на процесс дыхания света.
15. Влияние на процесс дыхания минерального питания.
16. Влияние на процесс дыхания влажности тканей и почвы.
17. Влияние содержания кислорода и углекислого газа на процесс дыхания.
18. Дыхание больного растения.
19. Взаимосвязь и взаимовлияние фотосинтеза и дыхания.

1. Характеристика процессов дыхания и брожения. Значение дыхания.

Дыхание – это аэробный (кислородный) процесс. В результате дыхания сложные органические соединения окисляются до неорганических веществ (воды и углекислого газа), что сопровождается выделением и аккумуляцией энергии. При дыхании меняется степень окисления у соединений, принимающих в нём участие. Поэтому дыхание – это окислительно-восстановительный процесс в результате которого углеводы окисляются до углекислого газа, кислород восстанавливается до воды, а выделившаяся энергия преобразуется в энергию связей АТФ.

Чаще всего реакции дыхательного обмена рассматривают на примере окислительного распада углеводов. Суммарное уравнение реакции окисления углеводов при дыхании можно представить следующим образом:



Цифра в конце уравнения – 2874 кДж – это количество энергии, которое выделяется при окислении 1 моля глюкозы ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Но если исходным материалом для дыхания служат жиры, а не углеводы, то энергетический эффект будет значительно большим. Считается, что при окислении 1 г углеводов или белков выделяется в среднем 17 кДж, а окисление 1 г жиров может дать 39 кДж энергии. Более высокая калорийность жиров по сравнению с углеводами обуславливается тем, что их молекулы содержат относительно большее количество водорода и меньше кислорода, чем молекулы углеводов.

Брожение – это анаэробный (бескислородный) процесс распада сложных органических соединений на более простые органические вещества, также сопровождаемый выделением энергии. При брожении степень окисления соединений, принимающих в нём участие, не меняется. В случае дыхания акцептором электрона служит кислород, в случае брожения – органические соединения.

Значение дыхания для растительного организма:

1) дыхание и связанный с ним окислительный распад углеводов – это важнейший источник энергии, необходимой для разнообразных биосинтетических реакций в организме, для роста и развития, а также для обмена веществ;

2) энергия, выделяющаяся при распаде углеводов, превращается в энергию фосфатных связей АТФ;

3) при окислении углеводов в процессе дыхания образуются многочисленные промежуточные продукты (или, как их ещё называют – метаболиты - органические кислоты и пентозы), которые играют очень важную роль во всевозможных биосинтетических реакциях организма, во взаимосвязи всех процессов обмена веществ.

2. Интенсивность дыхания.

Интенсивность дыхания можно определить:

1) по количеству выделенной углекислоты,

2) по количеству поглощенного кислорода,

3) по убыли сухой массы.

Все эти три показателя рассчитываются на единицу сухой или сырой массы растения в единицу времени.

Интенсивность дыхания довольно часто выражают количеством кислорода, поглощенного граммом сухой или сырой массы растений за 1 час [мг O₂/(г ч)].

Любое определение интенсивности дыхания не может быть воспроизведено в точности на другом образце того же самого продукта.

Быстрорастущие части растений, клетки которых почти полностью заполнены протопластом, дышат интенсивнее, чем клетки животных. Для сравнения, человек выделяет в течение суток углекислый газ в количестве, равном 1,2% массы его тела. Интенсивность же дыхания семян, прорастающих при 37°C, равна интенсивности дыхания человека.

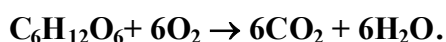
Интенсивность дыхания – величина крайне непостоянная. Она связана не только с видовой спецификой организма, но сильно варьирует также в пределах одного и того же растения, в зависимости от особенностей отдельных его органов, тканей и т. д.

Очень энергично дышат цветки, особенно распускающиеся (интенсивность их дыхания равна интенсивности дыхания прорастающих семян). Интенсивность дыхания у разных растений и даже в разных частях одного и того же растения может довольно сильно различаться. Наиболее интенсивно дышат молодые, быстрорастущие части растений с большим количеством эмбриональных тканей – верхушка стебля, кончики корешков, распускающиеся почки, прорастающие семена. Интенсивное дыхание молодых частей растения приводит к потере около 1% их массы в сутки.

3. Субстраты дыхания. Использование различных органических веществ для дыхания. Дыхательный коэффициент.

Дыхательный коэффициент (ДК) — это объемное или молярное отношение углекислого газа (CO₂), выделившегося в процессе дыхания, к поглощенному за этот же промежуток времени кислороду (O₂). Дыхательный коэффициент показывает, за счет каких продуктов осуществляется дыхание. При нормальном доступе кислорода величина дыхательного коэффициента напрямую зависит от субстрата дыхания.

Если в процессе дыхания используются углеводы, то процесс идет согласно уравнению:



В этом случае дыхательный коэффициент равен единице:

$$6CO_2/6O_2 = 1.$$

Равенство дыхательного коэффициента единице наблюдается при следующих условиях:

- дыхательный субстрат по своей восстановленности соответствует уровню восстановления молекулы углевода;
- клетка полностью обеспечена кислородом;
- процесс дыхания идет до образования конечных продуктов расщепления (CO_2 , H_2O).

В отсутствие любого из этих условий ДК по своей величине отклоняется от единицы, как в сторону уменьшения, так и увеличения.

В качестве дыхательного материала в растениях, кроме углеводов, могут использоваться жиры (например, при прорастании семян масличных культур, орехов), белки и аминокислоты (при прорастании семян бобовых культур), органические кислоты (в плодах плодовых культур, в листьях и побегах суккулентных растений).

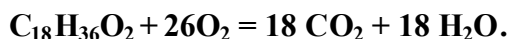
Если разложению в процессе дыхания подвергаются окисленные соединения, например органические кислоты, поглощение кислорода уменьшается, дыхательный коэффициент становится больше единицы. В созревающих яблоках, например, кроме углеводов, основным субстратом служит яблочная кислота:



ДК при использовании яблочной кислоты равен 1,33, таким образом, ДК в созревающем яблоке может лежать в диапазоне от 1,0 до 1,33.

При окислении в процессе дыхания более восстановленных соединений, таких, как жиры или белки, требуется больше кислорода и дыхательный коэффициент становится меньше единицы.

При использовании в качестве дыхательного материала жиров происходит их расщепление до глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты могут быть превращены в углеводы через глиоксилатный цикл. Например, при использовании жирной стеариновой кислоты ($\text{C}_{18}\text{H}_{36}\text{O}_2$) суммарное уравнение дыхания будет иметь следующий вид:



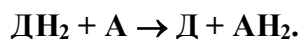
Дыхательный коэффициент в этом случае будет равен 0,69. При мобилизации жиров и дыхания за их счет ДК всегда приблизительно равен 0,7.

Если углеводы, жиры и некоторые другие субстраты истощены, белки также могут быть использованы растениями для дыхания через аминокислоты и щавелево-уксусную кислоту. Причем ДК этого процесса также будет меньше единицы, а именно 0,7 – 0,8.

Определение дыхательных коэффициентов разных тканей растений показывает, что в нормальных условиях он близок к единице. Это дает основание считать, что в первую очередь растение использует в качестве дыхательного материала углеводы. При недостатке углеводов могут быть использованы и другие субстраты.

4. Ферментные системы дыхания

С химической точки зрения дыхание – это медленное окисление. При окислительно-восстановительных реакциях происходит перенос водорода или электрона от донора DH_2 (который окисляется) к акцептору А (который восстанавливается):



Для того чтобы судить о направлении движения электронов между какими-либо двумя веществами, вводится понятие стандартного окислительно/восстановительного

(О/В) потенциала (E_0). О/В потенциал – это мера электронного давления. За нуль потенциала условно принят восстановительный потенциал реакции:



Чем меньше (т.е. более отрицательна) величина О/В потенциала, тем больше способность данного вещества служить восстановителем (т.е. отдавать электроны и окисляться). Наоборот, чем положительнее величина О/В потенциала данного вещества, тем больше его способность воспринимать электроны (восстанавливаться или служить окислителем). Восстановительный потенциал кислорода один из самых высоких и равен + 0,816.

Пиридиновые дегидрогеназы. Это ферменты, относящиеся к классу оксидоредуктаз. Коферментом у них служит НАД или НАДФ. Они способны отнимать два атома водорода от субстрата. Коферменты НАД и НАДФ связаны с ферментом с помощью ионов металла и сульфгидрильных группировок. В зависимости от белкового носителя, к которому присоединен кофермент, различают более 150 пиридиновых дегидрогеназ. Каждая из них специфична по отношению к определенному субстрату. Необходимо учитывать, что НАД и НАДФ могут воспринимать водород лишь в том случае, если субстрат имеет более отрицательное значение О/В потенциала по сравнению с ними.

Флавиновые дегидрогеназы. Это также большая группа ферментов, катализирующая отнятие водорода от различных субстратов. Простетической группой этих ферментов служат производные витамина B_2 (рибофлавина) – флавинадениндинуклеотид (ФАД) и флавинмонопнуклеотид (ФМН). Простетическая группа у флавиновых дегидрогеназ прочно прикреплена к белковому носителю. Специфичность и в этом случае определяется белковой частью фермента.

Цитохромы. Простетическая группа цитохромов представлена железопорфиринами. Железопорфириновая группа (гем) в цитохромах прочно связана с белком через атомы серы аминокислоты цистеина.

Известно около 20 цитохромов, которые делятся на четыре главных класса: *a*, *b*, *c*, *d*, отличающихся между собой природой простетической группы. Цитохромы *a* содержат железформилпорфирины, цитохромы *b* – железопротопорфирины, цитохромы *d* – железогидропорфирины. В каждую группу цитохромов входит по несколько различающихся между собой ферментов.

Роль цитохромов заключается в переносе электрона от флавиновых дегидрогеназ к кислороду воздуха.

Однако непосредственно с кислородом воздуха может реагировать только цитохромоксидаза, которая, кроме железа, содержит атомы меди.

Помимо перечисленных ферментов, в переносе электронов по дыхательной цепи принимает участие так называемый кофермент Q (убихинон). По химической природе – это производное бензохинона.

5. Строение и особенности функционирования митохондрий.

Митохондрии – цитоплазматические органеллы, которые являются центрами внутриклеточного окисления (дыхания). Они содержат ферменты цикла Кребса (цикла ди- и трикарбоновых кислот), дыхательной цепи переноса электронов, окислительного фосфорилирования и многие другие.

В клетках высших растений митохондрии чаще всего имеют форму короткой палочки с полусферическими концами. Диаметр органеллы составляет 0,5 мкм и длина – 2 мкм.

Количество митохондрий в зависимости от размера и типа клетки может исчисляться десятками, сотнями и даже тысячами. Например, молодые центральные клетки корневого чехлика кукурузы имеют около 200 митохондрий, а зрелые – около 2500.

Митохондрии на 2/3 состоят из белка и на 1/3 из липидов, среди которых половина приходится на фосфолипиды.

Митохондрии окружены оболочкой, состоящей из двух мембран. Внутренняя мембрана образует множество складок, или впячиваний, называемых **кристами** (рис. 1). Кристы митохондрий высших растений имеют общую форму: начинаются в виде узкой шейки и заканчиваются глобулой или пластинкой.

За исключением тех мест, где расположены кристы, внутренняя мембрана повторяет контур наружной мембраны, следуя от нее на определенном расстоянии. Таким образом, между внешней и внутренней мембраной остаётся межмембранное пространство постоянной ширины, связанной с внутренним пространством крист.

Наружная мембрана митохондрий, по сравнению с внутренней, имеет более высокое содержание липидов и совершенно другой набор ферментов. Некоторые из этих ферментов сходны с ферментами эндоплазматической сети.

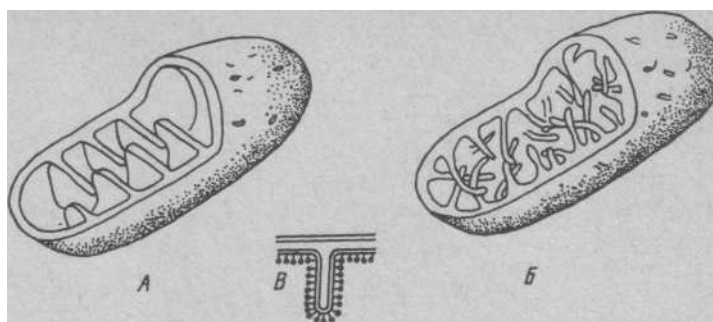


Рис.1. Типы структуры митохондрий (по А. Фрей-Висслингу):

А – внутренняя мембрана митохондрий образует кристы; Б – внутренняя мембрана образует трубочки; В – оксисомы на внутренней мембране и ее выростах.

Двумембранная оболочка окружает мелкозернистый матрикс митохондрий. Он характеризуется высоким количеством белка, наличием кальциевых гранул, рибосом, а также фибриллярных областей, содержащих ДНК (нуклеотиды).

Митохондриальная ДНК представляет собой небольшую двухцепочечную кольцевую молекулу свободной от гистонов ДНК с молекулярной массой 10^7 . На долю митохондриальной ДНК приходится около 10% общей клеточной ДНК. Большая часть митохондриальных белков кодируется и ядерной ДНК.

Митохондриальный матрикс содержит все ферменты цикла ди- и трикарбоновых кислот (ЦТК), за исключением сукцинат-дегидрогеназы, которая встроена во внутреннюю поверхность внутренней мембраны в том месте, где она образует кристы.

На поверхности, обращенной к матриксу, кристы имеют палочкообразные частицы - **оксисомы**. Оксисомы являются частью сложной структуры, содержащей фермент АТФ-азу. Находящаяся в кристах АТФ-аза способна катализировать образование АТФ из АДФ и ортофосфорной кислоты.

Важнейшим компонентом структуры митохондрий является дыхательная цепь переноса электронов.

Уникальность митохондрий состоит ещё и в том, что новые органеллы образуются только путем деления уже существующих.

Таким образом, митохондрии – дыхательные центры клетки, которые выполняют следующие функции:

- 1) осуществляют окислительные реакции, являющиеся источником электронов;
- 2) переносят электроны по цепи компонентов, синтезирующих АТФ;
- 3) катализируют синтетические реакции, идущие с использованием энергии АТФ;

4) регулируют биохимические процессы в цитоплазме.

6. Биохимия анаэробной фазы дыхания (гликолиз).

Анаэробный распад углеводов (гликолиз) предшествует всем типам дыхания: происходит при процессах брожения, анаэробного дыхания и является первой фазой аэробного дыхания. В ходе его реакций одна молекула гексозы ($C_6H_{12}O_6$) расщепляется на две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$). Энергия, которая при этом выделяется, запасается в виде АТФ. Образующиеся промежуточные продукты играют важную роль в обмене веществ. Кроме того, синтезируются две молекулы восстановленного НАДН₂, которые в дальнейшем при своем окислении высвобождают большое количество энергии.

Схематически реакцию образования пировиноградной кислоты из гексоз можно представить следующим образом:



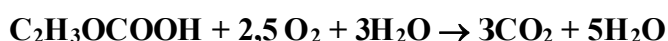
При аэробном дыхании пировиноградная кислота в дальнейшем подвергается полному окислению с образованием углекислоты и воды.

Таким образом, гликолиз – окислительный анаэробный распад углеводов с образованием пировиноградной кислоты – первая стадия расщепления углеводов.

При распаде глюкозы до пировиноградной кислоты возникает большое число промежуточных продуктов. Энергия накапливается в макроэргических связях двух молекул АТФ. Кроме того, при анаэробном распаде глюкозы образуется две молекулы восстановленного НАДН₂. В дальнейшем при окислительном фосфорилировании окисление НАДН₂ приводит к синтезу трех молекул АТФ, а две НАДН₂ дают шесть молекул АТФ. Таким образом, чистым энергетическим выигрышем первой фазы распада глюкозы является синтез восьми молекул АТФ.

7. Биохимия аэробной фазы дыхания (цикл Кребса).

Вторая фаза дыхания – аэробная – требует присутствия кислорода. В аэробную фазу дыхания вступает пировиноградная кислота. Общее уравнение этого процесса можно представить так:



Общая схема цикла Кребса представлена 11 последовательных реакций:

1) Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты. В результате образуется активная уксусная кислота — ацетилкофермент А, восстановленный НАДН₂⁺, и выделяется первая молекула CO₂. Реакция катализируется сложной мультиферментной системой пируватдегидрогеназой.

2) Конденсация ацетилкофермента А со шавелевоуксусной кислотой (ЩУК) с образованием лимонной кислоты. При этом кофермент А (SH~КоА) выделяется в прежнем виде. Этот процесс катализируется ферментом цитратсинтетазой.

3) Превращение лимонной кислоты в цис-аконитовую с помощью фермента аконитазы.

4) Трансформация цис-аконитовой кислоты в изолимонную кислоту.

5) Окисление изолимонной кислоты до шавелевоянтарной кислоты под действием НАД-зависимой изоцитратдегидрогеназы. При этом образуется НАДН₂⁺. Для реакции требуются ионы магния (Mg²⁺) или марганца (Mn²⁺).

6) Декарбоксилирование шавелевоянтарной кислоты до α-кетоглутаровой кислоты и выделение молекулы CO₂.

7) Окислительное декарбоксилирование α -кетоглутаровой кислоты. В результате реакции образуются НАДН_2^+ , сукцинилкофермент А и выделяется молекула CO_2 .

8) Расщепление сукцинилкофермента А на янтарную кислоту (сукцинат) и $\text{HS}\sim\text{КоА}$. Выделяющаяся при этом энергия в результате субстратного фосфорилирования накапливается в макроэргической связи АТФ.

9) Окисление янтарной кислоты до фумаровой кислоты. Реакция катализируется ферментом сукцинатдегидрогеназой, простетической группой которого является ФАД. При этом образуется восстановленный ФАДН_2 .

10) Присоединение молекулы воды к фумаровой кислоте ферментом фумаратгидратазой. В результате образуется яблочная кислота.

11) Окисление яблочной кислоты ферментом малатдегидрогеназой до щавелево-уксусной кислоты (ЩУК). Происходит выделение четвертой пары атомов водорода — образуется НАДН_2^+ .

Таким образом, в результате заключительной 11-ой реакции щавелево-уксусная кислота (ЩУК) восстанавливается в прежнем виде и может реагировать со следующей молекулой активного ацетата.

В ходе каждого цикла образуются:

-Четыре молекулы НАДН_2^+

-Одна молекула ФАДН_2

-Одна молекула АТФ

-Три молекулы CO_2

-Две молекулы H_2O

Так как на каждую расщепляющуюся молекулу глюкозы приходится два оборота цикла Кребса, указанный выход продуктов ЦТК также удваивается. Окисление каждой молекулы НАДН_2^+ в электронно-транспортной цепи дыхания даёт энергию для синтеза трёх молекул АТФ, а окисление ФАДН_2 – двух молекул АТФ.

Таким образом, **энергетический выход цикла Кребса составляет:**

12 АТФ (4 НАДН_2^+);

2 АТФ (ФАДН_2);

1 АТФ при субстратном фосфорилировании.

Итого: образуются 15 молекул АТФ при расщеплении одной молекулы ПВК, а две дают **30 АТФ**.

Энергетический баланс процесса дыхания

В первую анаэробную фазу дыхания при гликолитическом распаде молекулы глюкозы до двух молекул пировиноградной кислоты накапливаются две молекулы АТФ. Одновременно на этой фазе дыхания при окислении ФГА до ФГК образуются две молекулы восстановленных коферментов (НАДН_2). Они вступают в дыхательную цепь, что приводит к образованию еще шести молекул АТФ. В аэробной фазе дыхания образуется 30 молекул АТФ.

Таким образом: **$30 \text{ АТФ} + 2 \text{ АТФ} + 6 \text{ АТФ} = 38 \text{ АТФ}$.**

Итого: 38 молекул АТФ образуется в процессе окислительного распада молекулы гексозы.

Всего в процессе распада глюкозы выделяется 2824 кДж энергии. На образование 38 молекул АТФ затрачено $38 \times 30,6 \text{ кДж} = 1162,8 \text{ кДж}$. Таким образом, КПД процесса дыхания при самых благоприятных условиях составляет около 40%.

8. Особенности окислительного фосфорилирования (электронно-транспортная цепь дыхания).

ЭТЦ дыхания – сложное образование, состоящее из четырех мультибелковых комплексов и двух небольших компонентов – кофермента Q (убихинона) и цитохрома *c*. Ферменты ЭТЦ являются связующим звеном между циклом Кребса и кислородом воздуха.

В изученных нами ранее реакциях цикла Кребса кислород не участвует. Кислород необходим при окислении восстановленных переносчиков НАДН₂ и ФАДН₂, которые образовались в процессе ЦТК. НАДН₂ и ФАДН₂ содержат большое количество потенциальной энергии. Процесс постепенного высвобождения этой энергии состоит в передаче электронов от НАДН₂ и ФАДН₂ по дыхательной цепи на кислород, который на заключительном этапе ЭТЦ служит акцептором электронов.

Движущей силой транспорта электронов в дыхательной цепи является разность окислительно-восстановительных потенциалов между её отдельными компонентами. Самым отрицательным О/В потенциалом (-0,32 В) обладает восстановленный субстрат – НАДН₂. Наиболее положительным – кислород (+0,817 В). Остальные переносчики расположены между ними в порядке возрастания их О/В потенциала. Это и позволяет электронам постепенно передвигаться от НАДН₂ к кислороду. Выделение энергии и её запасание в форме АТФ происходит в результате процесса окислительного фосфорилирования.

Внутренняя мембрана митохондрий имеет важную особенность: перемещение ионов водорода через неё возможно только с помощью специфических белков-переносчиков, которые находятся внутри самой мембраны. Самостоятельно протоны через мембрану перемещаться не могут.

Водород, который содержат НАДН₂ и ФАДН₂, мы можем рассматривать как совокупность протонов и электронов ($2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$). Так они и передаются по цепи переносчиков. Особенность структуры внутренней мембраны митохондрий обеспечивает разделение зарядов атома водорода. В результате протоны скапливаются на внешней, а электроны – на внутренней поверхности мембраны.

Вследствие этого на внутренней митохондриальной мембране возникает протонный градиент. Мембрана оказывается поляризованной. При этом с внутренней стороны митохондриальная мембрана оказывается более щелочной (скапливаются отрицательные заряды), а с наружной – более кислой (скапливаются положительные заряды). На мембране появляется электрический потенциал, который активирует работу ферментов – АТФ-синтаз (АТФ-аз). Эти ферменты катализируют образование молекулы АТФ из АДФ и неорганического фосфата ($\text{P}_\text{н}$).

Таким образом, при переносе пары протонов и пары электронов от НАДН₂ к кислороду образуется всего три молекулы АТФ. Первая молекула АТФ образуется при переносе двух водородов от НАДН₂ к ФАД. Вторая – при переносе пары электронов от цитохрома *b* к цитохрому *c*, и третья – при переносе электронов от цитохрома *a* к цитохрому *a*₃. Именно на этих участках ЭТЦ выделяется количество энергии, достаточное для образования молекул АТФ и процесс окисления в ЭТЦ становится сопряженным с процессом фосфорилирования.

Физиологический смысл ЭТЦ дыхания состоит в постепенности (ступенчатости) процесса. Это позволяет:

- 1) избежать неэффективной потери энергии;
- 2) аккумулировать энергию окисления в форме химических связей АТФ.

9. Биохимия и физиологическое значение глиоксилатного цикла.

В растительном организме существует большое разнообразие путей дыхательного обмена. Одним из них является глиоксилатный цикл, который осуществляется в особых микротельцах – глиоксисомах. Реакции глиоксилатного цикла обеспечивают синтез углеводов из жирных кислот.

Высокомолекулярные жирные кислоты в растительных клетках подвергаются β -окислению. В результате они расщепляются на несколько молекул активной уксусной кислоты – ацетилкофермента А. Основное количество ацетилкофермента А транспортирует-

ся в митохондрии, где окисляется в цикле Кребса. Часть – направляется в глиоксилатный цикл, который представляет собой видоизменённый цикл Кребса.

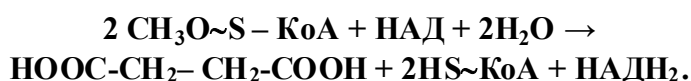
Этапы глиоксилатного цикла:

1. В первой части глиоксилатный цикл напиминает цикл Кребса: ацетилкофермент А реагирует со щавелевоуксусной кислотой, образуя лимонную кислоту. Лимонная кислота превращается в цис-аконитовую, затем в изолимонную.

2. На следующем этапе наблюдается отличие: изолимонная кислота расщепляется на янтарную и глиоксилевую кислоты. **Янтарная кислота выходит из цикла**, а глиоксилевая вступает в реакцию со второй молекулой ацетилкофермента А с образованием яблочной кислоты.

3. На последнем этапе яблочная кислота окисляется до щавелевоуксусной кислоты. При этом восстанавливается НАДН₂ и вступает в дыхательную цепь.

Суммарное уравнение глиоксилатного цикла можно представить следующим образом:



Таким образом, в результате глиоксилатного цикла образуются:

- три молекулы АТФ
- одна молекула янтарной кислоты.

Значение глиоксилатного цикла.

1. Благодаря глиоксилатному циклу значительно расширяется взаимосвязь между обменом жиров, углеводов, органических кислот, аминокислот и других соединений в растениях и происходит синтез углеводов из жирных кислот.

2. Янтарная кислота служит материалом для образования различных органических веществ. Например, она может превращаться в пировиноградную кислоту, далее в углеводы.

3. Особенное значение глиоксилатный цикл имеет в процессе превращения жиров в сахара. Ферменты, участвующие в реакциях этого цикла, всегда присутствуют в семенах растений, богатых жирами (клещевина, подсолнечник и др.). В этом случае жирные кислоты служат источником ацетил-КоА.

Глиоксилевая кислота может служить материалом для образования порфиринов, а, следовательно, и хлорофилла.

10. Биохимия и физиологическое значение пентозофосфатного цикла.

В клетке, наряду с гликолитическим процессом распада глюкозы, существует другой, не менее распространенный путь окисления глюкозы – пентозофосфатный. Это **анаэробное** окисление глюкозы, которое сопровождается выделением углекислого газа СО₂ и образованием молекул НАДФН₂. Процесс локализован в цитоплазме, но частично происходит и в хлоропластах.

Пентозофосфатный цикл состоит из 12 реакций, в которых участвуют только фосфорные эфиры сахаров. Схематично (без фосфорных группировок) цикл можно представить в виде ряда реакций (по В.С. Стайлсу):

- 1) $6\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{НАДФ} \rightarrow 6\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_7 + 6\text{НАДФН}_2$
- 2) $6\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_7 + 6\text{НАДФ} \rightarrow 6\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5 + 6\text{СО}_2 + 6\text{НАДФН}_2$
- 3) $4\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5 \rightarrow 2\text{C}_7\text{H}_{14}\text{O}_7 + 6\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 \rightarrow 2\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 2\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_4$
- 4) $2\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5 \rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 + 2\text{C}_2\text{H}_4\text{O}_2$
- 5) $2\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_4 + 2\text{C}_2\text{H}_4\text{O}_2 \rightarrow 2\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$
- 6) $2\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$.

Условно пентозофосфатный цикл можно разделить на две фазы:

1. Окисление глюкозы.

В результате (1) и (2) реакций глюкозо-6-фосфат подвергается окислению и декарбонизированию. При этом происходит восстановление НАДФН₂, отщепляется одна молекула углекислоты и образуется рибозо-5-фосфат.

2. Регенерация гексоз.

В (3) и (5) реакциях происходит восстановление гексоз – по две молекулы в каждой, а в (6) реакции образуется ещё одна молекула гексозы. Таким образом, одна молекула гексозы окисляется до 6СО₂ и 6Н₂О (вода образуется в результате окисления кислородом 12 молекул НАДФН₂), а пять молекул гексозы регенерируют и выходят из цикла.

Таким образом, в процессе окисления глюкозы в пентозофосфатном цикле:

1) образуются 12 молекул НАДФН₂, которые:

а) в процессе окислительного фосфорилирования могут дать 36 АТФ;

б) служат источником водорода для восстановительного синтеза аминокислот, жирных кислот и других соединений.

2) образуются промежуточные продукты. Они служат предшественниками для синтеза многих соединений:

а) рибулоза в форме рибулозодифосфата служит акцептором СО₂ в процессе фотосинтеза,

б) пентозы участвуют в синтезе нуклеиновых кислот (ДНК, РНК), а также включаются в полимеры клеточной стенки (пентозаны);

в) тетроза (эритрозо-4-фосфат) – является предшественником шикимовой кислоты – основы для синтеза аминокислот (тирозина, триптофана и фенилаланина), ауксинов, фенолов и других ароматических физиологически активных соединений.

Пентозофосфатный цикл довольно широко распространен в растениях. Однако какая часть углеводов окисляется через пентозофосфатный цикл, а какая часть – через цикл ди- и трикарбоновых кислот, еще не выяснено.

Основное назначение этого цикла состоит в том, чтобы образовывать в клетках восстановитель в форме НАДФН₂, который не образуется при гликолизе или в цикле Кребса. Образование НАДФН₂ особенно важно для тех клеток, в которых интенсивно идет биосинтез жиров, так как для синтеза основного компонента жиров – жирных кислот из простых предшественников в качестве восстанавливающего агента необходим именно НАДФН₂.

11. Способы управления дыханием при хранении зерна.

В период хранения семян и зерна *дыхание должно быть минимальным*. Если этого не удаётся достичь, то дыхание приводит к следующим явлениям:

1. Потеря в массе сухих веществ зерна и семян.

Зерно и семена, отделенные от растений, не обладают способностью восстанавливать вещества, теряемые ими при дыхании. Следовательно, дыхание при хранении сопровождается потерей органических веществ, т. е. приводит к убыли в массе сухих веществ. Величина потерь сухих веществ зерна в процессе хранения зависит от интенсивности дыхания: чем оно интенсивнее, тем больше потери.

2. Увеличение количества гигроскопической влаги в зерне и повышение относительной влажности воздуха в межзерновых пространствах.

Вода, выделяемая в процессе дыхания, удерживается зерном и увеличивает его влажность. Если при этом зерновая масса хранится неподвижно и не подвергается вентилированию, то повышается и относительная влажность воздуха межзерновых пространств. Таким образом, при интенсивном дыхании возможно значительное увлажнение зерновой массы, что способствует развитию микроорганизмов.

3. Изменение состава воздуха межзерновых пространств.

В результате дыхания зерна выделяется диоксид углерода. Если хранящуюся зерновую массу не перемещают, диоксид углерода, как более тяжелый по сравнению с другими содержащимися в воздухе газами, частично задерживается в межзерновых простран-

ствах. Таким образом, в зерновой массе могут быть созданы условия, вынуждающие клетки зерен и другие организмы, обладающие способностью к анаэробному дыханию, переходить на этот вид дыхания. Анаэробное дыхание, в свою очередь, приводит к образованию этилового спирта, угнетающего жизненные функции клеток зерна и приводящего к потере его жизнеспособности.

4. Образование тепла в зерновой массе.

В покоящихся зернах и семенах почти все тепло дыхания выделяется в окружающую среду. Это тепло может привести к самосогреванию зерновой массы, гибели зародышей, потере всхожести и т.д.

Чтобы избежать этих негативных процессов, организуют хранение зерновых масс в условиях, обеспечивающих сокращение до минимума процессов дыхания.

Решающее значение для хранения всех партий зерна имеют, прежде всего, влажность, температура и степень аэрации.

Влажность зерновой массы. Чем зерно более влажное, тем интенсивнее оно дышит. Интенсивность дыхания очень сухого зерна – пшеницы, ржи, ячменя, овса, кукурузы и бобовых культур (влажностью до 11-12%) – ничтожна и практически равна нулю. Очень сырое зерно (влажностью 25-30% и более), находящееся в неохлажденном состоянии при свободном доступе воздуха, теряет за сутки 0,05-0,2% массы сухого вещества.

Если содержание воды в зерне невысоко, то она находится в связанном состоянии: ее прочно удерживают белки и крахмал. По мере увеличения влажности в клетках зерна появляется так называемая свободная вода, т. е. слабо или совсем не удерживаемая крахмалом и белками. Влажность, при которой в зерне и семенах появляется свободная вода и резко возрастает интенсивность дыхания, называется критической.

Сухое зерно влажностью до 14% (т. е. ниже критической) устойчиво, его можно хранить в насыпи большой высоты, что практикуется при хранении в элеваторах.

Температура зерновой массы. С повышением температуры интенсивность дыхания зерна при хранении увеличивается до определенного предела, за которым дыхание ослабевает, все другие жизненные функции замедляются, клетки отмирают, и зерно гибнет.

В условиях пониженных температур интенсивность дыхания резко падает. Даже в зерне с повышенной влажностью при наличии свободной воды не наблюдается резкого усиления дыхания. При 0°C у семян пшеницы даже при влажности 18% интенсивность дыхания минимальна: выделялось 10 мг CO₂ на 100 г сухого вещества за 6 ч, при 20°C – уже 20 мг, при 30°C – 43 мг. Данные показывают консервирующее значение пониженных температур (до 10°C) в практике хранения.

Таким образом, температурный фактор значительно влияет на стойкость зерна при хранении. Своевременное понижение температуры зерновой массы – один из важнейших приемов снижения интенсивности ее дыхания, широко используемых в практике хранения. Семена с повышенной влажностью нельзя хранить толстым слоем. Для снижения интенсивности дыхания семена и товарное зерно хранят в холодильных камерах, применяя их активное вентилирование.

Доступ воздуха к зерну.

Доступ атмосферного воздуха к зерновой массе при хранении (степень аэрации) также влияет на характер интенсивность дыхания. В условиях длительного хранения зерновых масс без перемещения и продувания в межзерновых пространствах накапливается диоксид углерода и убывает кислород.

При недостаточном доступе воздуха к семенам в них начинают преобладать процессы анаэробного дыхания, что сопровождается образованием этилового спирта, выделение и накопление которого пагубно влияет на зародыш и приводит к снижению всхожести.

Таким образом, для сохранения посевных качеств зерна влажностью выше 13-15% для злаковых культур необходим постоянный, хотя бы замедленный или сильный перио-

дический обмен воздуха в зерновой массе. На практике для этого снижают высоту насыпи зерна в складе или применяют активное вентилирование.

Таким образом, **зерно** продовольственного и кормового назначения можно хранить в производственных условиях с доступом и без доступа воздуха. **Семена** злаковых и бобовых культур влажностью выше 14% необходимо хранить только с доступом воздуха.

На интенсивность дыхания зерна также влияют: состояние зрелости, условия уборки и транспортирования урожая, выполненность и крупность зерна, целостность зерен, ботанические особенности зерна.

12. Способы управления дыханием при хранении плодоовощной продукции.

При хранении **плодов и овощей** главным фактором является температура. Здесь не приходится говорить о влажности, так как она у этой продукции достаточно высокая. Наилучшая температура для хранения плодов и овощей около 0°C. Обычно их хранят в холодильниках и хранилищах при температуре не выше 3-7°C.

При хранении плодов и овощей непрерывно протекают сложные биохимические и физиологические процессы.

Основой хранения овощей является регулирование содержания CO₂ путем вентилирования и создание оптимальной температуры и влажности воздуха. Оптимальная температура для хранения большинства плодов от 0 до 4°C, в зависимости от их вида, сорта и физиологического состояния.

При дыхании незрелых плодов и овощей в них накапливаются продукты анаэробного дыхания – этиловый спирт и ацетальдегид. Поэтому такие плоды и овощи хуже сохраняются и, кроме того, во время хранения приобретают неприятный вкус.

13. Влияние на процесс дыхания температуры.

Дыхание растений, как и многие другие процессы, усиливается с повышением температуры до определённого уровня. Температурный минимум и максимум этого процесса колеблются в зависимости от вида растения, его экологической приспособленности, фазы развития, типа ткани и многих других факторов.

Дыхание у ряда растений осуществляется и при температуре ниже 0°C. Так, у хвойных, процесс дыхания идет даже при температуре -25°C. Но если ту же хвою подвергнуть действию пониженных температур летом, то дыхание, вследствие гибели тканей, прекращается уже при температуре -4...-5°C.

С повышением температуры интенсивность дыхания возрастает. Однако это происходит лишь до определенного температурного предела, выше которого начинается инаktivация ферментов и интенсивность дыхания снижается. Максимальные температуры, при которых возможно дыхание растительной ткани, довольно близки для различных групп растений и лежат в интервале 45 – 55°C. Следует, помнить, что в данном случае речь идет о температуре самих тканей органа, а не о температуре окружающего воздуха, которая в дневные часы в южных условиях может быть гораздо выше. Снижение температуры растительных тканей при этом достигается, как известно, усиленной транспирацией. При этом надо учитывать продолжительность воздействия высокой температуры на растение. При кратковременной экспозиции интенсивность дыхания возрастает при повышении температуры до 35 – 40°C. Но длительное воздействие такой высокой температуры отрицательно сказывается на дыхании и его интенсивность уменьшается.

Увеличение дыхательной активности под влиянием повышения температуры неодинаково не только у различных видов растений, но и у отдельных органов и тканей одного растения.

Что касается оптимумов дыхания, то они существенно различаются не только у разных групп растений, но не остаются также постоянными у одного и того же организма на различных этапах его жизненного цикла. В процессе эволюции растения приспособились к определенным температурным условиям. Поэтому реакция растений на темпера-

турные воздействия зависят от их происхождения, географического ареала их распространения и других факторов.

Помимо уровня температуры, интенсивность дыхания растения весьма сильно зависит от характера температурной кривой, от колебаний температуры, их амплитуды и т. д. Даже очень незначительные колебания температуры, которые не выходят за пределы нормальных для организма условий, вызывают существенные отклонения в дыхательном газообмене, как правило, усиливая его.

14. Влияние на процесс дыхания света.

Влияние света на интенсивность дыхания изучено недостаточно. Решение этого вопроса осложнено методическими трудностями. 100 лет назад ставилось под сомнение само наличие процесса дыхания растений днём, так как поглощение углекислоты листьями на свету идет настолько энергично, что ее выделение в этих условиях, как правило, не обнаруживается. На свету трудно отделить процесс фотосинтеза от процесса дыхания.

Установление существования так называемой *компенсационной точки*, при которой интенсивность дыхания уравнивается интенсивностью фотосинтеза, явилось одним из убедительных доказательств того, что процесс дыхания зеленого растения не прекращается и на свету. В зависимости от биологических свойств растения и степени его светолюбивости изменяются лишь условия, при которых процессы фотосинтеза и дыхания взаимно компенсируются.

Трудно разграничить прямое и косвенное влияние света. Так, на свету идет фотосинтез, растет содержание углеводов – это сказывается на процессе дыхания. Условия освещения влияют как на интенсивность дыхания, так и на окислительно-восстановительный режим тканей.

В настоящее время полагают, что влияние света на процесс дыхания многообразно. Активация дыхания светом хорошо показана на бесхлорофилльных растениях. Возможно, что свет активирует работу ферментов оксидаз.

Что касается качества света, то наибольшую активацию дыхания вызывают лучи с длиной волны 500-300 нм. Под влиянием коротковолновых сине-фиолетовых лучей интенсивность дыхания возрастает. Следовательно, сила влияния света обусловлена не уровнем тепловой энергии, а какими-то иными свойствами лучей отдельных участков спектра.

Свет может оказывать косвенное влияние на дыхание зеленых растений благодаря тому, что происходит процесс фотосинтеза и образуются основные субстраты дыхания – углеводы. Вместе с тем промежуточные продукты, образовавшиеся при дыхании, могут вовлекаться в фотосинтетический цикл.

Установлено, что в листьях восстановительная активность тканей возрастает в течение дня и снижается ночью, а кислотность уменьшается днем и увеличивается ночью, особенно возрастает в листьях в темные часы суток содержание лимонной кислоты.

Таким образом, действие света на дыхание очень сложно и связано со многими функциями и особенностями растений, внешними условиями, характером и направленностью обмена веществ.

15. Влияние на процесс дыхания минерального питания.

Интенсивность дыхания сильно зависит от снабжения растения элементами минерального питания. Такие элементы, как фосфор, сера, железо, марганец, медь, принимают непосредственное участие в процессе дыхания, входя в промежуточные продукты этого процесса (фосфор) или являясь составной частью дыхательных ферментов. Такие макроэлементы, как азот, фосфор, сера и микроэлементы медь, марганец, молибден необходимы для биосинтеза дегидрогеназ – важнейших компонентов дыхательного обмена.

Недостаток или избыток отдельных элементов может оказывать значительное влияние на процесс дыхания. Так, дефицит калия повышает интенсивность дыхания, а до-

бавление калия в питательную среду снижает дыхательный газообмен. При этом углекислого газа выделяется значительно меньше, чем поглощается кислорода. Активирование дыхания при недостатке калия может быть следствием нарушений азотного обмена, в результате которых в тканях накапливаются ди- и полиамины (путресцин и другие). Это вызывает отравление тканей, которое сопровождается усилением дыхания.

На характер дыхательного процесса влияют также формы азота, которые вносят в питательную среду. При нитратном питании интенсивность дыхания заметно снижается и образуется значительно больше органических кислот, чем при аммиачном. При внесении в среду аммиачных удобрений в растениях в большей мере накапливаются восстановленные вещества (каучук, эфирные масла и др.).

Недостаточное минеральное питание может нарушить структуру митохондрий и вызвать нарушение окислительного фосфорилирования и разобщение его с дыханием.

Поступление элементов минерального питания зависит от интенсивности дыхания корневой системы, которая выделяет ионы H^+ и HCO_3^- , используемые при усвоении минеральных солей. Такие ионы сами активируют процесс, который называют солевое дыхание. Однако избыточное поступление некоторых ионов в корни, например, нитратов, снижает в них интенсивность дыхания.

Таким образом, условия минерального питания создают определенную основу и субстрат для важной физиологической функции – дыхания.

16. Влияние на процесс дыхания влажности тканей и почвы.

У растений интенсивность дыхания в значительной мере обуславливается содержанием воды в тканях. Характер реакции растительной ткани на потерю воды зависит как от общефизиологического состояния организма, так и от принадлежности к определённой экологической группе, возраста органа и тканей и т.д. Как правило, у молодых тканей потеря тургора вызывает стимуляцию дыхания, тогда как у старых тканей дыхание в тех же условиях может и не изменяться. Большое значение имеет также и степень обезвоживания.

У мезофитов, к которым относятся сельскохозяйственные культуры, небольшой водный дефицит у растущих тканей увеличивает интенсивность дыхания. Это связано с тем, что при обезвоживании усиливаются процессы распада сложных углеводов, таких как крахмал на ди- и моносахара, являющиеся непосредственными субстратами дыхания.

Вместе с тем, при водном дефиците нарушается сопряжение окисления и фосфорилирования. Дыхание в этих условиях представляет в основном бесполезную трату сухого вещества. Длительный недостаток воды у активно вегетирующих растений нарушает обмен веществ, что приводит к снижению урожайности.

Реакция дыхания растений на дефицит влаги зависит также от скорости снижения влажности почвы. При быстрой потере влаги интенсивность дыхания может даже возрастать. При постепенном нарастании дефицита влаги, что наблюдается, например, в полевых условиях, интенсивность дыхания уменьшается параллельно снижению скорости роста и интенсивности фотосинтеза. При этом содержание углеводов в тканях уменьшается значительно медленнее, чем интенсивность дыхания. Поэтому основной причиной снижения дыхания является торможение роста, а не дефицит субстратов дыхания. Этим же объясняется угнетение дыхания при обезвоживании у молодых, растущих органов по сравнению с закончившими рост.

Иная закономерность характерна для органов, находящихся в состоянии покоя. При созревании зерна, когда количество воды в нем постепенно уменьшается, интенсивность дыхания снижается. В воздушно сухом состоянии семена имеют ничтожно малую интенсивность дыхания (около 1,5 мг CO_2 кг/ч). Увеличение же содержания воды в семенах с 12 до 18% повышает интенсивность дыхания в 4–5 раз. Дальнейшее возрастание содержания воды до 33% приводит к увеличению интенсивности дыхания примерно в 100

раз. Это объясняется усилением газообмена тканей зародыша и других частей зерна и связано с началом прорастания.

От содержания влаги в зерне зависит и уровень оптимальной для его дыхания температуры. С повышением влажности зерна температурный оптимум его дыхания понижается. В условиях низких температур, даже при широком варьировании влажности зерна (от 12 и 18%), наблюдаются лишь весьма незначительные изменения интенсивности дыхания. При повышенной же температуре увеличение содержания влаги в зерне сопровождается чрезвычайно резким усилением его дыхания.

17. Влияние содержания кислорода и углекислого газа на процесс дыхания.

Снабжение кислородом. Кислород необходим для аэробной фазы дыхания, так как именно кислород является конечным акцептором электронов, движущихся по дыхательной цепи. В отсутствие кислорода дыхание уступает место брожению.

В большинстве случаев у растений наблюдается спиртовое брожение, сопровождающееся накоплением в их тканях спирта:



Анаэробный процесс может продолжаться у растения в течение ограниченного периода, после чего оно гибнет. Если до наступления этого предельного срока вернуть растение в обычные условия кислородного режима, оно восстанавливает аэробное дыхание. Одной из основных причин гибели высшего растения при длительном пребывании в бескислородной среде является отравление тканей продуктами брожения.

Второй причиной гибели растения в анаэробных условиях можно считать истощение тканей, так как для получения одного и того же количества энергии в условиях анаэробного окисления растению необходимо затратить в десятки раз больше органических веществ, чем при нормальном, аэробном дыхании.

В-третьих, в бескислородных условиях отсутствуют промежуточные продукты цикла ди- и трикарбоновых кислот Кребса, которые необходимы растениям для разнообразных синтетических процессов.

Одного-двух часов пребывания тканей растения в анаэробных условиях достаточно, чтобы вызвать полное прекращение движения протоплазмы (такой же эффект мгновенно вызывают дыхательные яды). Полное отсутствие кислорода на протяжении 10-12 часов приводит к коренным нарушениям структуры протоплазмы, а затем к ее распаду.

Время, в течение которого растения сохраняют способность поддерживать анаэробное дыхание, зависит от температуры. Например, в одном из опытов прекращение дыхания проростков гороха наступало: при температуре 20°C – через 9 часов, при 30°C – через 6 часов и при 40°C – через 5 часов после перемещения в анаэробные условия.

Содержание кислорода в атмосфере, при котором начинается анаэробное дыхание, весьма сильно зависит от вида растения, типа ткани, возраста и других условий. Для большинства тканей снижение содержания O_2 от 20 до 5-6% почти не сказывается на уровне активности их дыхания. При содержании O_2 ниже 5% угнетается, прежде всего, поглощение кислорода. Значительно позднее наступает угнетение выделения CO_2 . По мере увеличения содержания кислорода аэробное дыхание клеток усиливается, а брожение ослабляется.

Содержание углекислого газа. CO_2 является конечным продуктом как брожения, так и аэробного дыхания. Содержание CO_2 в атмосфере составляет 0,03%. При высоких концентрациях CO_2 (более 40%) процесс дыхания угнетается. Это связано с тем, что высокая концентрация CO_2 :

- может оказывать общее анестезирующее влияние на растительный организм.
- тормозит активность ряда дыхательных ферментов.

- вызывает закрытие устьиц, что затрудняет доступ кислорода и косвенно тормозит процесс дыхания.

В атмосфере с высоким содержанием CO_2 подавляется выделение углекислого газа, с чем и связано закономерное снижение величины дыхательного коэффициента. Эффект от повышенных концентраций CO_2 зависит от большого числа других факторов. В частности, огромное значение имеет длительность воздействия, поскольку углекислота является фактором, повреждающим растительные ткани.

В опытах с листьями установлено, что характер действия CO_2 на дыхание зависит от условий освещения, а также от времени года. Наиболее чувствительны к CO_2 листья в ранние весенние месяцы.

18. Дыхание больного растения.

Интенсивность дыхания обычно повышается в результате инфицирования растения патогенным микроорганизмом.

Отравляющее действие продуктов жизнедеятельности и метаболитов патогена на клетки растения-хозяина приводит к нарушению процессов окислительного фосфорилирования и анаэробному дыханию. Одной из причин этого считают индуцируемое вирусом набухание митохондрий, вследствие чего увеличиваются проницаемость их мембран и выход АТФ.

В результате у больного растения снижается эффективность дыхания и усиливаются гидролитические процессы. Особенно это характерно для не иммунных сортов. Обычно это происходит на фоне повышения интенсивности дыхания.

У иммунных сортов, наоборот, инфекция индуцирует образование не только специфических ферментативных белков, но также митохондрий и рибосом. В результате этого растения способны противостоять негативному влиянию токсина и сохранять, а нередко и повышать эффективность дыхания. У иммунных растений реакция иммунитета включает в себя следующие звенья:

- активирование дыхания и усиление процессов окислительного фосфорилирования,
- использование дополнительной энергии на синтез ферментативного и структурного белка, что, в свою очередь, вызывает дальнейшую активацию дыхания.

Стимуляция дыхания больного растения обусловлена главным образом вкладом дыхания самого растения и в меньшей мере – дыхания патогена.

Значительный урон наряду с болезнями растениям наносят вредители, что обусловлено как прямым поеданием биомассы, так и существенной стимуляцией дыхания растений. Например, поражение листьев гороха, сои, бобов тлями значительно усиливало их дыхание и в меньшей мере фотосинтез, вследствие чего отношение дыхания к фотосинтезу целого растения возрастало. Повышение дыхания листьев объясняется возрастанием энергетических затрат на дополнительную загрузку сосудов флоэмы для компенсации того количества сахарозы, что было потреблено тлями, а также увеличением затрат на поддержание клеток пораженной ткани.

Поранение. Поранение органов и тканей растения усиливает интенсивность дыхания. Возможно, это связано с разрушением клеток, из-за чего повышается соприкосновение дыхательных субстратов и ферментов с кислородом воздуха. Частично поранение может вызывать переход клеток в меристематическую фазу роста. А интенсивность дыхания делящихся клеток всегда выше, чем закончивших рост.

19. Взаимосвязь и взаимовлияние фотосинтеза и дыхания.

Физиологические функции фотосинтеза и дыхания – основа сложного комплекса обмена веществ и энергии зеленого растения. Фотосинтез и дыхание – процессы противоположные. При фотосинтезе углекислый газ и вода поглощаются, а во время дыхания они освобождаются. В первом случае CO_2 и вода являются исходными соединениями для син-

теза органических веществ, а во втором – конечными продуктами их распада в процессе дыхания.

По мере изучения процессов фотосинтеза и дыхания накапливается все больше экспериментальных данных, которые свидетельствуют о глубокой взаимосвязи между этими процессами. Фотосинтез и дыхание на свету проходят одновременно с взаимно противоположным обменом углекислого газа и воды.

Поворотным пунктом от фотосинтетического углеродного цикла к циклу ди- и трикарбоновых кислот является фосфоглицериновая кислота (ФГК). При ее интенсивном восстановлении с использованием энергии АТФ и участием НАДФН₂ происходит восстановительное превращение углерода (фотосинтез), а если осуществляется дефосфорилирование ФГК с последующим синтезом пировиноградной кислоты, то может образоваться ацетил-КоА, и превращение углерода будет проходить в цикле ди- и трикарбоновых кислот дыхания.

Дыханию и фотосинтезу присущ общий кофермент никотинамидадениндинуклеотидфосфат – НАДФ. Как известно, он довольно широко распространен в природе и служит коферментом ряда дегидрогеназ, переносящих электроны в процессе дыхания. Доказано также, что это соединение играет значительную роль в процессе фотосинтетического переноса электрона.

Общей для фотосинтетического и окислительного фосфорилирования является аденозинтрифосфорная кислота – АТФ, имеющая макроэргические связи. АТФ называют универсальной энергетической валютой живой клетки. В процессе дыхания источником электронов служит водород дыхательного субстрата. Известно, что весь водород органических веществ генетически связан с водой, поскольку их синтез осуществлялся с участием воды. Следовательно, вода как первоисточник электронов и протонов (водорода) присуща и дыханию, и фотосинтезу, а первоисточником энергии, получаемой электроном, являются кванты света.

О единстве фотосинтеза и дыхания свидетельствуют опыты, в которых было доказано, что более интенсивному фотосинтезу растений соответствует и более активное дыхание, т. е. между фотосинтезом и дыханием существует положительная корреляция.

Электронно-микроскопические исследования показали, что иногда в клетке митохондрии плотно располагаются вокруг хлоропластов, что также свидетельствует о возможной контактной взаимосвязи этих энергетических центров клетки. Промежуточные продукты могут выделяться и диффундировать из хлоропластов в митохондрии и наоборот. При этом обмен продуктов неполного окисления обеспечивает синтез соединений с перестроенными углеродными звеньями, в частности некоторых аминокислот и хлорофилла.

Таким образом, фотосинтез и дыхание ассимилирующих клеток высших растений – это два противоположных процесса, но в зависимости от условий и функций клеток или органов растений они обеспечивают непрерывный биосинтез органических веществ. Основная роль в биосинтезе органических соединений, метаболизме веществ и энергии в зеленом растении принадлежит фотосинтезу.

Литература:

1. Думачева Е.В. – Физиологические, биохимические и экологические основы дыхания растений. Учебное пособие для самостоятельной работы студентов. Белгород, 2005. Изд-во БелГСХА, - 131 с.

Физиология минерального питания растений

1. Поглощение минеральных веществ растением.
2. Ионный транспорт веществ в растении.
3. Физиологическая роль фосфора и серы.
4. Физиологическая роль калия и кальция.
5. Физиологическая роль магния и марганца.
6. Физиологическая роль железа и цинка.
7. Физиологическая роль меди и бора.
8. Физиологическая роль молибдена и кобальта.
9. Физиологическая роль азота. Ассимиляция нитратного азота.
10. Ассимиляция аммиака. Орнитиновый цикл.
11. Факторы, влияющие на поглощение азота.
12. Особенности азотного питания бобовых культур.
13. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ.
14. Диагностика дефицита питательных элементов.
15. Перераспределение и реутилизация веществ в растении.
16. Физиологические основы составления питательных растворов (буферность, взаимодействие ионов: аддитивность, антагонизм, синергизм).
17. Особенности питания растений в беспочвенной культуре.
18. Неблагоприятное действие на растение избыточного высокого уровня питания.

1. Поглощение минеральных веществ растением

Корневая система растений поглощает из почвы как воду, так и питательные вещества. Оба эти процесса взаимосвязаны, но осуществляются на основе разных механизмов. Многочисленные исследования показали, что почти никогда раствор питательных солей не поступает в растение в неизменной концентрации. Из очень разбавленных растворов соли поглощаются быстрее, чем вода, и раствор становится еще более слабым. Наоборот, из концентрированных растворов растение берет больше воды, чем солей, и раствор становится еще более концентрированным.

Растения поглощают вещества *избирательно*, в результате соотношение поглощенных веществ обычно оказывается иным, чем в питательном растворе. Поглощение веществ идет не только избирательно, но и против градиента концентраций.

Процесс поглощения веществ делат на два этапа:

1. Поступление ионов в свободное пространство корня;
2. Транспорт их в протопласты клеток.

Поглощение веществ осуществляется в клеточных стенках и представляет собой обменную адсорбцию. Та часть объема корня, где происходят процессы обменной адсорбции, получила название *кажущегося свободного пространства* (КСП). КСП включает межмолекулярные пространства в толще клеточных стенок и на поверхности плазмалеммы и клеточных стенок и занимает 5 – 10 % объема корня.

В почве корень контактирует с водной фазой (почвенным раствором) и с частицами почвы, которые также преимущественно являются катионообменниками (почвенный поглощающий комплекс).

Способность к обменной адсорбции определяется обменной емкостью корня.

Ионы и различные соединения могут преодолевать мембрану по электрохимическому градиенту за счет простой диффузии путем растворения в липидной фракции мембраны или через гидрофильные поры (ионные каналы), а также за счет облегченной диффузии гидрофильных веществ с помощью липофильных переносчиков.

Возможно также поступление ионов против электрохимического градиента с затратой метаболической энергии при участии активных переносчиков (насосов).

Наиболее активно поглощают вещества клетки зоны растяжения и корневых волосков. Корневые волоски не только позволяют корню осваивать значительно больший объем почвы, но и обладают более высокой поглотительной активностью.

2. Ионный транспорт веществ в растении.

В зависимости от уровня организации процесса различают три типа транспорта веществ в растении:

- внутриклеточный,
- ближний (внутри органа)
- дальний (между органами).

Внутриклеточный транспорт. Передвижение веществ внутри одной клетки осуществляется в результате совместного действия *циклозиса* (круговое движение цитоплазмы) и направленной поперек этого движения *диффузии*, чем может достигаться почти полное перемешивание веществ в гиалоплазме. У высших растений движение цитоплазмы происходит при участии сократительных белков актомиозинового типа.

Ближний транспорт. Это передвижение ионов, метаболитов и воды между клетками и тканями внутри органа. Ближний транспорт включает радиальный транспорт веществ в корнях и стеблях, передвижение веществ в мезофилле листьев на небольшие расстояния, измеряемые миллиметрами. Осуществляется он через клетки неспециализированных для транспорта веществ тканей по *апопласту* – совокупности межклетников и межфибриллярных полостей клеточных стенок, *симпласту* – совокупности протопластов клеток, соединенных плазмодесмами и *вакуому* – дискретной системе вакуолей клеток.

Дальний транспорт. Это передвижение веществ между органами растения. Осуществляется по специализированной проводящей системе, включающей сосуды и трахеиды ксилемы (восходящий ток) и ситовидные трубки флоэмы (нисходящий ток).

3. Физиологическая роль фосфора и серы.

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

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

Сера. Содержание серы в растительных тканях – 0,2-1,0 % сухой массы. Сера, как и фосфор, поступает в растение в окисленной форме, в виде аниона SO_4^{2-} , но на этом сходство заканчивается. В органические соединения сера входит только в восстановленной форме – в составе сульфгидрильных групп (-SH) и дисульфидных связей (-S-S-). Восстановление сульфата происходит преимущественно в листьях. Восстановленная сера может вновь переходить в окисленную функционально неактивную форму. В молодых листьях сера в основном находится в составе органических соединений, а в старых накапливается в вакуолях в виде сульфата кальция.

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

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

Сера является также компонентом важнейших биологических соединений – коэнзима А (CoA-SH) и витаминов (тиамина, липоевой кислоты, биотина), играющих важную роль в дыхании и липидном обмене. Многие виды растений в малых количествах содержат летучие соединения серы. Например, сульфоксиды входят в состав фитонцидов лука и чеснока. Представители семейства Крестоцветные синтезируют серосодержащие горчичные масла.

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

4. Физиологическая роль калия и кальция.

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

Известно участие калия в регуляции вязкости цитоплазмы, в повышении гидратации ее коллоидов и водоудерживающей способности.

Калий составляет основную часть катионов клеточного сока и принимает активное участие в осморегуляции. Важное значение имеет транспорт калия при открывании и закрывании устьиц.

Транспорт углеводов в растении также связан с перераспределением калия.

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

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

Кальций. Входит в состав растений в количестве 0,2 % сухого вещества. Поступает в растение в виде иона Ca . Кальций накапливается в старых органах и тканях. В клетках большое количество кальция связано с пектиновыми веществами клеточной стенки и срединной пластинки. При недостатке кальция клеточные стенки ослизняются.

Важная роль принадлежит ионам кальция в стабилизации структуры мембран, регуляции ионных потоков и биоэлектрических явлениях. Кальций наряду с протоном водорода принимает активное участие в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня. Ограничивая поступление других ионов в растения, кальций способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца, железа, повышает устойчивость к засолению, снижает кислотность почвы.

Кальций активирует ряд ферментных систем клетки, например дегидрогеназы, амилазы, фосфатазы, киназы, липазы.

При недостатке кальция в первую очередь страдают меристематические ткани и корневая система. У делящихся клеток не образуются клеточные стенки, в результате возникают многоядерные клетки. Прекращается образование боковых корней и корневых во-

лосков. Недостаток кальция вызывает также набухание пектиновых веществ, что приводит к ослизнению клеточных стенок и загниванию растительных тканей.

5. Физиологическая роль магния и марганца.

Магний. Содержание магния в растительных тканях составляет около 0,2 % сухой массы. Особенно много магния в молодых растущих частях растения, а также в генеративных органах и запасающих тканях. Магний поступает в растение в виде иона Mg и в отличие от кальция обладает сравнительно высокой подвижностью. Около 10-12 % магния входит в состав хлорофилла.

Магний является активатором ряда ферментных систем: РДФ-карбоксилазы, фосфокиназы, АТФ-азы, енолазы, ферментов цикла Кребса, пентозофосфатного пути, спиртового и молочнокислого брожения. Магний также активирует процессы транспорта электронов при фотофосфорилировании. Mg необходим для формирования рибосом и полисом, для активации аминокислот и синтеза белков. Он активирует ДНК- и РНК-полимеразы, участвует в образовании определенной пространственной структуры нуклеиновых кислот.

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

Марганец. Он поступает в растение в виде ионов Mn^{3+} . Марганец активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназы яблочной и лимонной кислоты), а также участвующие в окислении важнейшего фитогормона – ауксина (индолилуксусной кислоты).

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

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

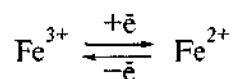
Этот элемент играет специфическую роль в поддержании структуры хлоропластов. В отсутствие марганца хлорофилл быстро разрушается на свету.

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

Особенно чувствительны к недостатку марганца злаковые, корнеплоды, картофель.

6. Физиологическая роль железа и цинка.

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



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

Кроме того, железо является составной частью ферментов, катализирующих синтез предшественников хлорофилла (аминолевулиновой кислоты и протопорфиринов). Поэтому недостаток железа вызывает глубокий хлороз в развивающихся листьях, которые могут

быть совершенно белыми, и тормозит два важнейших процесса энергообмена растения – фотосинтез и дыхание.

Цинк. Поступает в растение в виде иона Zn^{2+} . Цинк входит в состав фермента карбоангидразы, катализирующей гидратацию CO_2 в H_2CO_3 . $H_2CO_3 \leftrightarrow CO_2 + H_2O$ Этот фермент играет важную роль в поддержании запасов CO_2 для фотосинтеза.

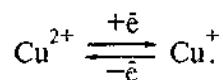
В качестве кофактора Zn участвует в синтезе растительного гормона – ауксина (ИУК). Это связано с тем, что цинк, повышая активность триптофансинтетазы, влияет на синтез аминокислоты триптофана – предшественника ауксина. Недостаток цинка приводит к резкому торможению роста и формирования побегов, растения приобретают розеточные формы. Zn также выступает в качестве активатора ряда ферментов гликолиза (гексокиназы, альдолазы, триозофосфатдегидрогеназы) и пентозо-фосфатного пути (дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и фосфоглюконата).

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

К недостатку цинка особенно чувствительны плодовые деревья. Наиболее характерный признак голодания – задержка роста междоузлий и листьев, развитие розеточности и мелколистности.

7. Физиологическая роль меди и бора.

Медь. Поступает в растение в виде иона Cu. В основе ее функционирования лежит способность к обратимым окислительно-восстановительным превращениям:



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

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

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

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

Бор. Поступает в растение в виде аниона борной кислоты. Это один из наиболее важных микроэлементов, особенно для двудольных растений. При его недостатке нарушаются синтез, превращение и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, происходят гибель меристематических клеток и деградация проводящей системы растений. Пока еще не установлены механизмы действия бора и ферментные системы, в деятельности которых он участвует. Согласно концепции М. Я. Школьника (1971), бор имеет специфическое значение для растения благодаря своей уникальной роли в фенольном обмене. Предполагается, что при недостатке бора в клетках двудольных растений накапливаются фенолы и супероптимальные концентрации ауксинов, что нарушает синтез нуклеиновых кислот и белков; затем нарушаются ритм деления клеток и структура клеточных стенок, появляются уродливые изменения в формирующихся листьях конуса на-

растения. На заключительной стадии борного голодания под действием полифенолоксидаз в клетке накапливаются токсичные хиноны, которые приводят к отмиранию конусов нарастания.

8. Физиологическая роль молибдена и кобальта.

Молибден. Поступает в растение в виде аниона MoO_4 и концентрируется в молодых растущих частях. Молибден играет особо важную роль в азотном обмене растений. Это связано с тем, что он входит в активный центр фермента, восстанавливающего нитраты, – нитратредуктазу, а также является компонентом активного центра нитрогеназы бактерий, фиксирующих атмосферный азот в клубеньках бобовых. Как металл-активатор молибден необходим в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, функционирования различных фосфатаз. Он оказывает влияние на уровень накопления аскорбиновой кислоты.

При дефиците молибдена рост растений тормозится. Особенно чувствительны к недостатку молибдена бобовые и овощные культуры.

Кобальт. Кобальт является активатором многих ферментов и входит в состав витамина B_{12} (цианкобаламин), необходимого для фиксации молекулярного азота клубеньковыми и свободноживущими бактериями. Он положительно влияет на поступление азотистых веществ, повышает содержание хлорофилла и аскорбиновой кислоты, активирует биосинтез и увеличивает количество белкового азота в растениях, играет важную роль в энергетическом обмене, под его влиянием возрастает количество АТФ. Мало кобальта содержат дерново-подзолистые почвы (1,5 мг в 1 кг). Достаточным его количеством считается 2,5 – 4,5 мг в 1 кг почвы. Вносят кобальт в виде сульфата кобальта в дозе 1 кг на 1 га.

9. Физиологическая роль азота. Ассимиляция нитратного азота

Азот составляет около 1,5 % сухой массы растений. Он входит в состав белков, нуклеиновых кислот, липоидных компонентов мембран, фотосинтетических пигментов, витаминов и других жизненно важных соединений.

Основными усвояемыми формами азота являются ионы *нитрата и аммония*.

Недостаток азота тормозит рост растений. Это выражается в низкорослости, слабом кущении, в появлении признаков ксероморфизма, как и при недостатке воды. Недостаток азота вызывает также серьезные нарушения энергетического обмена. Растения хуже используют световую энергию, так как снижается интенсивность фотосинтеза, раньше наступает световое насыщение, а компенсационная точка находится при более высокой интенсивности света.

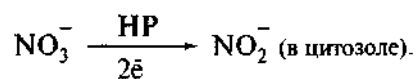
Азотное голодание влияет на водный режим растений. Недостаток азота снижает водоудерживающую способность растительных тканей, так как уменьшает количество коллоидно-связанной воды. У растений снижается возможность внеустычного регулирования транспирации и водоотдача возрастает. Поэтому низкий уровень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

Ассимиляция нитратного азота

Азот входит в состав органических соединений только в восстановленной форме. Поэтому включение нитратов в обмен веществ начинается с их восстановления, которое может осуществляться и в корнях, и в листьях. Относительная доля участия этих органов в первичной ассимиляции нитратов является видовым признаком.

Метаболизация нитратов начинается с их восстановления до аммония. По современным представлениям, восстановление нитрата осуществляется в два этапа.

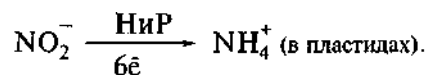
1. Восстановление нитрата до нитрита, путем переноса двух электронов и катализируемое ферментом *нитратредуктазой (НР)*:



Нитратредуктаза представляет собой гем- и молибденсодержащий флавопротеин, участвующий в переносе электрона от НАДН к NO_3^- .

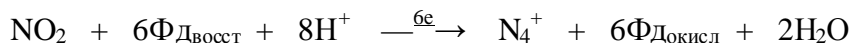
Восстановление нитратов до нитритов происходит в цитозоле клеток корня и листа.

2. Восстановление нитрита до аммиака путем переноса шести электронов и катализируемое ферментом **нитритредуктазой (НнР)**:



Вторая стадия восстановления минерального азота осуществляется при участии фермента **нитритредуктазы**. Это относительно низкомолекулярный белок, включающий около 600 аминокислотных остатков, который содержит железопорфириновую простетическую группу и железо в виде кластера $4\text{Fe}4\text{S}$.

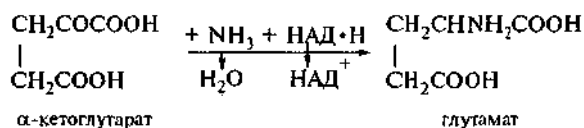
Осуществляемая нитритредуктазой реакция может быть представлена следующим образом:



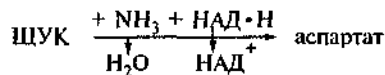
В листьях нитритредуктаза локализована в хлоропластах и в качестве донора электронов использует восстановленный в световой фазе фотосинтеза ферридоксин (Фд). В корнях NO_2^- восстанавливается в пропластидах с использованием НАДФН, образующегося в пентозофосфатном пути дыхания.

10. Ассимиляция аммиака. Орнитиновый цикл.

Аммиак, образовавшийся при восстановлении нитратов или молекулярного азота, а также поступивший в растение при аммонийном питании, далее усваивается в результате **восстановительного аминирования кетокислот**, поставляемых дыханием. При аминировании α -кетоглутаровой кислоты, катализируемого глутаматдегидрогеназой (ГДГ), образуется глутамин.



Подобным способом происходит аминирование щавелевоуксусной кислоты (ЩУК) по действию аспартатдегидрогеназы, которое ведет к синтезу аспарагин.



В результате восстановительного аминирования пировиноградной кислоты при участии аланиндегидрогеназы образуется аланин.

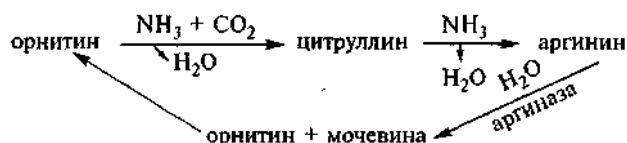
Остальные аминокислоты образуются из трех вышеперечисленных путей тем **перееминирования**. Условия восстановления азота:

1. Высокая интенсивность процесса дыхания (необходима энергия АТФ);
2. Обеспеченность клеток углеводами для образования органических кислот.

Орнитиновый цикл.

При недостатке органических кислот аммиак не успевает связываться и может быть токсичным для растения.

Аммиак в растениях обезвреживается и при образовании мочевины. Исходным продуктом для синтеза мочевины служит аминокислота **орнитин**, которая, присоединяя аммиак и углекислоту, превращается в **цитруллин**. Цитруллин присоединяет еще одну молекулу аммиака и образует **аргинин**. Аргинин под действием фермента аргиназы с участием воды расщепляется на **орнитин и мочевину**. Схематически синтез мочевины можно представить так:



Мочевина не ядовита для растений, хорошо усваивается, использование ее азота для всевозможных синтетических процессов происходит очень легко, так как в растительных тканях имеется фермент уреаза, катализирующий расщепление мочевины:



Но надо иметь в виду, что орнитинный цикл не всегда идет до образования мочевины. В ряде случаев в растениях может наблюдаться накопление большого количества аргинина. Установлено, что аргинин, который содержит 32 % азота, т. е. больше любой другой аминокислоты, наряду с амидами является соединением, в виде которого связывается избыток аммиака, поступающего в растение и не используемого для биосинтеза белков.

11. Факторы, влияющие на поглощение азота.

1. Реакция питательной среды. В слабокислой среде, при pH 5, лучше поглощаются нитраты. Наоборот, в нейтральной среде, при pH 7, преимущество имеет аммоний. Для усвоения аммония большое значение имеет и наличие в среде достаточного количества ионов кальция.

2. Температура среды. Установлено, что при пониженной температуре больше поглощается аммония, чем нитрата, увеличивается метаболическая нагрузка корней по ассимиляции азота. Наиболее неустойчивым к низкой температуре этапом азотного обмена является загрузка ксилемы азотистыми соединениями, особенно нитратами. Замедление оттока приводит к снижению их поглощения.

3. Соотношение между углеводами и белками в семенах (C:N). Исследование большого количества сельскохозяйственных культур позволило разделить их на группы по способности ассимилировать аммиачный азот. Наиболее успешно питание аммиачным азотом идет у растений, у которых углеводы значительно преобладают над белками. Примером могут служить злаки, у которых отношение C:N примерно 6:1. Находясь в темноте, проростки злаков легко усваивают аммиак до тех пор, пока углеводные запасы семени не истощены. Проростки люпина, имеющие соотношение C:N, равное 0,6:1, не способны ассимилировать аммиак в темноте. Таким образом, различное отношение к аммонийному азоту определяется не столько видовыми признаками растений, сколько уровнем содержания в их тканях углеводов.

Все эти факторы необходимо учитывать при разработке мероприятий по повышению эффективности применения азотных удобрений.

12. Особенности азотного питания бобовых культур

Установлено, что высшие растения не способны усваивать молекулярный азот атмосферы. Этой особенностью обладают азотфиксирующие микроорганизмы (симбиотические и свободноживущие). **Свободноживущие азотфиксаторы** окультуренных сельскохозяйственных почв включают бактерии родов *Azotobacter* и *Beijerinckia*. На затопляемых рисовых полях эффективными азотфиксаторами являются цианобактерии. Свободножи-

вающие азотфиксаторы – гетеротрофы, нуждающиеся в углеводах, как правило, поселяются на поверхности корней и используют корневые выделения. В умеренном климате ежегодная фиксация азота свободноживущими бактериями составляет несколько килограммов на 1 га.

Более значительный вклад в фиксацию атмосферного азота вносят **симбиотические азотфиксаторы**, прежде всего бактерии рода *Rhizobium*, поселяющиеся на корнях бобовых растений. Их продуктивность составляет 100 - 400 кг N/га. При прорастании семени в почву выделяются вещества – **лектины**. Бактерии реагируют на них и мигрируют к корням прорастающего семени. Инфицирование растения-хозяина начинается с проникновения бактерий в клетки коры, интенсивное деление которых приводит к образованию клубеньков на корнях. При этом сами бактерии превращаются в окруженные мембраной бактериоиды с высокой нитрогеназной активностью.

Фермент **нитрогеназа** состоит из двух компонентов: более высокомолекулярного Mo-, Fe-белка и низкомолекулярного Fe-белка. N_2 связывается и восстанавливается до NH_3 первым олигомером, а Fe-белок поставляет для этого процесса электроны, получаемые через ферридоксин от цикла Кребса. Цикл Кребса обеспечивает также синтез АТФ, необходимый для поддержания структуры нитрогеназного комплекса, и поставляет кетокислоты, которые связывают аммиак с образованием аминокислот. Синтезируемый растением-хозяином гемсодержащий белок **легоглобин** встраивается в мембрану бактериоида и осуществляет транспорт кислорода, создавая защиту нитрогеназы от его разрушающего действия.

Взаимоотношения между высшими растениями и клубеньковыми бактериями характеризуют как симбиоз. Однако на первых этапах инфицирования бактерии питаются целиком за счет высшего растения, т. е. практически паразитируют на нем, поэтому может наблюдаться торможение роста зараженных растений. Развитые клубеньки начинают снабжать азотистыми веществами растение-хозяин и получать от него фотоассимиляты. Затраты на процесс азотфиксации составляют: на каждый грамм фиксированного азота окисляется 3 - 6 г органического углерода.

В период вегетативного роста в клубеньки поступает 25 - 40 % продуктов фотосинтеза, при этом около половины возвращается в надземную часть растения в виде азотистых соединений. При переходе растений к репродуктивной фазе развития поток фотоассимилятов в клубеньки постепенно снижается, что приводит к затуханию их азотфиксирующей деятельности.

Благодаря деятельности клубеньковых бактерий бобовые растения не только обеспечивают азотсодержащими соединениями, но и значительно обогащают почву азотом за счет корневых выделений и пожнивных остатков. Существуют и другие виды высших растений, способные симбиотически усваивать азот. К их числу относятся некоторые деревья и кустарники: ольха, лох, облепиха и др.

13. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ

Корневая система растений окружена **ризосферой**, т. е. почвой, которая непосредственно соприкасается с корнями. Она обогащена корневыми выделениями, отмершими корневыми волосками и служит питательной средой для микроорганизмов. Установлено, что в ризосфере бактерий в сотни и тысячи раз больше, чем вне ее. Это способствует более интенсивному протеканию здесь почвенных процессов. Ризосферные микроорганизмы находятся в сложных и многообразных взаимоотношениях с корневой системой растения, оказывая большое влияние на ее поглотительную и синтетическую функции. Эта живая масса дышит, выделяя значительные количества диоксида углерода. Многие почвенные микроорганизмы образуют минеральные кислоты – азотную и серную, а также органические кислоты – уксусную, масляную и другие, ряд ферментов. Это помогает растворению и превращению недоступных растениям соединений в доступные. Кроме того, микроорганизмы вы-

деляют специфические вещества – витамины, регуляторы роста, антибиотики, оказывающие влияние на рост растений.

Еще большее влияние на усвоение из почвы минеральных и органических веществ оказывает симбиоз корней с почвенными грибами, впервые обнаруженный в 1882 г. Ф. М. Каменским. В 1885 г. Г. Франк, рассматривая симбиоз корня высшего растения с мицелием гриба как вполне сложившийся с морфологической точки зрения орган, дал ему специальное название микоризы, что означает грибокорень. Различают микоризу эктотрофную (внешнюю), эндотрофную (внутреннюю) и эктоэндотрофную (переходную).

При *эктотрофной* микоризе гриб своими гифами рыхло оплетает корневые окончания, одевая корни чехлом (рис.), который растет вместе с ростом корня.

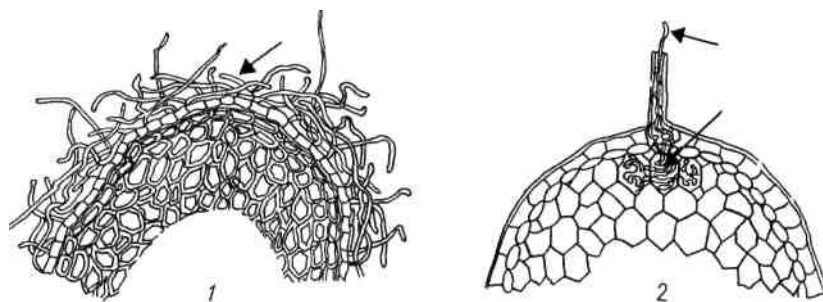


Рис. Микориза: 1 – *эктотрофная микориза на корнях яблони*, 2 – *эндотрофная микориза на корнях черной смородины*.

Гифы внедряются в межклетники, достигая эндодермы, но не исключена возможность их проникновения в некоторые клетки. Микориза в этом случае берет на себя функции корневых волосков.

При *эндотрофной* микоризе гриб проникает внутрь клеток коры, образуя в них плотные клубочки, а отдельные гифы выходят наружу корня. При наличии эндотрофной микоризы корневые волоски не отмирают.

Эндотрофная микориза не всегда резко отличается от эктотрофной. В некоторых случаях гифы эктотрофной микоризы в большом количестве проникают в клетки, образуя в них клубки, так же как это имеет место в случае эндотрофной микоризы. Такую микоризу называют *эктоэндотрофной*.

У большинства высших растений поглощение питательных веществ из почвы и рост значительно усиливаются, когда на их корнях поселяются грибы-микоризообразователи.

Роль микоризы особенно велика в поглощении и переносе фосфора. Доказано также, что она способствует поглощению растениями цинка, марганца и меди. Эти элементы в почве слабоподвижны, и поэтому вокруг корневых волосков и корней быстро образуются обедненные ими зоны. Сеть гиф микоризных грибов распространяется на несколько сантиметров от каждого заселенного ими корня и увеличивает таким образом объем эффективно используемой почвы.

Микоризные грибы присутствуют в большинстве растительных сообществ, однако их количество может уменьшиться или они вообще могут быть уничтожены в результате нарушения почвенного покрова, например вследствие горных работ. Применение фунгицидов против патогенных грибов также может привести к гибели микоризы. Поэтому часто рекомендуется проводить инокуляцию растений микоризными грибами. Эктомикоризные грибы можно культивировать и полученный вегетативный мицелий добавлять в почву. Эндомикоризные грибы пока не удается выращивать в чистой культуре, поэтому производство их грибницы требует применения горшечной культуры растения-хозяина. Спо-

ры гриба или корниколонизированного грибом растения, полученные из горшечных культур, используют для инокуляции почвы в оранжереях и питомниках.

14. Диагностика дефицита питательных элементов

Для повышения продуктивности сельскохозяйственных посевов необходимо создать оптимальные условия питания растений и контролировать их в течение вегетации.

Диагностику питания растений подразделяют на почвенную и растительную.

Почвенная диагностика проводится путем агрохимического анализа почвы и сопоставления полученных данных с установленными нормативами. Однако анализ почвы не всегда достаточен для определения обеспеченности растений минеральным питанием из-за сложности взаимосвязей элементов, физико-химических и других свойств почвы. Кроме того, потребность растения зависит от многих факторов среды: освещенности, температуры, снабжения водой. Поэтому, для получения более объективной информации об обеспеченности растений минеральным питанием, наряду с почвенной проводят растительную диагностику.

В. В. Церлинг дает следующую классификацию методов *растительной диагностики*:

1. Визуальная диагностика – определение нарушения питания по внешнему виду растений.
2. Метод инъекции или опрыскивания. Используют главным образом для диагностики питания микроэлементами.
3. Морфобиометрическая диагностика по приросту массы, числу и размерам органов, величине и структуре урожая.
4. Химическая диагностика – химический анализ растений по фазам их развития.

15. Перераспределение и реутилизация веществ в растении

Направление движения минеральных веществ в растении во многом определяется интенсивностью их использования и потребностями того или иного органа. Растения характеризуются большой экономичностью в потреблении питательных веществ. Это выражается в их способности к *реутилизации*, т. е. повторному использованию основных элементов минерального питания.

Исследования показали, что повторному использованию подвергается большинство элементов минерального питания. Наиболее подвижен калий, он может проделывать ежедневно несколько круговоротов через ксилему и флоэму. Это объясняется его свободным состоянием и важной ролью потока калия в регуляции транспортных процессов и биологических явлений. Хорошо реутилизуются азот и фосфор, которые входят в состав жизненно важных лабильных соединений. По мере старения листьев процессы распада превышают синтез, освобождающиеся азот и фосфор направляются к более молодым частям растения. Особенность реутилизации азота заключается в том, что он не перемещается по переходным клеткам в сосуды ксилемы. Он по флоэме опускается в корни, а оттуда по ксилеме поступает в надземную часть – листья и другие органы. Однако есть элементы, которые практически не реутилизуются. К ним относятся кальций, бор, очень слабо реутилизуются железо. Это связано с малой лабильностью и плохой растворимостью соединений, в которые входят эти элементы. Магний и сера по степени реутилизации занимают промежуточное положение.

Для элементов, подвергающихся реутилизации, характерен *базипетальный градиент* распределения, т. е. чем выше расположен лист, чем он моложе, тем больше в нем азота, фосфора и калия. Это особенно проявляется при недостатке данного элемента в почве. Для элементов, не подвергающихся повторному использованию (кальций, железо, бор), характерен *акропетальный градиент*. Чем старше орган, тем больше содержание в нем указанных элементов.

Благодаря реутилизации веществ растущие части растения на более поздних фазах роста получают значительную часть необходимых им элементов. Зерновые культуры наиболее активно поглощают азот, фосфор и калий в первые 1,5 месяца роста. К моменту, когда зерно достигает примерно 25 % своей окончательной величины, поглощение этих элементов уже на 90 % заканчивается. Дальнейший налив зерна идет за счет мобилизации веществ листьев и стеблей. У многолетних культур перед осенним листопадом большие количества ионов оттекают из листьев в корни, стволы и органы запаса.

16. Физиологические основы составления питательных растворов (буферность, взаимодействие ионов: аддитивность, антагонизм, синергизм).

Питательные растворы готовят путем растворения различных солей в воде. По своему составу они подобны почвенному раствору и должны удовлетворять определенным требованиям.

Питательный раствор должен содержать все необходимые элементы в усвояемой форме и быть физиологически уравновешенным. Общее содержание солей в питательном растворе не должно превышать 2 - 3 г/л.

Физиологически уравновешенными являются те растворы, количество и соотношение ионов в которых исключают их вредное влияние. Такие растворы обеспечивают нормальный рост, развитие и высокую продуктивность растений. Физиологическая уравновешенность раствора имеет особое значение в гидропонике, которая практически лишена буферных свойств твердой фазы почвы. При составлении физиологически уравновешенных растворов необходимо учитывать разный характер взаимодействия ионов.

Растворы чистых солей оказывают токсическое действие на организм растения или животного. Еще в конце прошлого века была установлена ядовитость раствора чистой соли NaCl, концентрация которого соответствовала концентрации морской воды. Достаточно было добавить незначительное количество солей кальция и магния, чтобы снять это ядовитое действие NaCl. Взаимодействие ионов, при котором физиологический эффект воздействия смеси солей меньше, чем действие каждой соли в отдельности, называется **антагонизмом**.

Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности, например Na^+ и K^+ , Na^+ и NH_4^+ , так и между ионами разной валентности (K^+ и Ca^{2+} , Na^+ и Mg^{2+}). Причем чем выше валентность, тем больше антагонистическое действие иона. Так, для того чтобы устранить ядовитое действие на проростки пшеницы односолевого раствора KCl, надо добавить 30 % NaCl или 5 % CaCl_2 . У анионов антагонизм выражен слабее. В морской воде, которая является природным физиологически уравновешенным раствором, отношение сумм одновалентных катионов к двухвалентным равно 8 - 10. В основе антагонистического действия ионов лежит их противоположное действие на физико-химические свойства протоплазмы, что отражается на обмене веществ, а также конкуренция при усвоении их растениями.

Наблюдаются также синергизм и аддитивность в действии компонентов солей. **Синергическое действие** ионов заключается в том, что один из них усиливает действие другого. Например, катионы K, Ca, Mg оказывают стимулирующее действие на поглощение анионов NO_3^- и PO_4^{3-} . Нитратные и фосфатные анионы благоприятно влияют на усвоение других элементов.

Аддитивность – это действие смеси солевых растворов, которое равно сумме действия отдельных компонентов. Например, осмотическое давление питательного раствора равно сумме парциальных осмотических давлений входящих в смесь солей.

Наиболее благоприятная реакция питательного раствора для усвоения почти всех элементов питания корнями растений 5,5 - 6,5. В процессе питания растения определенным образом воздействуют на реакцию питательного раствора, с одной стороны, за счет кислотности выделяемых корнями соединений (угольная кислота, низшие карбоновые кислоты), а с другой – за счет различной скорости, с которой они усваивают катионы и

анионы растворимых солей. Питательный раствор должен обладать определенной *буферностью*, т. е. способностью противостоять изменению реакции среды. Периодически необходимо проводить коррекцию pH, для чего используют ортофосфорную или азотную кислоту.

17. Особенности питания растений в беспочвенной культуре

Широкое использование в физиологических исследованиях водной культуры обеспечило разработку и распространение методов промышленного выращивания растений на питательных растворах, которые получили название *гидропоники* («hydro» – вода и «ponos» – работа).

В зависимости от среды, в которой развивается корневая система, гидропонные методы могут быть разделены на три основные группы.

Водная культура. Для этого метода характерно отсутствие субстрата. Корневая система погружена непосредственно в питательный раствор. Выращивание растений в водной культуре имеет различные варианты, из которых наиболее перспективным, вероятно, является технология тонкослойной проточной культуры (**ТПК**).

Субстратная культура. При этом способе выращивания корневая система растений развивается в твердой среде (торф, древесная кора, перлит, вермикулит, цеолит, песок, гравий, минеральная вата, полистирол и др.). Обычно субстрат укладывают в виде грядок или засыпают в полимерные контейнеры. Среда для выращивания растений без почвы должна быть твердой опорой для поддержания растений в вертикальном положении, не вступать в реакцию с питательным раствором, иметь малую емкость поглощения, непрерывно снабжать корни водой и растворенными в ней питательными веществами, обеспечивать достаточную аэрацию корневой системы.

С помощью автоматического устройства питательный раствор подается снизу в искусственный субстрат и после увлажнения опять стекает в резервуар. Уровень питательного раствора поддерживают на 3 - 4 см ниже поверхности субстрата, что снижает потерю воды испарением субстрата и предотвращает появление на нем водорослей и плесени. При поступлении питательного раствора происходит временное (на 10 - 15 мин) вытеснение воздуха, содержащегося в порах субстрата, но при стекании раствора все пространство между частицами субстрата снова заполняется воздухом. Питательный раствор образует вокруг частиц субстрата водные пленки, в которых растворены минеральные вещества. Достаточное количество воздуха и питательных веществ в зоне корневой системы обеспечивает быстрое их поступление и усвоение растениями. Частота подачи раствора зависит от величины частиц субстрата, фазы развития растений и времени их выращивания (зимне-весеннее, осенне-зимнее). В период высадки рассады раствор обычно подают дважды в день. По мере роста культур число подач раствора возрастает до 4 - 6 раз. Ежедневно делают химический анализ питательного раствора и проводят коррекцию его состава, раз в месяц раствор полностью заменяют. Из данной группы методов широкое распространение получают технологии выращивания растений на минеральной вате и торфе с периодической подачей питательного раствора капельной системой или другими способами орошения.

Аэропонная культура. Метод аэропонной культуры растений предусматривает подачу питательного раствора к корням в виде тумана (аэрозоля). Аэропоника была разработана в России В. Арциховским еще в 1915 г., но, несмотря на ее преимущества, не получила широкого распространения главным образом из-за проблем, связанных с технологическим оборудованием.

В настоящее время успешно используют на большом числе овощных, цветочных и других культур голландскую гидропонную систему, при которой создаются два слоя питательного раствора – аэрозоль у поверхности и циркулирующий раствор у основания. Аэрозоль обеспечивает непрерывную аэрацию и способствует быстрому корнеобразованию.

При гидропонных технологиях первостепенное значение имеет качество воды, на которой готовят питательные растворы. К наиболее важным показателям относятся общая концентрация растворимых солей; содержание натрия, хлора, бора и других элементов, усвояемых растением в малой степени и при накоплении действующих токсично; содержание бикарбонатов и их соотношение с суммарной концентрацией Са и Mg; жесткость воды. Вода, пригодная для гидропоники, должна содержать не более 30 мг/л натрия, 0,3 – бора, 50 мг/л хлора, количество бикарбонатных ионов не должно превышать суммы ионов Са и Mg.

18. Неблагоприятное действие на растение избыточного высокого уровня питания

Интенсификация сельскохозяйственного производства в ряде случаев связана с применением очень высоких доз минеральных удобрений. Однако не только недостаток элементов минерального питания, но и их избыток и несбалансированность оказывают отрицательное влияние на растительный организм. Необходимо также учитывать опасность загрязнения почвы тяжелыми металлами, входящими в состав естественных примесей удобрений. Среди них обнаруживают значительные количества меди, цинка, хрома, никеля, стронция, урана.

Высокие дозы минеральных удобрений могут вызывать нарушение физиологических функций, снижать устойчивость растений и действовать как засоляющий фактор. Если удобрение вносят в количествах, превышающих потребности растений, то урожайность обычно не повышается, а качество продукции ухудшается.

Сельскохозяйственные культуры несколько различаются по реакции на высокие концентрации солей. Наиболее устойчивыми являются свекла, хлопчатник, люцерна, томат. К малоустойчивым относят лен, гречиху, овес. Повышение содержания солей в почве до 0,5 % отрицательно сказывается на большинстве сельскохозяйственных культур. Высокая концентрация почвенного раствора затрудняет поглощение воды растениями. Это связано с осмотическим эффектом, увеличивающимся с возрастанием концентрации раствора, а также с подавлением клеточного деления и снижением роста корней.

Избыточно высокий уровень минерального питания нарушает условия поступления веществ в растения. Это обусловлено увеличением конкуренции между ионами, изменением проницаемости мембран, подавлением энзиматической активности и нарушением энергетических процессов.

Избыточное азотное питание часто приводит к недостатку образования сахаров в растениях и накоплению нитратов, что ухудшает качество сельскохозяйственной продукции, затрудняет ее хранение и переработку (квашение капусты, силосование кормов). Одностороннее избыточное азотное питание отрицательно влияет на устойчивость растений к различным заболеваниям, например, усиливает фитофтороз картофеля и табака.

Внесение в почву высоких доз минеральных удобрений крайне неблагоприятно сказывается на плодородии почвы.

Рассмотренные негативные свойства применения избыточно высоких доз удобрений не могут служить причиной полного отказа от них, так как это вызовет катастрофическое снижение производства продовольствия. Необходимо совершенствовать технологии производства и использования удобрений, при которых были бы полностью исключены все нежелательные последствия.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Якушкина Н. И. Физиология растений. М.: Просвещение, 1980.— 230 с.

Обмен органических веществ в растении. Вещества вторичного обмена.

1. Витамины
2. Органические кислоты
3. Фенольные соединения
4. Антибиотики
5. Алкалоиды
6. Гликозиды

1. Витамины.

Витамины – группа биологически активных веществ с относительно низкой молекулярной массой называется. Они входят в состав простетических групп двухкомпонентных ферментов. При отсутствии или недостаточном их количестве в пище у человека и животных ослабляются биохимические процессы, нарушается обмен веществ, что приводит к тяжелым заболеваниям, а иногда и гибели организмов. Заболевания, связанные с недостатком или отсутствием витаминов называют *авитаминозами*, при избытке витаминов – *гипервитаминозы*.

Для нормального течения биохимических процессов растительные организмы в основном нуждаются в тех же витаминах, что и животные, но в отличие от них они сами могут синтезировать все необходимые витамины.

Витамины выполняют разнообразные функции и резко различаются по химическому строению. Объединяет эти вещества безусловная необходимость их для нормальной жизнедеятельности организмов. По сравнению с белками, жирами, углеводами, минеральными солями они необходимы в ничтожно малых количествах. Классифицируют витамины обычно на основании их растворимости в воде или жирах.

Жирорастворимые витамины:

- Ретинол (группа А)
- Кальциферол (группа D)
- Токоферол (группа Е)
- Филлохинон (группа К)
- Комплекс ненасыщенных жирных кислот (группа F)

Водорастворимые витамины

- Тиамин (В₁)
- Рибофлавин (В₂)
- Пиридоксин (В₆)
- Цианкобаламин (В₁₂)
- Пангамовая кислота (В₁₅)
- Никотиновая кислота (РР)
- Аскорбиновая кислота (С)
- Цитрин (Р)
- Пантотеновая кислота (пантотен, В₃)
- Инозит
- Биотин (Н)
- Парааминобензойная кислота
- Фолиевая кислота
- S-метилметионин (U)

2. Органические кислоты.

Органические кислоты наряду с углеводами и белками – широко распространенные вещества в растениях. Они являются связующим звеном между углеводным и азотным типами обмена в растениях.

Растения содержат органические кислоты в свободном состоянии или в виде нейтральных солей. В свободном состоянии органические кислоты находятся в плодах, ягодах и листьях некоторых растений (щавель, ревень и др.). В большинстве случаев органические кислоты связаны в виде нейтральных солей, что придает растениям пресный вкус.

Органические кислоты входят в состав разнообразных веществ: хлорофилла, фикобилинов, гемоглобина, ферментов, жиров, аминокислот и т.д. К ним относятся также такие физиологически активные вещества, как ауксины, ряд витаминов, гибберелловая кислота.

Органические кислоты играют большую роль в обмене веществ и энергии в растениях. Они образуются в ходе двух биологических процессов: дыхания – основной функции всего живого и фотосинтеза. В наибольших количествах в растениях чаще накапливаются лимонная и яблочная кислоты. Они представлены главным образом в мясистых плодах. В апельсинах, лимонах, землянике, красной и черной смородине, крыжовнике и в плодах томата преобладает лимонная кислота, а в яблоках, сливах и вишне – яблочная.

Из органических кислот, не участвующих в цикле ди- и трикарбоновых кислот, распространены щавелевая (ее много в листьях шпината), малоновая (обычный кислотный компонент листьев бобовых растений), винная (содержится в небольшом количестве во многих растениях).

В клетках органические кислоты накапливаются преимущественно в вакуолях.

3. Фенольные соединения.

Растения синтезируют большое количество разнообразных фенольных соединений (полифенолов) – от простейших фенолкарбоновых кислот (оксибензойных и оксикоричных) до полимерных веществ (дубильные вещества, лигнины). Фенольные соединения играют важную роль в обмене веществ растения и имеют большое практическое значение.

Водорастворимые фенольные гликозиды, в которых общей основной структурной единицей является C_{15} – скелет флавона, составляют большую группу флавоноидных пигментов. К ним относятся антоцианы, флавоны и флавонолы.

Антоцианы. Из всех растительных пигментов первое место по их распространению после хлорофилла занимают красные, синие и фиолетовые пигменты – антоцианы (anthos – цветок, cyanos – голубой).

Функции:

1. Спектр поглощения антоцианов является дополнительным к спектру поглощения хлорофилла. Они поглощают лучи, которые мало поглощаются хлорофиллом.

2. Являясь активаторами ферментов класса оксидоредуктаз (аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы, пероксидазы), участвуют в процессах биологического окисления, усиливают окислительную активность физиологических процессов и повышают устойчивость растений к неблагоприятным внешним условиям.

Флавоны и флавонолы.

Флавоны (от латинского flavus – желтый), как и антоцианы, встречаются в вакуолях, часто в больших концентрациях, и сосредоточены преимущественно в эпидермальных тканях.

Самым распространенным флавонолом является кверцетин – пигмент, характерный для дуба (Quercus), от которого он и получил название.

Функции:

1. Участвуют в окислительно-восстановительных процессах.

2. Играют роль «дыхательных пигментов», активаторов водорода, которые принимают непосредственное участие в процессе биологического окисления.

3. Поглощают ультрафиолетовые лучи и предохраняют хлорофилл и цитоплазму от разрушения.

Установлено также, что в опавших листьях флавонолы, например рутин, расщепляются грибами и бактериями до простых фенолов и окиси углерода, которые в дальнейшем в почве могут связываться в полимеры – гуминовые кислоты.

Дубильные вещества содержатся во многих растениях. Они образуют с белками нерастворимые соединения. Дубильными веществами могут быть соединения, по своей химической природе являющиеся эфирами ароматических оксикарбоновых кислот (производные галловой и протокатеховой кислот), и вещества, близкие к антоцианам и производным флавонола и флавонола, – катехин ($C_{15}H_{14}O_6$).

В некоторых растениях галловая кислота содержится в свободном состоянии, например в сумхе, листьях чая, дубовой коре, корнях гранатового дерева, листьях винограда.

Физиологическое значение дубильных веществ, возможно, связано с их легкой окисляемостью, поскольку они имеют способность быть «акцепторами» при дыхании и других физиологических процессах. Возможно, что они играют определенную роль в создании поверхностного слоя цитоплазмы и клеточных оболочек и участвуют в образовании древесины.

Каучук способны синтезировать в своих тканях многие растения, но накапливают его только некоторые из них. В тропических странах главным источником натурального каучука является дерево гевея (*Hevea brasiliensis*). Очень близка к каучуку по своему химическому составу *гуттаперча*, которую добывают из тропического дерева *Palaquium gutta*. К растениям-каучуконосам относятся кок-сагыз и тау-сагыз (семейство Астровые). Важнейшими гуттаперченосами флоры нашей страны являются кустарник бересклет (*Evonymus*) и дерево эвкомия (*Eucommia*), которые культивируют в субтропиках.

Каучук и гуттаперча – высокомолекулярные углеводороды, эмпирическая формула которых $(C_5H_8)_n$. Это продукты полимеризации изопрена: каучук содержит 500 – 5000 остатков изопрена, а цепочка гуттаперчи – около 100.

Каучук может накапливаться в разных тканях растений – млечных трубках, клетках основной паренхимы и ассимиляционных тканях листа. Много его в млечном соке (латексе) гевеи и в корнях кок-сагыза. Наряду с каучуком в млечном соке содержатся смолы, белки, сахара, аминокислоты, фосфатиды, крахмал и др. Считают, что каучук и гутта не могут передвигаться по тканям и органам растений, а накапливаются в местах синтеза.

Углеводы и ацетат служат исходными веществами для синтеза каучука. Биосинтез каучука и гутты тесно связан с биосинтезом каротиноидов и терпенов. Эти вещества образуются из того же предшественника изопрена с участием кофермента А.

4. Антибиотики.

Антибиотики – это вещества, которые образуются микроорганизмами и высшими растениями и способны угнетать и даже убивать другие микроорганизмы.

Антибиотики относятся к различным классам химических соединений. Некоторые из них, например пенициллин и стрептомицин, очень эффективны и широко применяются в медицинской практике для лечения инфекционных заболеваний. Указанные антибиотики в определенных концентрациях нетоксичны для организма человека. Антибиотик пенициллин выделен из плесени *Penicillium natanum* и некоторых других плесневых грибов.

Механизм действия антибиотиков на микроорганизмы заключается в том, что они влияют на те или иные ферменты, угнетая или приостанавливая их деятельность. Антибиотики обнаружены во многих лишайниках. Например, выделенный из исландского мха (*Usnea barbata*) антибиотик получил название **усниновой кислоты**. Она угнетает рост туберкулезной микобактерии.

Антимикробные вещества высших растений были открыты советским ученым В. П. Токиным в 1928 г., который назвал их **фитонцидами**. К таким веществам относятся аллицин чеснока, копитин копытника, томатин листьев томата, рафинин семян редиса и др. Выделяют антибиотики листья желтой акации, дуба, ольхи, смородины и др.

Фитонциды, образуемые растениями, – биологически активные вещества. Они убивают бактерии, микроскопические грибы и простейшие организмы или подавляют их рост и развитие. Химическая природа фитонцидов очень разнообразна. В большинстве случаев это не одно вещество, а комплекс органических соединений, гликозидов, дубильных веществ и других так называемых вторичных метаболитов.

Образование фитонцидов – это свойство всех растений, возникшее в процессе эволюции как один из факторов естественного иммунитета растений. Фитонциды могут также участвовать в теплорегуляции и в иных процессах жизнедеятельности растений.

5. Алкалоиды – гетероциклические азотсодержащие вещества щелочного характера. Эти вещества представляют собой продукт жизнедеятельности растительных организмов.

Алкалоиды широко применяют в медицине, ветеринарии, сельском хозяйстве, в некоторых отраслях промышленности. Эти вещества оказывают сильное физиологическое действие на организм и применяются при лечении сердечных, сосудистых, нервных, желудочно-кишечных и других заболеваний человека и животных.

Многие алкалоиды содержатся в пищевых продуктах и используются в качестве тонизирующих и наркотических средств. К ним относятся чай, кофе, какао, табак, махорка и другие продукты. Алкалоиды являются нормальными продуктами обмена у отдельных групп растений и играют роль запасных веществ, некоторые из них могут играть роль растительных гормонов или стимуляторов, вызывающих усиление процессов обмена веществ на тех или иных фазах развития растений.

Представители:

Горденин содержится в прорастающих семенах ячменя.

Эфедрин содержится в растениях семейства эфедровых в количестве, возбуждает дыхание, вызывает сужение сосудов.

Рицинин – алкалоид клещевины, единственный, содержащий CN-группу. Токсичен.

Пиперин – алкалоид черного перца.

Алкалоиды табака – никотин и анабазин.

Алкалоиды группы тропана – атропин, гиосциамин и скополамин. Применяются в медицине как противоспазматические и болеутоляющие средства; атропин в глазной практике используют как средство, расширяющее зрачок.

Кокаин – алкалоид южноамериканского растения кока.

Алкалоиды люпина – лупинин, спартеин, лупанин и некоторые другие.

Производные хинолина – цинхонин, хинамин, хинидин, цинхонидин и др. Препараты хинина широко применяют в медицине как противомаларийное средство и для лечения некоторых сердечных заболеваний.

Опий – это высушенный млечный сок незрелых головок снотворного (опийного) мака. В опиуме найдено свыше 20 различных алкалоидов. В среднеазиатском опиуме в наибольшем количестве содержатся **морфин** (в среднем 10% сухой массы), **наркотин** (5%), **папаверин** (0,8%), **тебаин** (0,4%), **кодеин** (0,3%) и некоторые другие. Наибольшее значение имеют морфин и его метиловый эфир – кодеин.

Колхицин – алкалоид, содержащийся в луковицах безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*). Колхицин вызывает полиплоидию у растений и применяется генетиками и селекционерами для этой цели.

Производные пурина. Среди производных пурина наибольшее значение имеют **кофеин, теобромин** и **теофиллин**.

6. Гликозиды.

Наряду с алкалоидами в растениях содержится еще одна группа веществ, многие из которых обладают токсическим действием на организм человека и животных. Эта группа соединений получила название **гликозиды**. Они представляют собой соединения разнообразной химической природы; общий признак, на основании которого их объединяют в одну группу, - то, что все они производные сахаров, чаще всего моносахаридов.

Неуглеводная часть молекулы гликозида называется **агликоном**. В качестве нее в молекулы гликозидов могут включаться остатки спиртов, ароматических и гидроароматических соединений, стеридов, алкалоидов и т. д. В зависимости от строения углеводной части молекулы гликозиды делят на ряд подгрупп.

Изучение гликозидов имеет важное значение. Многие из них синтезируются в растениях, обладают лекарственными свойствами, и их используют в медицине. Для промышленности большое значение имеют некоторые гликозиды-красители, например гликозид индикан, который служит сырьем для получения индиго. Большое число гликозидов, обладающих токсическим действием на животные организмы, накапливается в семенах, плодах, листьях и других органах растений, которые используются в пищу человеком или на корм скоту. Изучение распространения и накопления этих гликозидов дает возможность предотвратить отравление человека и сельскохозяйственных животных.

Представители:

Глюкованилин – соединение α -глюкозы с остатком ароматического альдегида ванилина.

Цианогенные гликозиды имеются в ряде растений. **Амигдалин** (в семенах многих плодов – яблок, вишен, слив, айвы, черешни, персика (0,2—0,8%), но больше всего его (2-3%) в семенах горького миндаля). **Пруназин** (в черемухе). **Линамарин**. (в семенах льна) **Вицианин** (в семенах некоторых видов вики и фасоли).

Арбутин обладает бактерицидными свойствами, содержится в листьях толокнянки и брусники.

К гликоалкалоидам относятся **соланины** и **чаконины** – ядовитые вещества горького вкуса, находящиеся в кожуре, ростках и ботве картофеля.

Горчичные гликозиды: **кротилгорчичное масло** обнаружено в семенах рапса, **синигрин** содержится в семенах горчицы и корнях хрена.

Нуклеозиды, входят в состав нуклеиновых кислот.

Литература:

1. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
2. Плешков Б.П. Биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1980. – 495 с.

Рост и развитие растений

1. Понятие роста и развития. Фазы роста клеток.
2. Типы роста органов растений.
3. Прораствание семени.
4. Влияние внешних условий на рост.
5. Явление покоя.
6. Тропизмы, виды и их роль в жизни растений.
7. Насии, виды и их роль в жизни растений.
8. Фитогормоны. Общая характеристика.
9. Ауксины и гиббереллины: строение, механизм действия и роль в жизни растений.
10. Цитокинины и брассиностероиды: строение, механизм действия и роль в жизни растений.
11. Этилен и абсцизовая кислота: строение, механизм действия и роль в жизни растений.
12. Фенольные ингибиторы строение, механизм действия и роль в жизни растений.
13. Понятие об онтогенезе
14. Фотопериодизм.
15. Фитохромная система растений.
16. Термопериодизм. Яровизация.

1. Понятие роста и развития. Фазы роста клеток.

Для характеристики жизненного цикла растения пользуются двумя терминами: **рост и развитие**. Жизненный цикл представляет собой сочетание процессов роста и развития.

Рост – это необратимое увеличение линейных размеров, поверхности, объема, массы растительного организма, новообразование структур цитоплазмы (хлоропластов, митохондрий и т. п.), происходящее в клетках. Рост является результатом функциональной деятельностью органов и растительного организма в целом.

Развитие растений – это совокупность качественных физиологических, биохимических и морфологических изменений при новообразовании элементов структуры организма, обуславливающих прохождение растением определенных этапов жизненного цикла – онтогенеза: молодости, половой зрелости, размножения, старения и отмирания.

Рост и развитие отражают наследственные особенности и всю совокупность процессов взаимодействия растительного организма с факторами внешней среды, они связаны между собой, обуславливают друг друга.

Фазы роста клеток.

Каждая клетка высшего растения в процессе развития закономерно проходит отдельные фазы, которые отличаются определенным обменом веществ. Сначала наблюдается **фаза эмбрионального роста**, потом **фаза растяжения**, и наконец, наступает **фаза внутренней дифференциации**.

В **эмбриональной фазе** все клетки заполнены цитоплазмой, вакуолей нет. В растущей верхушке стебля или корня самые молодые клетки находятся в эмбриональной фазе роста и образуют зону, называемую **конусом нарастания**. Конусы нарастания представлены образовательными тканями – меристемами стебля, корня и других органов и частей растения. Характерные особенности эмбриональной фазы роста клеток – увеличение цитоплазмы и ядра. После достижения определенного размера клетка делится на две дочерние клетки, которые, в свою очередь, растут и делятся. Деление клетки начинается с деления ядра, которое осуществляется путем митоза, или кариокинеза.

Клетки эмбриональной зоны постепенно переходят в клетки, находящиеся в **фазе растяжения**.

В фазе растяжения клетки меристемы перестают делиться, увеличиваются в объеме, появляются вакуоли, наполненные клеточным соком. Рост клеток происходит в результате сильного растяжения и накопления значительного количества воды в вакуолях; оболочка при этом не утончается вследствие новообразования целлюлозы. Образующиеся молекулы целлюлозы внедряются в клеточные стенки. Количество цитоплазмы в клетке возрастает в несколько раз.

Превращение эмбриональной клетки в специализированную называют **дифференциацией**. Из меристематических клеток могут образовываться различные клетки постоянных тканей: палисадных, паренхимных, ситовидных трубок, склеренхимных волокон и др.

2. Типы роста органов растений.

Рост высшего многоклеточного растения складывается из процессов деления клеток, их роста, образования новых органов и тканей. У очень молодых растений способны расти все клетки. Позже ростовые процессы локализуются в определенных частях растения, чаще всего в верхушках стеблей и корней – **апикальный (верхушечный) тип роста**. Для стеблей двудольных растений характерен рост в толщину – **латеральный тип роста** – в цилиндрической зоне (камбий с прилегающими к нему молодыми клетками луба и древесины).

У многолетних растений стебли и корни способны к неограниченному росту. Рост листа всегда ограничен: сначала растут все клетки, а затем лишь основание – **базальный тип роста**. Рост разных частей цветка, видоизмененных листьев также ограничен.

Кроме верхушечного типа роста, у некоторых растений, например у злаковых, отмечается **вставочный**, или **интеркалярный**, тип роста их соломины. Зоны роста при этом типе расположены над каждым узлом – местом прикрепления листьев.

3. Прорастание семени.

В семени различают три основные части: 1) покровные ткани, функция которых заключается в защите внутренних частей от механических повреждений, в предотвращении неблагоприятных внешних влияний на зародыш, в регуляции газообмена и водообмена; 2) эмбриональные ткани (зачаточные стебелек, корешки, листочки); 3) вместилище запасных веществ.

У большинства двудольных растений вместилищем запасных веществ служат семядоли, а у однодольных – эндосперм, который образуется из вторичного ядра зародышевого мешка после слияния его со спермием пыльцевой трубки.

Прорастание семян начинается с поглощения воды, набухания, разрастания эмбриональной части и разрыва наружной семенной оболочки. При прорастании под влиянием ферментов происходит разложение сложных органических запасных веществ семени: белков – до аминокислот, полисахаридов – до моносахаридов, жиров – до жирных кислот, оксикислот, альдегидов, которые потребляются зародышем. Эндосперм опустошается, он обычно сморщивается и затем отсыхает, а семядоли, выполняющие функцию первых листьев, выносятся на поверхность, зеленеют и разрастаются. Позже, когда зародыш становится проростком, взрослым растением, функция семядолей как первых листьев отпадает.

Рост зародыша семени заключается в новообразовании, увеличении размеров зачаточных органов – корешков, листочков – в результате деления клеток и разрастания тканей меристемы.

4. Влияние внешних условий на рост

Из внешних факторов особенно воздействует на рост растений **температура**. Каждый вид может расти только при определенных температурных условиях. Нижняя граница (минимальная температура) для большинства растений наших широт немного выше 0°C, для некоторых тропических – около 10°, верхняя граница достигает 30 – 35°, для не-

которых низших растений, живущих в горячих водных источниках, 70 °С. Одно и то же растение с возрастом реагирует на температуру неодинаково. Существуют кардинальные точки температур: минимум, оптимум и максимум.

Температура, оптимальная для ростовых процессов, может быть неблагоприятной для развития организма. Соответственно этому различают такие понятия, как *«физиологический оптимум»* и *«гармонический оптимум»*. Физиологический оптимум – это условия, способствующие наиболее сильному росту, а гармонический оптимум – условия, обеспечивающие гармоническое и пропорциональное развитие структуры и свойств растений, температуры, которые благоприятны и для роста, и для развития растений.

Свет оказывает существенное влияние на рост растений, однако большинство из них хотя и недолго, но может расти в темноте.

Существует довольно распространенное мнение, что свет задерживает и угнетает рост вообще. В действительности он ограничивает лишь фазу растяжения клеток и ускоряет переход их к дифференциации. Известно, что свет является необходимым фактором для биосинтеза растением биополимеров и других органических веществ, составляющих материальную основу, без которых невозможно новообразование структур клетки и увеличение массы растительного организма.

У зеленых, главным образом покрытосемянных, растений уже при небольшом ослаблении освещения междоузлия вытягиваются, становятся слабыми, более нежными и приобретают светло-зеленую окраску. У растений, выросших без света, окраска белая или светло-желтая, стебли очень вытянуты, листья недоразвиты, покровные, механические и проводящие ткани развиты слабо. В темноте у покрытосемянных растений хлорофилл не образуется. На свету этиолированные растения быстро зеленеют.

Повышение *влажности почвы и воздуха* благоприятно влияет на рост растений. Для нормального роста необходима высокая степень насыщенности цитоплазмы водой, поскольку лишь при этом условии в ней могут образовываться конституционные и пластические вещества. При достаточном водоснабжении процессы синтеза преобладают над процессами гидролиза, т. е. создается определенный тип обмена веществ.

Примером этого может быть степень насыщения семян водой.

В воздушно-сухом состоянии семена содержат 10 – 12% влаги. В таком состоянии они могут сохраняться много лет, не проявляя признаков жизни. Но если их увлажнить, семена сразу начнут прорастать (при наличии воздуха и соответствующей температуры). Опыты показали, что для прохождения различных жизненных процессов необходим и различный уровень насыщенности клеток водой. Значительное содержание воды в клетках необходимо в первый период вегетации растений.

5. Явление покоя

Все растения имеют определенную периодичность роста: период усиленной жизнедеятельности сменяется периодом ослабления и даже почти полным прекращением ее – растение впадает в состояние покоя.

Покой – нормальное физиологическое состояние растений, и его следует рассматривать как закрепленное наследственностью биологическое приспособление к перенесению неблагоприятных условий того или иного времени года. Это такое состояние растения, которое характеризуется отсутствием ростовых явлений, крайней степенью угнетенности дыхания и снижением интенсивности превращения веществ.

Различают *вынужденный и глубокий покой*. Посевной материал, находящийся в хранилищах в течение зимы, пребывает в вынужденном покое, так как здесь нет условий для его прорастания. Если же для семян в хранилищах создать благоприятные факторы (влажности и температуры), они быстро прорастут. Глубокий покой можно наблюдать у почек древесных растений вскоре после их закладки. Установлено, что сразу после листопада они не пробуждаются. В таком состоянии находятся и свежесобранные клубни картофеля, луковицы. Сигналом для перехода почек к покою служит короткий световой день.

Сразу после уборки хлебных злаков семена большинства из них неспособны прорасти. Это явление получило название периода покоя, или **послеуборочного дозревания семян**, которое следует рассматривать как биологическое приспособление, препятствующее прорастанию семян и гибели их от осенних заморозков.

Послеуборочное дозревание заключается в перестройке пластических веществ и в подготовке их к состоянию, когда зародыш может питаться ими при прорастании. Такая перестройка обмена веществ в семенах происходит после нагревания их до 15 – 20 °С. Послеуборочное дозревание у зерновых культур имеет большое значение для хлебопечения, поскольку свежесобранное зерно дает плохую муку и недоброкачественный хлеб.

Хотя внутренняя природа состояния покоя точно не установлена, существует много различных способов для его нарушения и прекращения. К таким способам относится **эфиризация**. Куст сирени, корневище ландыша и другие растения помещают в камеру, ставят в нее чашки с серным эфиром и выдерживают 1 – 2 суток. После этого их выращивают в обычных условиях. У обработанных таким способом растений период покоя прерывается. Период покоя можно прервать летучими веществами – табачным дымом, парами синильной кислоты, камфары, ацетона и др.

В практике лесоводства и плодоводства используют прием обработки семян, который называется **стратификацией**. Применяется для прерывания покоя семян древесных и плодовых пород. Чтобы они проросли, нужно обеспечить такие условия, которые способствовали бы прохождению периода покоя, то есть создают среду, идентичную естественной. С этой целью семена древесных или плодовых растений помещают в ящик с влажным песком и выдерживают их при пониженной температуре определенное время. Для ускорения биохимических превращений при прохождении периода покоя с семян снимают оболочки или повреждают их (**скарификация**).

6. Тропизмы, виды и их роль в жизни растений.

Растущие органы растений способны к медленному и своеобразному движению, при котором сами растения занимают определенное положение в пространстве. У растений очень распространены так называемые ростовые движения, т. е. изгибы и перемещения растущих органов. Среди всех известных у растений движений значительное место занимают так называемые тропизмы (от греч. *trapos* – поворот). При тропических реакциях происходит изгиб растущих органов под влиянием какого-либо односторонне действующего раздражителя – света, силы земного притяжения и других, т. е. неравномерный рост их.

Фототропизм – изгибание в направлении источника света молодых проростков, стеблей, ветвей при одностороннем освещении. Различают положительный и отрицательный фототропизм. При положительном происходит изгиб растущих органов в сторону действующего фактора, при отрицательном – в сторону, противоположную источнику света. Положительный фототропизм можно наблюдать у комнатных растений: при недостаточном освещении растения будут изгибаться в направлении источника света, например окна.

Значение фототропизма велико и определяется прежде всего тем, что листья располагаются всегда перпендикулярно к падающим лучам солнца, образуя листовую мозаику (например, у плюща). Фототропическая чувствительность связана не с хлорофиллом, а с желтыми пигментами – каротиноидами и флавоноидами. Тропические изгибы обуславливают также как ауксины (ростовые гормоны), так и ингибиторы, их соотношения и баланс.

Геотропизм – способность органов занимать определенное положение под действием сил гравитации, что обуславливает вертикальное направление осевых органов у растений. Главный корень у них обычно обладает положительным геотропизмом – растет прямо вниз, а главный стебель – отрицательным геотропизмом – растет прямо вверх.

Благодаря способности к геотропическим изгибам корни проростков всегда направляются вниз, а стебли – вверх независимо от того, как легло семя при посеве.

Геотропическое раздражение воспринимается в значительной мере кончиком корня (длиной 1-2 мм от верхушки).

Ростовые движения у растений, вызванные односторонним влиянием химических веществ, – **хемотропизм** – наблюдаются, например, при прорастании пыльцевых трубок в направлении к семенным зачаткам, при врастании гиф паразитических грибов в ткань растения-хозяина под действием сахаров, белковых веществ, аспарагина и различных электролитов, имеющихся в тканях растения.

К тропизмам относится и **гидротропизм**, т. е. движение органов в направлении влаги, воды. Гидротропическая чувствительность растений подобно геотропической также сосредоточена в кончике корня.

7. Настии, виды и их роль в жизни растений.

Вторым типом движений у растений являются **настии**. В отличие от тропизмов при настиях движение у растений не имеет определенной ориентации относительно раздражителя.

Непосредственным стимулом настий служит не одностороннее действие на растущие органы растений тех или иных факторов, а изменение их интенсивности. Например, при переходе от света к темноте, от тепла к холоду закрываются или раскрываются цветки или соцветия. У тюльпана цветки раскрываются при повышении температуры вследствие **эпинастии** (повышение тургора клеток морфологически верхней стороны листочков околоцветника) и закрываются при понижении температуры в результате **гипонастии** (повышение тургора клеток нижней стороны листочков околоцветника). При этом у одних растений цветки раскрываются при повышении температуры и силы света, у других, наоборот, при их снижении. У первых околоцветники раскрыты только днем, другие же открывают их вечером и закрывают утром, например группа ночецветных растений (табак душистый, маттиола, энотера и др.)

Наиболее распространены **никтинастические** движения, которые вызываются изменением продолжительности дня и ночи, температуры и освещения. Многие цветки открываются рано утром и закрываются на ночь. Это наблюдается и у листьев многих растений.

Наблюдаются также сейсмонастические движения растений (**сейсмонастии**) – ответ на толчки, встряхивания. Например, у барбариса тычиночные нити при прикосновении к особым подушечкам возле их основания быстро сгибаются или ударяют пыльник о пестик, способствуя лучшему опылению, у василька наблюдается сокращение тычиночных нитей, когда пчелы прикасаются к подушечкам. Листья мимозы (*Mimosa pudica*), если прикоснуться к их кончику, складываются.

Сейсмонастические движения наблюдаются и у насекомоядных растений.

Известны вьющиеся растения, как травянистые, так и древесные. Они обвиваются вокруг стеблей соседних растений благодаря вращательным движениям верхушки растущего побега, что обусловливается неравномерностью роста внутренней и внешней стороны стебля.

Такие движения растительного организма зависят от **нутаций** – колебательных движений верхушек растущих частей, которые описывают при этом более или менее правильный круг. Такое явление характерно для стеблей вьющихся растений, например хмеля, повилики, тропических лиан, глицинии и др. Точки роста их стеблей совершают более или менее правильное круговое движение, которое можно зафиксировать с помощью кино съемки. Особи, у которых круговая нутация и поляризация ткани под влиянием одностороннего освещения выражены сильнее, лучше выживают, поскольку их проростки могут быстрее пробиться к свету через покровы прошлогодней растительности или небольшие трещины в почве.

Нутации свойственны стеблям, цветоносам, корням, листьям, усикам, столонам и другим органам высших растений.

8. Фитогормоны. Общая характеристика.

Растительные гормоны (фитогормоны) – это соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ растений. Фитогормоны регулируют большинство физиологических процессов, связанных с ростом и развитием растений, а также играют ведущую роль в адаптации растений к условиям среды.

Фитогормонами являются сравнительно низкомолекулярные органические соединения с массой от 28 до 346 у.е. Образуются они в различных тканях и органах и действуют в очень низких концентрациях (10^{-13} – 10^{-5} моль/л). Как правило, фитогормоны синтезируются в одной части растения, а действуют в другой. Их транспорт осуществляется строго определенным образом.

На сегодняшний день выделено и идентифицировано шесть основных групп фитогормонов: **ауксины, гиббереллины, цитокинины, брассины, абсцизины и этилен**. Новую группу веществ – брассины (брасиностероиды) – к фитогормонам отнесли лишь в последние годы. Между фитогормонами существуют многообразные связи, так как их действия полифункциональны. Условно первые четыре группы – ауксины, гиббереллины, цитокинины и брассины относят к веществам стимулирующего действия, тогда как абсцизины и этилен – к ингибиторам роста. Однако у растений нет узкой специализации фитогормонов. Для регуляции различных физиологических морфогенетических процессов используются одни и те же гормоны, но в различных сочетаниях и соотношениях.

Механизм действия фитогормонов

Фитогормоны, обладая полифункциональным действием, регулируют многие биохимические и физиологические процессы растений. Каков предполагаемый механизм этого действия? Перемещаясь в растении, гормоны проникают в клетки тканей-мишеней, отличающиеся повышенной чувствительностью к гормонам. Проникнув в клетки, гормоны связываются с белками-рецепторами, являющимися проводниками гормонального действия в клетке. Взаимодействие гормона и рецептора приводит к биохимическим реакциям, обеспечивающим реализацию физиологического действия данного гормона.

9. Ауксины и гиббереллины: строение, механизм действия и роль в жизни растений.

Ауксины. Ауксины – соединения преимущественно индольной природы (индолил-3-ацетальдегид, индолил-3-ацетонитрил, индолил-3-молочная кислота, метиловый, этиловый эфиры ИУК, триптамин и др.).

Синтезируются ауксины из аминокислоты триптофана, главным образом, в меристематических тканях, в камбии и проводящих пучках, в пыльце и формирующихся семенах. В свою очередь триптофан образуется из шикимовой кислоты, возникающей в процессе дыхания (в гликолизе и пентозофосфатном цикле).

В зависимости от типа растительной ткани и её физиологического состояния содержание ИУК может колебаться от 1-5 до 300-1000 мкг/кг сырой массы (Полевой, 1982).

Синтетические аналоги ауксина – индолилмасляная кислота (ИМК), нафтилуксусная кислота (НУК), 2-нафтоксиуксусная кислота (ГОУК), 2,4-Д, 4Х – также обладают высокой физиологической активностью.

Физиологическая роль:

1. Ауксины активируют все три фазы роста клеток (деление, растяжение и дифференциацию), а также усиливают приток питательных веществ в ткани.

2. Обуславливает явления фото- и геотропизма у растений, а также двигательную реакцию листьев, цветков и усиков. При фототропизме смещение ауксина на теневую или нижнюю сторону стебля усиливает его рост в этом месте, что приводит к изгибанию побега. В геотропизме корня кроме ауксина большую роль играют также ингибиторы, синтезируемые в корневом чехлике растущего корня.

3. Ауксины отвечают за апикальное доминирование, при котором растущая верхушка побега подавляет пробуждение и рост пазушных почек.
4. Ауксин стимулирует корнеобразование и утолщение боковых корней. Образование боковых корней является следствием активизации ауксином деления клеток перикарпа. Ауксин стимулирует образование корней на листовых и стеблевых черенках.
5. Ауксины регулируют цветение, рост и созревание плодов. Они тормозят переход к цветению короткодневных растений и стимулируют цветение длиннодневных. Изменяя содержание ауксина в плодах, можно управлять их созреванием.
6. Ауксины регулируют транспорт и распределение различных веществ в растении.
7. Ауксины задерживают старение тканей и органов.
8. Ауксины регулируют опадание листьев, завязей и плодов. С этой целью ауксины применяют при пересадке древесных и овощных растений, при старении листьев, плохом опылении цветков, при образовании излишнего числа завязей и плодов.

Гиббереллины

В настоящее время известно более 70 различных гиббереллинов. По химической структуре все они являются тетрациклическими карбоновыми кислотами. В связи с возрастом количества открытых гиббереллинов учёные предложили использовать для них шифр ГА. Наиболее распространенный гиббереллин – гибберелловая кислота (ГА₃). Остальные гиббереллины отличаются от неё, в основном, по структуре боковых цепочек. Растения на разных этапах онтогенеза могут иметь различный состав гиббереллинов.

У покрытосеменных растений гиббереллины обнаружены в семенах, побегах, цветках и в листьях. Содержание фитогормона в тканях колеблется в пределах от 0.01 до 1.4 мг/кг зеленой массы. Наибольшее количество содержится в незрелых семенах.

Основное место образования гиббереллинов – листья. Они синтезируются в пластидах (в частности, хлоропластах) и пропластидах. Обнаружено, что синтез происходит также в кончике корня. Образуются гормоны из мевалоновой кислоты, синтезированной из ацетил-КоА. Мевалоновая кислота является предшественником не только гиббереллинов, но и брассинов, а также важнейшего природного ингибитора роста абсцизовой кислоты. Свет усиливает образование гиббереллинов.

Передвигаются гиббереллины по растению пассивно. Транспорт идет с током ассимилятов или воды и солей как вверх по ксилеме, так и вниз по флоэме, а также латерально со скоростью около 5 см/ч.

Физиологическая роль:

1. Гиббереллины стимулируют деление и растяжение клеток апикальных и интеркалярных меристематических зон, а также камбия. Под действием гиббереллинов удлиняются стебель, листья, особенно у злаков, цветки, становятся крупнее; у винограда образуются более крупные гроздья.
2. Гиббереллины играют важную роль в процессах перехода растений к цветению. Необходимый для зацветания длиннодневных растений уровень гиббереллина формируется на длинном дне или в условиях пониженных температур яровизации. Поэтому обработка растений гиббереллином ускоряет цветение длиннодневных растений. На зацветание короткодневных растений гиббереллины не действуют.
3. У некоторых видов растений (тыквенные, конопля) гиббереллины оказывают влияние на формирование мужского пола у цветков.
4. Гиббереллины повышают интенсивность метаболических процессов: усиливают дыхание и фотосинтез, поглощение азота, фосфора и калия. Под их действием возрастает содержание ауксинов.
5. Гиббереллины участвуют в регуляции периода покоя растений. Обработку гиббереллином используют для стимуляции прорастания свежесобранных клубней картофеля при повторной его культуре.

6. Регуляция плодоношения. Обработка гиббереллином способствует формированию крупных бессемянных (партенокарпических) плодов у томата, винограда, перца, цитрусовых, семечковых и косточковых культур. У некоторых видов растений ауксин и гиббереллины примерно одинаково индуцируют партенокарпию. Обработка гиббереллином задерживает старение плодов цитрусовых, восстанавливает их зеленую окраску.

10. Цитокинины и brassinosteroids: строение, механизм действия и роль в жизни растений.

Цитокинины. Содержание цитокининов в ксилемном соке высших растений колеблется от 0,3 до 8 нг/г сырой массы.

Биосинтез цитокининов изучен недостаточно. Полагают, что эти производные 6-аминопурина синтезируются посредством конденсации аденозин-5-монофосфата и изопентинилпирофосфата. Предшественниками цитокининов являются мевалонат и пурин..

Больше всего цитокининов обнаруживается в развивающихся семенах и плодах растений, при чем в плодах более высокое содержание цитокининов отмечается в участках, где происходит активное деление клеток. В других органах растений значительные количества цитокининов обнаруживаются в меристематических зонах корней и камбии. В листьях, стеблях и корнях (кроме меристемы) цитокининов содержится меньше, чем в семенах.

Установлено, что синтезируются цитокинины, главным образом, в апикальных меристемах корней. Оттуда они пассивно в составе пасоки транспортируются акропетально (снизу вверх) по ксилеме в надземные органы растений со скоростью 10-50 см/ч. Цитокинины направляются ко всем частям побега, способным к росту: развивающимся почкам, семенам, плодам, молодым листьям и междоузлиям.

Физиологическая роль:

1. Цитокинины совместно с ауксином вызывают деление и дифференциацию клеток у всех растений.

2. Цитокинины усиливают приток питательных веществ к обогащенным ими тканям. Стимулируют формирование почек и рост побегов, но угнетают рост корней.

3. Цитокинины играют важную роль в формировании женского пола у цветков. Они также вызывают переход к цветению у некоторых растений в условиях неблагоприятного фотопериодического или температурного режима.

4. Цитокинины выводят почки, клубни, семена, ряда растений из состояния глубокого покоя. Они снимают действие ингибиторов с точек роста и стимулируют распускание почек, а также снимают эффект апикального доминирования с боковых почек. Цитокинины повышают энергию и всхожесть семян гороха, кукурузы, люпина, ячменя, если они снизились в результате нарушения режимов или длительных сроков хранения.

5. Цитокинины задерживают старение листьев. Обработка цитокинином отделенных от растения стареющих листьев вызывает как бы их омоложение, вторичное зеленение.

Брассины (brassinosteroids). Исходным веществом для синтеза брассинов является мевалоновая кислота. Брассины обладают широким спектром биологической активности. Они способны влиять на различные физиологические процессы в растениях.

Физиологическая роль:

1. Брассины стимулируют деление и растяжение клеток. При этом эффект их воздействия сохраняется в течение всей жизни растений, проявляясь в увеличении репродуктивных органов и урожая. Это существенно отличает брассины по механизму действия от гиббереллинов и ауксинов.

2. Под действием брассинов усиливается поглощение воды клетками.

3. Брассины играют важную роль в процессах адаптации растений к условиям внешней среды. Под действием БС повышается термоустойчивость белкового синтеза, смягчается воздействие солевого и водного стрессов.

11. Этилен и абсцизовая кислота: строение, механизм действия и роль в жизни растений.

Этилен. Этилен является единственным газообразным регулятором роста растений, который относят к фитогормонам. Для этилена характерен основной признак гормона – в очень низких концентрациях (0,001 – 0,01 мкл/л) регулировать физиологические программы: тормозить и изменять характер роста растений, ускорять созревание плодов и т.д.

Этилен – ненасыщенный углеводород ($H_2C=CH_2$) с молекулярной массой 28,05. Основным предшественником этилена в высших растениях является аминокислота метионин. Ближайший предшественник этилена – 1-аминоциклопропан – 1- карбоновая кислота (АЦК). Наибольшая скорость синтеза этилена наблюдается в стареющих листьях и в созревающих плодах. Концентрация этилена в тканях контролируется скоростью его синтеза.

Предполагают, что транспортной формой этилена является его предшественник – АЦК, перемещающийся по растению с транспирационным током. В дальнейшем, образовавшийся газообразный фитогормон свободно диффундирует по межклетникам в окружающую среду.

Физиологическая роль:

1. Этилен подавляет рост, тормозит деление клеток и удлинение побегов, вызывает задержку митозов, изменяет направление роста клеток. Этилен способствует старению тканей и органов, ускоряет созревание плодов, а также приводит к опаданию листьев и плодов. При локальном повреждении растение образует так называемый «стрессовый этилен», который усиливает отторжение поврежденных тканей.

2. Этилен увеличивает покой семян, клубней.

3. Этилен способствует смещению пола растений в женскую сторону, изменяет соотношение женских и мужских цветков у некоторых сортов огурца, способствует повышению урожайности.

4. Синтез этилена усиливается при экстремальных температурных воздействиях, ухудшении водообеспеченности, облучении, механических повреждениях растений и других.

Абсцизовая кислота (АБК). Содержание АБК в растительных клетках сравнительно невелико: 10^{-9} - 10^{-6} мг/г сырой массы.

АБК может синтезироваться во всех органах растений, но больше всего её образуется в листьях и в корневом чехлике. Существуют два пути её биосинтеза: 1) из мевалоновой кислоты через изопентилпирофосфат и геранилпирофосфат; 2) непосредственно при распаде каротиноидов, в частности, виолуксантина.

АБК в растении перемещается в составе флоэмного и ксилемного сока и по паренхиме. Её транспорт происходит активно с током основных метаболитов, главным образом, по направлению к местам с высокой меристематической активностью, а также в замыкающие клетки устьиц. Со скоростью 2 – 4 см/ч.

Физиологическая роль:

1. Абсцизовая кислота является ингибитором широкого спектра действия и антагонистом фитогормонов – активаторов: ауксинов, гиббереллинов и цитокининов.

2. АБК накапливается в тканях и органах растений при переходе в состояние физиологического покоя (синтез АБК ускоряется на укороченном дне); тормозит прорастание семян, распускание почек. Выход из покоя и возобновление роста связаны с уменьше-

нием содержания ингибитора. Содержание АБК повышается в зимующих органах многолетних бобовых и злаковых трав, озимых зерновых.

3. АБК регулирует процессы старения растений и созревания репродуктивных органов. Повышение её содержания вызывает образование отделительного слоя у стареющих листьев и созревающих плодов.

4. АБК координирует ростовые процессы у растений.

5. АБК, которая синтезируется в корневом чехлике, тормозит рост корня растяжением и участвует в осуществлении фото- и геотропизмов у корней.

6. Регулирует устьичные движения в условиях водного дефицита.

12. Фенольные ингибиторы строение, механизм действия и роль в жизни растений.

Фенольные ингибиторы – вещества фенольной природы: кофейная, хлорогеновая, коричная кислоты и т.д. эти вещества не являются фитогормонами. Они не передвигаются по сосудам и действуют в концентрациях, в 2 – 3 раза больших, чем гормоны. Общим для всех предшественников фенольных соединений является наличие шикимовой кислоты. Дальнейшие её превращения приводят к образованию фенилаланина и тирозина, а затем коричной и паракумариновой кислот, дающих начало всему разнообразию фенольных веществ (около 2000).

Разнообразие этой группы соединений определяет её полифункциональность в растениях.

Фенолы влияют на процессы роста и развития. Активируя оксидазу ауксина либо, наоборот, ингибируя её действие, фенолы, по-видимому, регулируют количество ауксина в клетке. Фенолы имеют общий с ИУК предшественник при биосинтезе. Поэтому синтез фенолов может быть связан с замедлением биосинтеза ауксина и наоборот. Фенольные ингибиторы играют важную роль в покое семян почек, клубней и луковиц. Концентрация фенолов возрастает в них при вхождении в покой и снижается при его завершении. Фенолы участвуют в транспорте электронов при дыхании и фотосинтезе, в биосинтезе лигнина; некоторые из них нарушают окислительное фосфорилирование.

13. Понятие об онтогенезе

Индивидуальное развитие (онтогенез) – прохождение растительным организмом нормального жизненного цикла – от оплодотворения яйцеклетки, последующих вегетативных и генеративных процессов до естественной гибели. Онтогенез представляет собой последовательную смену этапов на протяжении жизненного цикла растения.

Этапы индивидуального развития растений (онтогенеза) и связанные с ними характерные структуры:

1. Эмбриональный:

- на материнском растении – от оплодотворения зиготы до формирования семени;
- период покоя – от отделения семени до начала прорастания.

2. Ювенильный – прорастание зародыша и образование вегетативных органов;

3. Репродуктивный (зрелость) – появление зачатков цветков, формирование репродуктивных органов;

4. Размножение (плодоношение) – однократное или многократное образование плодов;

5. Старение – постепенное отмирание клеток, органов и тканей у однолетних растений, постепенное опадение листьев у многолетних и переход в состояние вынужденного или полного покоя.

На каждом этапе новообразованию элементов структуры организма предшествуют соответствующие физиологические и биохимические процессы и преобразования.

Таким образом, последовательно совершающиеся физиологические, биохимические и морфологические изменения в растениях представляют один общий процесс его

роста и развития. Прохождение всех этапов онтогенеза сопровождается взаимодействием между клетками, тканями, органами. В этом взаимодействии заложено общебиологическое, свойство – целостность растущего растительного организма.

По характеру своего развития растения делятся на однолетние, двулетние и многолетние, обладающие различными типами онтогенеза. Растения, цветущие и плодоносящие один раз в жизни, называются монокарпическими. К ним относятся однолетние растения, а также некоторые многолетники, например бамбук, который растет в течение 20 – 30 лет, потом зацветает и после плодоношения засыхает.

Растения, которые цветут и плодоносят много раз, называются поликарпическими. К ним относятся многолетние плодовые, разнообразные комнатные растения – герань, примула, бегония и др. Характерная особенность поликарпических растений заключается в том, что после плодоношения они не погибают.

Различие между моно- и поликарпическими растениями в определенной мере условно. Если изменять условия культивирования, то многие монокарпические растения становятся поликарпическими. Пшеница и рожь – однолетние растения, но среди них имеются и многолетние формы.

14. Фотопериодизм.

Фотопериодизм – это реакция растений на соотношение продолжительности дня и ночи (фотопериоды), вызывающая изменения процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Одним из основных проявлений фотопериодизма является реакция зацветания растений и формирование репродуктивных органов.

По реакции на продолжительность дня растения делят на три основные группы: *длинного дня*, *короткого дня* и *нейтрального дня*.

Растения *длинного дня* цветут и плодоносят при продолжительности дня **не менее 12 ч**. К ним относятся озимые и яровые злаки первой группы (пшеница, рожь, ячмень, овес), все культуры семейства Капустные (капуста, редька, горчица и др.), все Макоцветные, Колокольчиковые, Бобовые (горох, фасоль), многие сорта подсолнечника, картофель, сахарная свекла, лен и др. В группу *короткого дня* входят растения, цветение которых ускоряется при сокращении дневного освещения (**менее 12 ч**). Это злаки второй группы (кукуруза, могоар, просо, суданка и др.), все Тыквенные, значительное количество Бобовых, хлопчатник, хмель, из овощных – батат, перец красный, из цветочных – астра и др.

К растениям *нейтрального дня* относятся растения, не обладающие фотопериодической чувствительностью и зацветающие почти одновременно при любой длительности дня (конские бобы, гречиха).

Кроме того, различают растения:

- промежуточные (стенофотопериодические), зацветающие при средней продолжительности дня (тропическое растение *Micania scandens*);
- растения короткодлиннодневные, быстро зацветающие при воздействии на них сначала коротким, а затем длинным днем (например, скабиоза);
- растения длиннокороткодневные, которые быстро зацветают после пребывания их вначале в условиях длинного, а потом короткого дня (например, *Cestrum nocturnum*).

Среди растений, произрастающих в умеренных широтах, преобладают растения длинного дня. К растениям короткого дня относятся выходцы с юга. Таким образом, существует прямая связь между географическим происхождением растений и продолжительностью дня в течение вегетационного периода.

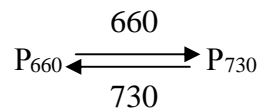
Для перехода к цветению растению необходим период *световой индукции (фотопериод)* – это период 10-15 суток, с определенной длиной дня и ночи. Реакция на длину дня и переход к цветению воспринимается *фитохромной системой*.

15. Фитохромная система растений.

Разнообразные и даже не связанные между собой фотобиологические реакции растений, такие, как всхожесть семян, образование антоцианов в проростках, фотопериодизм, рост растений, регулируются одной и той же пигментной системой, получившей название **фитохромной**.

Особенность фитохромной системы заключается в том, что эффект, вызванный действием красных (К) или синих (С) лучей на семена и растения, как правило, аннулируется при последующем их облучении светом дальней красной области (КДК- и СДК-эффект). Этот светочувствительный пигмент был открыт в 1952 г. американскими физиологами Г. Бортвиком и С. Гендриксом. В дальнейшем из растений был выделен пигмент, обладающий фотообратимостью и названный **фитохромом** (Р или Ф).

Фитохром обладает свойством обратимо переходить из одной формы в другую под действием света соответствующей длины волны:



У растений, выращенных в темноте, он находится в более стабильной форме, имеющей максимум поглощения при 660 нм. При освещении растений К-светом он активируется и превращается в другую форму, поглощающую свет в дальней красной области спектра (максимум поглощения 730 нм). Под воздействием света дальней красной области P_{730} мгновенно превращается в P_{660} . В темноте при физиологических температурах в присутствии кислорода этот переход обычно осуществляется за 3 – 4 ч. Установлено также, что качественно различающиеся лучи света вызывают различные эффекты. Красный свет необходим для развития всех растений. Он задерживает цветение некоторых из них, способствует прорастанию семян, предупреждает вытягивание стебля. Под действием красного света в тканях растений иногда появляется красная окраска. Противоположное действие вызывает более длинноволновый красный свет.

Считают, что взаимопревращения молекулы фитохрома обусловлены цистрансизомеризацией хромофора фитохрома и конформационными перестройками белка. Эти свойства фитохрома лежат в основе фотопериодизма растений.

Структура пигмента фитохрома близка к фикобилинам (молекулярная масса 90 000 – 150 000). При действии на фитохром светом с длиной волны 660 нм он обесцвечивается, а с длиной волны 735 нм приобретает синий цвет. Опытами доказано, что с помощью такой фотохимической реакции можно превратить штамбовую форму фасоли во вьющуюся, у которой междоузлия увеличиваются в 4 раза. Для этого на 7 – 9-дневные проростки фасоли воздействуют в конце дня в течение 4 дней по 4 мин инфракрасными лучами.

Широкий круг физиологических процессов, контролируемых фитохромом, и присутствие его в клетках представителей самых разнообразных видов фотосинтезирующих организмов указывают на то, что фитохром является древней и универсальной регуляторной системой растений. Механизм его действия изучен недостаточно. Согласно одной из гипотез, он связан с изменением проницаемости биологических мембран. Фитохром влияет на конформационные изменения плазмалеммы, при которых обнаруживаются места взаимодействия с фитогормонами.

16. Термопериодизм. Яровизация.

Кроме фотопериодизма, у растений наблюдается **термопериодизм**. Так, исследование оптимальных условий роста томата показало, что ночные температуры должны быть ниже дневных. Болезни томата, появляющиеся вследствие непрерывного освещения (хлороз, задержка роста), можно предупредить, если чередовать свет и темноту с 24-часовым циклом или изменять температуру с тем же циклом.

Установлено, что для тропических растений разница между дневными и ночными температурами должна быть 3- 6°C, для растений умеренного пояса 5-7° и для растений пустынь 10 °С и более. Изучение периода перехода растений к цветению показало, что у растений с явной фотопериодической реакцией четко проявляются изменения реакции на колебание температуры.

Высокая и низкая температуры действуют на образование репродуктивных органов противоположно. Реакция на изменение температурного режима у растений длинного дня совпадает с фазой максимальной чувствительности к красному свету, а у растений короткого дня – с максимальной чувствительностью к темноте (Б. Швеммле). Следовательно, чередование высоких и низких температур служит регулятором внутренних часов, как и темнота.

В регуляции развития растений важную роль играют температуры ниже оптимальных для процессов роста. Стимуляцию цветения при действии пониженных температур называют **яровизацией**. С помощью яровизации и фотопериодизма растение координирует свой жизненный цикл с сезонными изменениями погоды.

Яровизация – это реакция растения на воздействие в определенный период его жизни низких положительных температур (2 – 10 °С). Проявляется она в ускорении наступления периода плодоношения. Яровизация может проходить даже в стадии проросших семян при 0 – 4 °С в течение 30-60 дней.

В этот период наблюдается:

- ослабление синтетической активности ферментов (синтезирующих сахарозу) и соответствующее увеличение их гидролитической активности изменении активности отдельных дыхательных ферментов (цитохромоксидазы, аскорбиноксидазы).

- накопление запаса веществ, необходимых для перехода к цветению.

По отношению к яровизации выделяют три группы растений: озимые, двуручки, яровые.

Озимые растения переходят к репродукции при воздействии в течение определенного времени пониженными температурами. Это рожь, пшеница, ячмень, клевер, овсяница луговая, ежа сборная и др. Яровизация у озимых культур обеспечивает успешную перезимовку растений.

Двуручки ускоряют развитие при воздействии пониженными температурами, однако яровизация не является обязательной. Такие растения дают урожай зерна как при осеннем, так и при весеннем посеве.

Яровые растения не требуют для перехода к цветению яровизации. В северных широтах яровые урожайны только при весеннем посеве и погибают при осеннем, не выдерживая условий перезимовки.

Разяровизация – явление, когда в период яровизации растение попадает в условия высоких положительных температур.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Думачева Е.В., Манохина Л.А. – Физиологические основы применения фитогормонов и физиологически активных веществ. Учебное пособие для самостоятельной работы студентов. Белгород, 2004. Изд-во БелГСХА, 103 с.
3. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.

Приспособление и устойчивость растений

1. Холодостойкость.
2. Морозоустойчивость.
3. Зимостойкость растений.
4. Жароустойчивость.
5. Засухоустойчивость.
6. Солеустойчивость
7. Газоустойчивость.

1. Холодостойкость.

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозоустойчивость.

Холодостойкость – это способность растений переносить положительные температуры выше 0 °С. Холодостойкость свойственна растениям умеренной полосы (ячмень, овес, лен, вика и др.). Степень холодостойкости разных растений неодинакова. Многие растения южных широт повреждаются холодом. При температуре 3 °С повреждаются огурец, хлопчатник, фасоль, кукуруза, баклажан.

Для характеристики холодостойкости растений используют понятие температурный минимум, при котором рост растений прекращается. Для большинства растений его величина составляет 4 °С.

Разные органы растений также различаются по устойчивости к холоду: цветки более чувствительны, чем плоды и листья, а листья и корни чувствительные стеблей. Наиболее холодостойкими являются растения раннего срока посева.

Повреждение растений холодом сопровождается потерей ими тургора и изменения окраски (из-за разрушения хлорофилла), что является следствием нарушения транспорта воды к транспирирующим листьям. Наблюдаются значительные нарушения физиологических функций, усиление распада белков, изменение структуры митохондрий и пластид, которое ведет к снижению дыхания и фотосинтеза. Процессы распада преобладают над процессами синтеза, происходят нарушения проницаемости цитоплазмы (повышение ее вязкости), нарушается поступление и транспорт веществ в растение, отток ассимилянтов, токсичных веществ из клеток. В таких условиях растение более подвержено действию болезней и вредителей.

Холодостойкость растений определяется способностью растений сохранять нормальную структуру цитоплазмы, изменять обмен веществ в период охлаждения и последующего повышения температуры на достаточно высоком уровне.

Холодостойкость некоторых теплолюбивых растений можно повысить закаливанием прорастающих семян и рассады, которое стимулирует защитно-приспособительную перестройку метаболизма растений.

Наклюнувшиеся семена или рассаду теплолюбивых растений (огурец, томат, дыня) в течение нескольких суток (до месяца) выдерживают при чередующихся (через 12 часов) переменных температурах от 0 до 5 °С и при 15-12 °С. Холодостойкость ряда растений повышается при замачивании семян в 0,25 % растворах микроэлементов.

Заморозки – кратковременное или длительное снижение температуры до небольших отрицательных величин.

Наиболее устойчивы к заморозкам растения раннего срока посева (яровые хлеба, зернобобовые), способные выдерживать в ранние фазы онтогенеза кратковременные заморозки до -7...-10 °С. Корнеплоды, масличные культуры, лен переносят до -5...-8 °С, соя, картофель, сорго, кукуруза – до -2...-3, бахчевые культуры – до -0,5...-1,5 °С.

Особенно опасны заморозки в фазе цветения – начала плодоношения.

Для снижения повреждения растений заморозками необходимо проводить посев их в оптимальные сроки, использовать рассаду овощных и цветочных культур. Защищают от

заморозков дымовые завесы и укрытие растений пленкой, дождевание растений перед заморозками или весенний полив.

2. Морозоустойчивость.

Морозоустойчивость – способность растений переносить температуру ниже 0 °С, низкие отрицательные температуры. Воздействию морозов подвергаются однолетние, двулетние и многолетние растения. У однолетних растений зимуют семена или раскустившиеся растения, у двулетних и многолетних – клубни, корнеплоды, луковицы, корневища, взрослые растения.

Способность растений переносить отрицательные температуры определяется наследственной основой данного вида растений, однако морозоустойчивость одного и того же растения зависит от условий, предшествующих наступлению морозов, влияющих на характер льдообразования.

Постепенное снижение температуры приводит к образованию льда в межклетниках и первоначально не вызывают гибели клеток. В дальнейшем, лед в межклетниках и клеточных стенках оттягивает воду из клеток, клеточный сок становится концентрированным, изменяется рН среды. Лед иссушает клетки, изменяя их осмотические свойства, цитоплазма подвергается сжатию кристаллами льда.

Образование льда в протопласте клетки происходит при быстром понижении температуры. При этом происходит коагуляция белков протоплазмы, кристаллами льда повреждаются клеточные структуры, клетки погибают.

Таким образом, основные причины гибели клеток растений при отрицательных температурах – это чрезмерное обезвоживание и механическое давление, сжатие клеток кристаллами льда.

Морозоустойчивые растения обладают приспособлениями, уменьшающими обезвоживание клеток. При понижении температуры у них отмечается повышение сахаров, снижение оводненности клеток, увеличение количества липидов и защитных белков. Сахара защищают белковые соединения от коагуляции, образуют гидрофильные связи с белками цитоплазмы, повышают осмотическое давление и снижают температуру замерзания цитозоля, при этом увеличивается содержание связанной воды, а свободной уменьшается. Сахара увеличивают водоудерживающую способность коллоидов протоплазмы клеток.

Морозоустойчивость – не постоянное свойство растений. Оно зависит от физиологического состояния растений и формируется в процессе онтогенеза под влиянием определенных условий среды и связано с резким снижением темпов роста, переходом растения в состояние покоя.

Повышение морозоустойчивости тесно связано с *закаливанием* - постепенной подготовкой растений к воздействию низких зимних температур. Это обратимая физиологическая устойчивость к неблагоприятным воздействиям среды.

Процесс закаливания требует определенного комплекса внешних условий и проходит в две фазы, которым предшествует замедление роста и переход в состояние покоя.

Первая фаза закаливания проходит на свету и при низких положительных температурах в ночное время (днем около 10 °С, ночью около 2 °С) и умеренной влажности почвы. Озимые проходят эту фазу за 6-9 дней, древесные – за 30 дней. Свет необходим для фотосинтеза (образуются сахара) и поддержания ультраструктур клетки, а понижение температуры в ночное время значительно снижает их расход на дыхание и процессы роста. Происходит замедление и почти полная остановка ростовых процессов. Количество сахаров возрастает до 70 % на сухую массу растения.

Вторая фаза закаливания не требует света и начинается сразу же после первой фазы при температуре немного ниже 0 °С. Для травянистых растений она может протекать под снегом. Длится около двух недель при постепенном снижении температуры до -10..-20 °С и ниже. При таких условиях начинают работать механизмы, предохраняющие растения от обезвоживания. Накопленные сахара изменяют устойчивость белков цитоплазмы

к низким температурам, возрастает количество коллоидно-связанной воды. происходит перестройка белков цитоплазмы, накапливаются низкомолекулярные водорастворимые белки, устойчивые к обезвоживанию, синтезируются специфические белки.

3. Зимостойкость растений.

Зимостойкость – это устойчивость растений к комплексу неблагоприятных факторов перезимовки.

Выпревание. Гибель растений от выпревания наблюдается в теплые зимы с большим снежным покровом, который лежит 2-3 мес., особенно если снег выпадает на мокрую и талую почву. У растений под снегом, при температуре около 0 °С, в темное процесс дыхания идет достаточно интенсивно, а фотосинтез исключен. Идет постепенный расход сахаров, запасных питательных веществ и растение погибает от истощения и весенних заморозков, а также легко повреждаются снежной плесенью весной.

Устойчивость сортов озимых обуславливается накоплением достаточного запаса растворимых углеводов и меньшей интенсивностью дыхания при пониженных температурах.

Вымокание. Проявляется преимущественно весной в пониженных местах в период таяния снега, реже во время длительных оттепелей, когда на поверхности почвы накапливается талая вода, которая не впитывается в замерзшую почву и может затопить растения. Причиной гибели растений служит резкий недостаток кислорода (гипоксия). Усиливается анаэробное дыхание и растения погибают от истощения и прямого отравления продуктами брожения.

У более устойчивых к гипоксии сортов ткани корневой системы имеют более развитые межклетники и воздушные полости.

Ледяная корка. Образуется на полях в районах, где частые оттепели сменяются сильными морозами. При этом образуются притертые или висячие ледяные корки. При образовании сплошной ледяной корки растения полностью вмерзают в лед и растения, ослабленные вымоканием, подвергаются сильному механическому давлению. Растения также гибнут из-за гипоксии.

Выпирание. Повреждение и гибель растений от выпирания определяются разрывами корневой системы. Выпирание наблюдается, если осенью морозы наступают при отсутствии снежного покрова или если в поверхностном слое почвы мало воды (осенняя засуха), а также при оттепелях, если снеговая вода успеет впитаться в почву. При этом замерзание воды начинается не с поверхности почвы, а на некоторой глубине, где прослойка льда постепенно утолщается и поднимает верхние слои почвы вместе с растениями, что приводит к обрыву корней растений.

Устойчивость растений к выпиранию определяется способностью корней к растяжению.

Зимняя засуха. В условиях бесснежной или малоснежной зимы озимые растения, плодовые деревья и кустарники подвергаются опасности иссушения постоянными и сильными ветрами. Это истощает растения.

4. Жароустойчивость

Жароустойчивость – способность растений переносить действие высоких температур, перегрев. Это генетически обусловленный признак.

Жаростойкие – термофильные синезеленые водоросли и бактерии горячих минеральных источников, способные переносить температуры до 75-100 °С.

Жаровыносливые – растения пустынь и сухих мест обитания (суккуленты, некоторые кактусы, сем Толстянковые), выдерживающие нагревание солнечными лучами до 50-65 °С. Жароустойчивость определяется повышенной вязкостью цитоплазмы и содержанием связанной воды в клетках, пониженным обменом веществ.

Нежаростойкие – мезофитные и водные растения. Мезофиты переносят кратковременное действие температур 40-47 °С. Из сельскохозяйственных наиболее жаровыносливы теплолюбивые растения южных широт (сорго, рис, хлопчатник, клеверина). Они переносят высокую температуру воздуха и избегают перегрева благодаря интенсивной транспирации, снижающей температуру листьев, также отличаются повышенной вязкостью цитоплазмы и усиленным синтезом жаростойких белков-ферментов.

5. Засухоустойчивость

Засуха – это длительный бездождливый период, сопровождаемый снижением относительной влажности воздуха, влажности почвы и повышением температуры, когда не обеспечиваются нормальные потребности растений в воде. *Почвенная засуха* вызывается длительным отсутствием дождей в сочетании с высокой температурой воздуха, повышенным испарением с поверхности почвы. Она приводит к иссушению корнеобитаемого слоя почвы, снижению запаса доступной влаги при пониженной влажности воздуха. *Атмосферная засуха* характеризуется высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха, что приводит к появлению суховея и пыльных бурь (мглы). Она резко усиливает испарение воды с почвы и транспирацию, способствует нарушению водного обмена растений. Продолжительная атмосферная засуха приводит к почвенной засухе, наиболее опасной для растений.

Засухоустойчивость – способность растений переносить длительные засушливые периоды, значительный водный дефицит, обезвоживание клеток, тканей и органов. Ущерб урожаю зависит от продолжительности засухи и ее напряженности.

Засухоустойчивость обусловлена генетически определенной приспособленностью растений к условиям места обитания, и адаптацией к недостатку воды. Это комплексный признак, связанный с рядом физиологических особенностей. У засухоустойчивых растений при обезвоживании сохраняются синтетические процессы, не повреждаются или меньше повреждаются мембраны клеток, сохраняются свойства цитоплазмы, выражен ксероморфизм. Биохимические механизмы защиты обеспечивают накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих значительное количество воды, повышение концентрации пролина, увеличение количества моносахаридов.

Устойчивость к засухе у мезофитов выражается в их способности регулировать интенсивность транспирации за счет работы устьичного аппарата, сбрасывания листьев. Для них характерна развитая корневая система, достаточно высокое корневое давление, значительная водоудерживающая способность тканей.

Засухоустойчивость культурных растений повышают калийные и фосфорные удобрения, а азотные в больших дозах – снижают. Способствуют повышению микроэлементы (цинк, медь и др.).

6. Солеустойчивость растений

В основе устойчивости растений к солям лежат физиологические механизмы, которые можно разделить на две группы (Б.П. Строганов).

К первой группе относятся механизмы, запускающие реакции обмена веществ, которые нейтрализуют неблагоприятное действие солей. Примером может служить окислительное разрушение токсичных соединений серы и ее производных, а также накопление веществ, регулирующих осмотические свойства клеток и оказывающих защитное влияние, например аминокислоты пролина (Н.И. Шемякова). Важное значение в процессе приспособления к засолению имеет накопление веществ, относящихся к полиаминам (путресцин, спермидин и др.). В определенных концентрациях эти вещества оказывают защитное действие. Это связано, по-видимому, с тем, что они стабилизируют структуру нуклеиновых кислот и повышают устойчивость растений.

Ко второй группе относятся механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку. Этот тип приспособлений связан с защитными функциями мембран (Б.П. Строганов).

По отношению к солям все растения делят на **гликофиты**, или растения пресных местообитаний, не обладающие способностью к произрастанию на засоленных почвах, и **галофиты** – растения засоленных местообитаний, обладающие способностью к приспособлению в процессе онтогенеза к высокой концентрации солей (П.А. Генкель).

По признакам, позволяющим выносить засоление, выделяют четыре группы галофитов:

- **эвгалофиты (настоящие галофиты)**. Это растения с мясистыми стеблями и листьями, накапливающие в клетках большое количество солей. Концентрирование солей происходит в вакуолях. Галофиты этого типа растут на наиболее засоленных почвах (солерос, сведа). Исследования, проведенные Б.А. Келлером, показали, что галофиты этой группы настолько приспособлены к произрастанию на засоленных почвах, что при нормальном содержании солей добавление хлористого натрия оказывает благоприятное влияние на их рост. Клетки растений этой группы характеризуются высокой концентрацией солей (более отрицательным водным потенциалом), благодаря чему они могут добывать воду из засоленной почвы. Некоторые солянки накапливают до 7% солей от массы клеточного сока. Одновременно цитоплазма этих растений обладает большой гидрофильностью, высоким содержанием белка, высокоустойчива к накоплению солей.

- **криптогалофиты (солевывделяющие)**. Они отличаются тем, что соли поглощаются корнями, но не накапливаются в клеточном соке. Поглощенные соли выделяются через специальные секретирующие клетки, имеющиеся на всех надземных органах, благодаря чему листья этих растений обычно покрыты сплошным слоем солей. Путем опадения листьев часть солей удаляется. Растения данной группы характеризуются значительной интенсивностью фотосинтеза, что создает у них высокую концентрацию клеточного сока. Эта особенность позволяет им поглощать воду из засоленных почв. Вместе с тем цитоплазма их неустойчива и легко повреждается солями. К таким растениям относятся произрастающие на среднесоленых почвах тамариск, кермек, лох и др.

- **гликогалофиты (соленепроницаемые)**.

Они характеризуются тем, что цитоплазма клеток корня малопроницаема для солей, поэтому они не поступают в растение. Высокая осмотическая концентрация в клетках растений этой группы создается за счет большой интенсивности фотосинтеза и накопления растворимых углеводов. К этой группе относятся такие растения как полынь и лебеда. Все приспособительные особенности галофитов заложены в их наследственной основе. Из культурных растений солеустойчивыми растениями являются хлопчатник, сахарная свекла, ячмень, люцерна.

- **солелокализирующие галофиты**.

Соль проникают через цитоплазму клеток корней этих растений, доходят до листьев и локализуются здесь в особых пузырьковидных волосках, сплошным слоем покрывающих нижние и верхние стороны листьев. К таким растениям относится лебеда татарская.

Солеустойчивость растений можно повысить, применив прием закаливания (П.А. Генкель). Для этого набухшие семена различных растений выдерживают в течение часа в 3%-ном растворе хлористого натрия, после чего промывают водой и высевают. Растения, выросшие из таких семян, характеризуются более низкой интенсивностью обмена, но являются более устойчивыми к засолению. Из агротехнических методов важнейшим является мелиорация засоленных почв. Перспективным считается использование фитомелиорантов. Показано, что некоторые виды растений способны поглощать NaCl из засоленных почв и тем самым эффективно улучшать их режим. Так, возделывание амаранта в течение 2-3 лет на засоленных в результате поливного земледелия почв приводит к их рекультивации, и они становятся пригодными для возделывания пшеницы.

7. Газоустойчивость

Газоустойчивость растений – способность растений расти и размножаться без существ, изменений в условиях повышенной концентрации вредоносных газов (SO_2 , NH_3 , H_2S , CO , окислы азота).

Газоустойчивость обеспечивается главным образом способностью тканей ограничивать проникновение ядовитых веществ внутрь растительного организма и осуществлять их внутриклеточное обезвреживание. У более газоустойчивых растений, как правило, покровные ткани имеют кутикулу, воск, опушение, пробку, обычно плотное сложение внутренних тканей, пониженный газообмен и т. д. У всех растений имеются критические периоды низкой газоустойчивости, когда у них слабо развиты покровы, повышается газочувствительность растущих побегов, теряется способность к повторному облиствению. Виды растений обладают избирательной чувствительностью к различным газам. Так, липа сердцевидная устойчива к аммиаку и неустойчива к хлору, оксидам серы и азота, к которым устойчив ильм гладкий; жимолость татарская устойчива к оксидам серы и азота и неустойчива к хлору и аммиаку. Повышенной газоустойчивостью отличаются некоторые виды тополя (канадский, чёрный и бальзамический), ель колючая, лох серебристый, роза морщинистая, дёрен белый. Значительная индивидуальная изменчивость древесных растений позволяет вести селекцию с использованием гибридизации и отбора на повышение газоустойчивости, например, ели европейской, сосны обыкновенной, берёзы повислой, лиственницы европейской и японской. Чем благоприятнее условия роста и выше плодородие почвы, тем выше газоустойчивость и тем эффективнее оздоравливающее действие древесных растений на окружающую среду. Газообразные ядовитые вещества адсорбируются на поверхности крон и стволов, интенсивно поглощаются листьями и частично вымываются дождями. 1 кг листьев тополя бальзамического за лето может накопить и химически связать до 20 г SO_2 , липы сердцевидной, ясеня зелёного, жимолости татарской – до 10-12 г. На площади 1 га молодняка сосны обыкновенной хвоей задерживается до 26 кг, а хвоей лиственницы сибирской – до 72 кг SO_2 . Благодаря этому лесные массивы сокращают дальность распространения газовых потоков примерно в два раза по сравнению с открытым пространством.

Лес служит тем уникальным “насосом“, который перерабатывает и перекачивает “огрехи“ человеческой деятельности. Известно, что в солнечный день, например, 1 га леса поглощает 220-280 кг диоксида углерода и выделяет 180-220 кислорода, а все леса планеты за год “пропускают“ через себя более 550 млрд. т диоксида углерода и возвращают человеку около 400 млрд. т кислорода. Кроме того, леса поглощают большое количество пыли (1 га леса за год - от 32 до 63 кг пыли в зависимости от своего состава), выделяют очень ценные для человека вещества - фитонциды, способные убивать болезнетворные микробы (1 га леса в сутки даёт 2-4 кг фитонцидов, а 30 кг их достаточно для уничтожения вредных микроорганизмов в большом городе).

Известны чувствительные растения - индикаторы, не выносящие даже очень слабого загрязнения воздуха. Под влиянием очень слабых концентраций сернистого газа мхи и лишайники первыми исчезают из состава фитоценозов. К действию фтора очень чувствительны гладиолусы.

Кислые газы, нарушая рост и развитие растений (неоднократная смена листьев, вторичный рост побегов, а иногда и вторичное цветение), могут снижать устойчивость их к другим неблагоприятным факторам; засухе, заморозкам, засолению почв.

Активации повреждаемости растений газами способствует повышенная температура, влажность воздуха и солнечная радиация, т.е. факторы повышающих газообмен и поглощение токсичных газов. При пониженной освещённости и ночью повреждаемость растений уменьшается. Прекращение газообмена зимой у хвойных пород также предохраняет их от повреждений.

Исследования показали, что зеленые растения более чувствительны к различным газам, чем животные и человек. Допустимая максимально- разовая концентрация SO_2 для

растений оказалось равной 0,02 мг/м³ (для животных и человека 0,05 мг/м³). Большая чувствительность растений связана с большей скоростью проникновения газа и автотрофным характером их метаболизма.

Концентрации вредных примесей по-разному оказывают влияние, как на культурные, так и на дикорастущие виды растений. Растения имеют различную чувствительность к примесям как от их концентрации так от продолжительности их воздействия.

Уменьшение загрязнения среды следует добиваться преимущественно технологическими способами. Однако даже самые совершенные очистные сооружения не в состоянии избавить нас от выбросов вредных веществ. Среди вспомогательных способов регуляции чистоты воздуха большое значение, несомненно, имеет биологический способ (поглощение и переработка вредных веществ и газов растениями), так как автотрофный характер метаболизма позволяет им ежедневно перерабатывать огромные массы воздуха.

Таким образом, для улучшения экологического состояния необходимо сохранить, а в лучшем случае увеличить площади зеленых насаждений, причем приоритет необходимо давать древесным насаждениям, выделяющим большое количество фитонцидов (сосна, ель, арча). Косвенно об экологическом состоянии можно судить по наличию мхов и лишайников, чутко реагирующих на увеличение SO₂ в атмосфере. Для уменьшения воздействия загрязнения атмосферы на растения необходимо вносить в почву такие удобрения, как азотные, калийные и кальциевые. В настоящее время угроза со стороны SO₂ на растения нет, если исключить возможные залповые выбросы, которые могут быть в результате аварий или сжигания угля с большим содержанием серы.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.

Физиология формирования семян, плодов и других продуктивных частей растений

1. Типы размножения растений. Физиология цветения, опыления и оплодотворения.
2. Формирование семян как эмбриональный период онтогенеза растений.
3. Накопление и превращение веществ при формировании семян.
4. Превращение веществ при созревании сочных плодов.
5. Влияние внутренних и внешних факторов на качество семян.

1. Типы размножения растений. Физиология цветения, опыления и оплодотворения.

Важнейшей функцией живых организмов является их способность размножаться. **Размножение растений** – это физиологический процесс воспроизведения себе подобных организмов, обеспечивающий непрерывность существования вида и расселения его представителей в окружающей среде. Для растений характерны два типа размножения: бесполое и половое. **Бесполое размножение** спорами характерно для низших растений и папоротникообразных. Простое деление наблюдается у одноклеточных организмов, при этом ему предшествует репликация ДНК. К бесполому относится также и *вегетативное размножение*, заключающееся в воспроизведении потомства из вегетативных частей многоклеточных растений: отдельных клеток, частей тканей и органов – листа, стебля, корня и их видоизменений – усов, клубней, луковиц и др. Размножение клетками и участками ткани успешно применяют в биотехнологии.

Половое размножение осуществляется путем слияния гаплоидных половых клеток – гамет, в результате чего образуется зигота. Половое размножение имеется у всех низших и высших растений. Если при половом размножении сливаются гаметы противоположных полов одной (для однодомных) или разных (для двудомных) особей, то такое размножение называется *сингамией*. При этом зигота имеет диплоидное состояние и несет в себе наследственную основу мужского и женского организмов. Иногда зародыш развивается из различных клеток гаметофита – такое размножение называется *апомиксисом*, при этом образуются либо гаплоидные зародыши (из редуцированных ядер), либо диплоидные (из нередуцированных). Примером апомиксиса может служить *партеногенез* (образование зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки).

Система полового размножения у покрытосеменных растений включает четыре физиологических процесса: цветение, опыление, оплодотворение и формирование семян.

Физиология цветения.

Цветок – это репродуктивный орган покрытосеменных растений, состоящих из укороченного стебля, на котором расположены чашечка, венчик, андроцей и гинецей. Цветок выполняет функции спорогенеза, гаметогенеза, опыления и оплодотворения. Он является органом как бесполого (образование спор), так и полового (образование гамет) размножения.

Цветение в ботаническом смысле представляет период в жизни растений от момента раскрытия бутона до засыхания венчика и тычинок отдельного цветка. Цветение отдельной особи длится от раскрытия первых цветков до отцветания последних.

В физиологическом плане цветение рассматривается как комплекс процессов, протекающих в период от начала закладки цветочных зачатков до оплодотворения и образования зиготы.

Переход покрытосеменных растений к цветению включает *компетенцию, инициацию и эвокацию*.

Компетенция (способность зацвести) возникает у разных растений только в определенном возрасте. Так, яблоня зацветает в возрасте 5-6 лет, а дуб – свыше 40 лет.

Для зацветания необходимо, чтобы растение полностью завершило ювенильный этап онтогенеза. *Существует принцип минимального количества листьев, необходимых для закладки первых цветков.* Время зацветания (переход к репродуктивной фазе) в значительной степени связано с важнейшими факторами внешней среды. **Инициация цветения** связана с восприятием растением специфических внешних и внутренних факторов, создающих условия для закладки цветочных зачатков. К важнейшим внешним факторам относятся чередование дня и ночи (фотопериодизм) и температурные условия, необходимые для яровизации. Внутренние факторы связаны с возрастными изменениями растения.

Эвокация цветения представляет собой завершающую фазу инициации, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для закладки цветочных зачатков (В. В. Полевой, 1989). В апикальной меристеме происходят изменения, обеспечивающие развитие цветка и выполнение ими генеративных функций. В результате дифференциации тканей образуются структурные элементы цветка: чашечка, венчик, андроцей и гинецей.

В пыльниках тычинок в результате последовательных редукционного и эквационного делений образуются пыльцевые зерна (мужской гаметофит). Пыльцевое зерно состоит из двух оболочек (эктина и интина), вегетативной и генеративной клеток. В завязи пестика при мейозе развивается зародышевый мешок (женский гаметофит). Он состоит из восьми ядер, дифференцирующихся затем в гаплоидную яйцеклетку, две синергиды, три антиподы и диплоидное центральное ядро.

Физиология опыления и оплодотворения

Процессы, связанные с оплодотворением, разделяют на четыре фазы: **опыление, прорастание пыльцы на рыльце, рост пыльцевых трубок в тканях столбика и собственно оплодотворение.**

Опыление. При попадании пыльцы на рыльце пестика в зоне соприкосновения поверхностей происходят активные метаболические процессы. Пыльца начинает поглощать воду из рыльца и набухать. При этом она выделяет на поверхность рыльца белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, пигменты, гидролитические ферменты и другие физиологически активные вещества.

Выделяемые рыльцем секреторные вещества обеспечивают поступление в пыльцу воды при прорастании, защиту от инфекции, поддерживают рост пыльцевой трубки в тканях рыльца.

Рост пыльцевой трубки в столбике пестика. В зависимости от анатомической структуры столбика разделяют на два основных типа: открытый и закрытый. *Открытый тип* (характерен для однодольных растений) имеет специальный канал, выполненный простой эпидермой, через который происходит рост пыльцевой трубки. У *закрытого типа* столбика (характерен для двудольных растений) канал заполнен проводящей тканью, через которую осуществляется вращение трубки в завязь.

Пыльцевая трубка изначально образуется из протопласта пыльцевого зерна, вовлекая в себя вегетативное ядро и генеративную клетку, а в дальнейшем используются питательные вещества, содержащиеся в проводниковой ткани столбика пестика. Рост пыльцевой трубки сопровождается повышенной активностью метаболических процессов: увеличивается интенсивность дыхания, изменяется водный режим, наблюдается усиленное образование ауксина и триптофана.

За счет активного действия гидролитических ферментов растворяются пектиновые вещества, связывающие клетки проводящих тканей, что облегчает проникновение трубки через столбик. В физиологической среде в области роста пыльцевых трубок увеличивается содержание углеводов, белков, фосфорных соединений, аскорбиновой кислоты, ауксинов, гиббереллинов и других веществ.

У большинства покрытосеменных растений при прорастании пыльцевой трубки происходит образование спермиев путем митотического деления генеративной клетки.

Однако у многих покрытосеменных растений сперматогенез происходит в пыльниках до наступления цветения.

Оплодотворение. Пыльцевая трубка проникает через микропиле в зародышевый мешок, где она входит в контакт с одной из синергид. Содержимое трубки, ее цитоплазма, вегетативное ядро и спермии сливаются с цитоплазмой синергиды. Один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, в результате чего образуется диплоидная зигота, дающая начало зародышу. Другой спермий сливается с диплоидным вторичным ядром зародышевого мешка, что приводит к возникновению триплоидной первичной клетки эндосперма. В этом заключается свойственное покрытосеменным растениям двойное оплодотворение, открытое С. Г. Навашиным в 1898 г.

2. Формирование семян как эмбриональный период онтогенеза растений.

В результате опыления и оплодотворения образуются диплоидная зигота и триплоидная первичная клетка эндосперма. После этого наступает процесс **формирования семян**, под которым необходимо понимать приобретение ими свойственных данному растению форм, размеров, биохимического состава, способности прорасти и давать потомство. Этот процесс сопровождается возникновением новых тканей и органов. Формирование семян представляет собой эмбриональный период развития растений

При формировании семян отмечают несколько последовательных периодов и фаз.

Система периодизации формирования семян злаковых культур

| Период развития семени | Фазы развития и созревания семени | Влажность семян, % |
|--|--|--------------------------------|
| Образование семени (длится от оплодотворения до завершения формирования зерновки в длину) | Начальный этап органогенеза (соответствует фазе количественного накопления клеток в зародыше) | 90-75 |
| Налив (охватывает период наиболее интенсивного накопления запасных веществ семени и соответствует фазе вторичных морфологических изменений в зародыше) | Предмолочное состояние | 75-65 |
| | Молочное состояние | 65-50 |
| | Тестообразное состояние | 50-40 |
| Созревание семян (начиная с момента, когда в основном завершено накопление веществ в семени, наступают процессы полимеризации и подсыхания, семена становятся полноценными зачатками новых растений) | Восковая спелость: начало середина конец | 40-32 32-27 27-22 |
| | Твердая спелость | 22-14 и ниже |
| | Послеуборочное дозревание (в семенах происходят сложные биохимические преобразования) | от 14 до равновесной влажности |
| | Полная спелость (начинается с момента завершения физиологического созревания и наступления максимальной всхожести) | то же |

Семена формируются в процессе жизнедеятельности материнского растения в определенных условиях внешней среды. Вследствие влияния различных эндогенных и экзогенных факторов на растения в разные периоды их жизни семена по анатомо-

морфологическим, биохимическим, физиологическим, генетическим и репродуктивным свойствам приобретают определенные отличия. Такое явление принято называть разнокачественностью, изменчивостью семян или *гетероспермией*. В зависимости от характера факторов воздействия гетероспермия бывает *экологического* или *трофического* типов. В связи с формами проявления изменчивости свойств семян гетероспермия делится на *генотипическую* и *модификационную*. Первую используют в селекции, а последнюю – в семеноводстве и технологии выращивания сельскохозяйственных растений.

3. Накопление и превращение веществ при формировании семян.

Важную роль в воспроизводстве потомства растений играют запасные вещества семени, которые обеспечивают питание проростка на самом начальном этапе онтогенеза в гетеротрофный период его развития.

Основными запасными веществами семян большинства видов растений являются **белки, углеводы и липиды**. Распределение этих веществ в разных частях плода неодинаковое. Например, весь крахмал пшеничного зерна, 80 % сахара и больше половины белка содержатся в эндосперме. Алейроновый слой также богат питательными веществами. В нем находятся более половины имеющегося в зерновке жира и пятая часть белка и сахара. Масса зародыша составляет незначительную часть массы семени (у пшеницы около 3 %), однако концентрация веществ в нем довольно высокая. В семенах злаков имеются также свободные аминокислоты, нуклеиновые кислоты, ферменты, витамины и другие физиологически активные вещества. В золе зерна содержится большое число макро- и микроэлементов (Р, К, Mg, Al, Ca, Si, Cl, S, Co и др.).

Биологический синтез органических веществ в клетках обеспечивается в первую очередь поступлением и распределением двух основных органогенов – **азота и углерода**. В онтогенезе растительного организма отложение **запасных азотистых соединений** имеет видовую специфику. У бобовых существенную часть аминного азота, используемого для синтеза белка в формирующемся зародыше, составляют аминокислоты, содержащиеся в плодах, а также накопившиеся в самом эндосперме. У большинства же растений источником азота для образования запасного белка служат аминокислоты, поступающие из листьев, в которых активизируются процессы гидролиза азотистых веществ.

Важнейший запасной продукт многих растений – **крахмал** – образуется в пластидах семени вследствие утилизации поступающих из окружающей цитоплазмы простых сахаров. Исходя из особенностей синтеза крахмала в семенах, а также образования и функционирования пластид выделяют два типа семян. К первому типу относят семена, накапливающие крахмал в течение всего или большей части периода их формирования и содержащие крахмальные зерна в зрелом состоянии (многие растения семейств Бобовые, Мятликовые, Гречишные). Семена второго типа образуют крахмал на ранних этапах своего формирования до начала накопления запасных белков и липидов. В зрелом состоянии крахмал они не содержат. К ним относятся семена высокомасличных растений семейств Капустные, Молочайные, Астровые.

Липиды локализируются в различных частях семени – эндосперме, осевой части зародыша, семядолях. В зародышах семян липиды в отличие от крахмала накапливаются в значительных количествах. Важно отметить, что особенно активный синтез липидов наблюдается в растениях с вступлением их в генеративную фазу развития.

Важным запасным веществом семян является **фитин**, представляющий собой кальциево-магниевую соль инозитфосфорной кислоты. Физиологические функции фитина в жизнедеятельности растений довольно обширны. Он является основным фосфогеном растений и служит резервом фосфора в зрелых семенах, который используется проростком в период гетеротрофного питания. При распаде фитина в прорастающих семенах катионы калия, кальция и магния переходят в легкотранспортируемые формы, что способствует их быстрой мобилизации в осевую часть проростка. Миоинозит – продукт гидролиза фитина – участвует в углеводном обмене (А. Л. Курсанов, 1976).

В зрелых семенах фитин находится исключительно в алейроновых зернах в форме калиево-магниев-кальциевой соли. Большая часть его содержится в сложных алейроновых зернах – глобоидах, однако некоторое его количество имеется непосредственно в белковом матриксе алейронового зерна.

В семенах масличных растений фитина больше (до 3 %), чем в белково-крахмальных и крахмалистых семенах (0,3-1,5 %).

4. Превращение веществ при созревании сочных плодов.

Созревание сочных плодов сопровождается сложным комплексом биохимических превращений. При этом вещества, образовавшиеся на более ранних этапах формирования плодов, используются для синтеза новых веществ на завершающихся стадиях их созревания.

Обмен запасных веществ (сахаров, кислот и др.) осуществляется по двум метаболическим путям: *окисления* и *декарбоксилирования*. Образующиеся при этом метаболиты и высвобождающаяся энергия используются на создание структур клеточных органелл и обеспечение их функций, а также на активизацию биосинтеза веществ, необходимых для процесса созревания, – нуклеиновых кислот, белков, липидов, этилена, ароматических веществ и др. Превращение запасных веществ происходит с помощью как ферментов, уже имеющихся в растущем плоде, так и за счет новых ферментативных систем.

После сбора плодов биохимические процессы более активно протекают в первые дни и недели. При достижении определенного максимума активность многих физиологических систем снижается и их направленность изменяется. Например, если на первых этапах созревания более интенсивно идут процессы окисления, то в дальнейшем преобладают реакции декарбоксилирования.

Максимальная активность биосинтетических процессов при созревании плодов сопровождается временным усилением дыхания, который назван *климактерическим*. Считается, что климактерический подъем дыхания означает кульминацию процесса созревания и начало старения.

Важная роль в процессе созревания плодов принадлежит процессу превращения органических кислот. Вследствие окисления и декарбоксилирования в цикле Кребса они становятся источниками H^+ и CO_2 для дыхания и исходным материалом для биосинтеза ряда веществ в процессе созревания.

Промежуточным продуктом окисления малата в пируват, происходящего в митохондриях, является щавелевоуксусная кислота (ЩУК), которая уже в небольших количествах способна подавлять систему сукцинатдегидрогеназы, что приводит к нарушению цикла Кребса. В митохондриях плодов яблони обнаружен механизм превращения ЩУК в аминокислоту путем переаминирования. Наряду с этим в климактерической фазе увеличивается проницаемость тонопласта, что обеспечивает возрастание скорости поступления органических кислот из вакуоли в цитоплазму.

При климактерическом подъеме дыхания величина дыхательного коэффициента возрастает с 1 до 1,5 и более, что обуславливается сдвигом дыхания от аэробного к анаэробному. Об этом свидетельствует заметное увеличение в созревающих плодах спирта и ацетальдегида. Одной из причин анаэробного сдвига дыхания при созревании плодов является ослабление доступа воздуха из-за постоянного биосинтеза кутикулярных веществ. Основной же причиной является возникновение ферментативной системы, состоящей из трех энзимов – малатдегидрогеназы декарбоксилирующей, пируватдекарбоксилазы и алкогольдегидрогеназы.

Этот механизм не связан с гликолизом, а состоит в декарбоксилировании яблочной кислоты с образованием больших количеств пировиноградной кислоты в созревающих плодах. Ключевым ферментом данной системы является малатдегидрогеназа, основная функция которой состоит в регулировании количества С-4-кислот в цитоплазме. Фермент удаляет избыток кислот, возникающий вследствие ослабления их транспорта в вакуоль.

Деятельность малатдегидрогеназы выражается той же кривой, что и климактерический подъем дыхания, а поэтому может служить показателем физиологической активности тканей созревающих плодов.

5. Влияние внутренних и внешних факторов на качество семян.

Жизнеспособность семян определяется внутренними факторами организма и внешними условиями их формирования и хранения.

Генетические факторы. Важнейшими внутренними факторами являются процессы, связанные с гаметогенезом, оплодотворением, развитием семян, а также синтезом и накоплением веществ. Способность семян к прорастанию зависит прежде всего от количества хромосом в гаметах, принимающих участие в оплодотворении. Так, у гетерогеномных пшенично-ржаных гибридов (тритикале) нарушаются мейоз, а также рост пыльцевых трубок, процесс оплодотворения, эмбриогенез и эндоспермогенез.

Содержание нуклеотидов в тканях зародышей очень низкое, а катионы кальция и бора в щитке зародыша и алейроновом слоегибридной зерновки отсутствуют. У тритикале часто наблюдается щуплость семян. Это обусловлено торможением формирования мелкозерного крахмала, что приводит к образованию вмятин на зерновке, а также повышенной активностью у тритикале фермента α -амилазы, приводящей к растворению накапливающегося крахмала. Названные причины приводят к образованию аномальных семян, обладающих слабой жизнеспособностью, либо вообще не способных прорасти. Преодолеваются эти явления при помощи мейотической или митотической полиплоидизации, что обеспечивает нормальный гаметогенез, оплодотворение и развитие семени.

На жизнеспособность семян значительное влияние оказывает мутационный процесс. Мутации приводят к изменению характера роста и формирования органов, торможению или усилению синтеза и накопления веществ, ослаблению активности определенных метаболических реакций. Мутации с полезными отклонениями используют как исходный материал для селекции сельскохозяйственных культур. Получены формы гречихи с повышенным содержанием белка. У пшеницы достигнуто снижение отрицательной корреляции между содержанием белка в семенах, массой 1000 семян и продуктивностью растений. У сои и фасоли повышены масса 1000 семян и озерненность соцветий.

Экологические факторы. Воздействие факторов внешней среды на формирование семян имеет двойной характер: косвенное влияние через материнское растение и прямое действие на семена с момента их образования до уборки урожая и в период хранения.

Условия среды оказывают большое влияние на эмбриогенез. Так, при температуре 10 °C в период формирования семян яровой пшеницы рост ткани coleoptily был подавлен на 9 %, а при 30 °C на 30 % превосходил рост ткани, находящейся в оптимальных условиях (20 °C). Такая же закономерность наблюдалась в развитии зародышевого листа. Рост тканей корня при прохладном режиме угнетался в 2 раза сильнее, чем рост ткани листа.

Температура и атмосферные осадки наравне с режимом питания растений являются определяющими факторами химического состава семян. При меньшем количестве осадков и повышенной температуре воздуха содержание белка увеличивается, а крахмала – уменьшается.

Температурный режим оказывает сильное влияние на состав жирных кислот в семенах. Например, у сои при повышении температуры заметно снижается содержание линолевой и менолевой кислот, а количество олеиновой кислоты увеличивается.

В условиях повышенных температур (25-30 °C) уменьшается содержание фруктоолигосахаридов в листьях, что является одной из причин снижения продуктивности колоса пшеницы, выращиваемой при неблагоприятном тепловом режиме. На углеводный обмен растений специфическое действие оказывает свет, что проявляется в сильном изменении соотношения количества и качества образующихся углеводов. Длинноволновый свет смещает углеводный обмен растений в сторону более интенсивного образования транс-

портных сахаров, активно участвующих в обменных процессах. Коротковолновой свет активизирует процессы полимеризации углеводных мономеров в конечные продукты метаболизма – гемицеллюлозу и целлюлозу (Ю. В. Терентьев и др., 1982).

Различия в химическом составе, обусловленные погодными факторами, сказываются и на качестве семян. Сухая и теплая погода при восковой спелости способствует сокращению периода покоя семян пшеницы, а влажная и холодная – увеличению его продолжительности. После восковой спелости физиологическая активность семян затухает и их устойчивость ослабляется. При этом как осадки, так и температура при их неблагоприятном проявлении оказывают более пагубное воздействие на семена.

Установлено, что оптимальным количеством осадков в период от начала восковой спелости до уборки является не более 40 мм, а оптимальной температурой воздуха – 19-23 °С. Из этого вытекает важный для семеноводства вывод: необходимо принимать все меры для того, чтобы начиная с середины восковой спелости семенные участки находились как можно меньше на корню или в валках.

С учетом зависимости посевных и урожайных свойств семян от почвенно-климатических условий в регионах России выделяют зоны оптимального семеноводства.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Якушкина Н. И. Физиология растений. М.: Просвещение, 1980.— 230 с.

Физиология и биохимия формирования качества урожая сельскохозяйственных культур

1. Зерновые злаковые культуры
2. Зернобобовые культуры.
3. Масличные культуры.
4. Корнеплоды.

1. Зерновые злаковые культуры

Основные процессы, происходящие при созревании зерновых злаковых культур, - синтез запасных белков и углеводов, структурных и запасных липидов, витаминов. В первую очередь качество зерна определяет содержание и состав белков.

Накопление белков.

В зерне пшеницы содержится 9-18 % белка, а при создании оптимальных условий достигает 20-25 %. В зерне других злаковых культур белка содержится 8-15 %, у кукурузы и риса – 6-10 %.

От содержания в зерне белков зависит кормовая и продовольственная ценность. В кормовом зерне белка должно содержаться 14-15 %.

У мягкой и твердой пшеницы запасные белки образуют клейковину, количество и качество которой определяет хлебопекарные и макаронные свойства зерна.

Клейковина – это белковый сгусток, который образуется из теста при отмывании его водой. На долю белков в клейковине приходится около 90 % сухого вещества, и они представлены в основном водонерастворимыми белками глютелинами и проламинами. Другие химические вещества – липиды, сахара, крахмал, зольные элементы, в сумме составляют не более 10 %.

Наряду с количественной оценкой проводят оценку качества клейковины – по ее эластичности и упругости, зависящих от состава и свойств запасных белков. По показателю индекс деформации клейковины (ИДК), определяющему упругость и эластичность клейковины, ее подразделяют на три группы качества: первая 45-75, вторая 80-100, третья 105-120 и 0-15.

По хлебопекарным качествам зерна мягкую пшеницу делят на три категории: сильная (не менее 28 % сырой клейковины I группы качества), средняя или ценная (25-27 % сырой клейковины I или II группы) и слабая (менее 25 % сырой клейковины III группы).

Запасные белки зерновых злаков – проламины и глютелины – откладываются в эндосперме в виде белковых гранул и образуют сплошной слой, заполняющий пространство между крахмальными зернами.

Синтез и накопление белков в зерновках злаков происходят в основном за счет оттока азотистых веществ (аминокислот) из вегетативных органов, так как поглощение минерального азота корнями и использование его биосинтетических процессах после цветения сокращаются. Наибольшее количество азотистых веществ поступает в формирующиеся зерновки из листьев, особенно верхнего яруса, меньше – из колосковых чешуй и стеблей. После цветения в листьях, стеблях и колосковых чешуях активизируются процессы гидролиза высокомолекулярных веществ, и усиливается отток образующихся низкомолекулярных продуктов в зерно.

На первых этапах формирования зерна в нем много низкомолекулярных азотистых соединений (аминокислоты) и легкорастворимых белков – альбуминов и глобулинов. В дальнейшем в ходе созревания зерновок концентрация их снижается и увеличивается накопление запасных белков – проламинов и глютелинов, при этом общее количество белков в зерне будет также увеличиваться.

Накопление углеводов.

Основной запасной углевод зерновки злаков – крахмал, который представлен двумя полисахаридами – амилозой и амилопектином. Их соотношение зависит от условий выращивания и в среднем амилозы 15-25 %, амилопектина – 75-85 %.

Запасной крахмал откладывается в мучнистой части эндосперма в виде крахмальных зерен. Содержание крахмала составляет 50-70 %, а в рисе и кукурузе – до 80 %.

Кроме крахмала в зерновках накапливаются и другие углеводы, но в меньших количествах: сахара – 2-5 %, клетчатка – 2-15 %, гемицеллюлозы, слизи, пектиновые вещества, полифруктозиды – в сумме до 18 %.

Запасные полисахариды зерна синтезируются из углеводных продуктов (моносахариды, сахароза), поступающих из вегетативных органов – листьев, стеблей, колосковых чешуй. Синтез крахмала начинается в фазе начала формирования зерна и достигает максимума в период молочно-восковой спелости. Затем интенсивность синтеза крахмала постоянно снижается вследствие уменьшающегося притока углеводов из отмирающей вегетативной массы. Наряду с крахмалом происходит синтез и накопление гемицеллюлоз, пектиновых веществ, слизей.

Липиды и витамины.

Важными качественными компонентами зерна являются липиды и витамины, которые синтезируются непосредственно в созревающих семенах или поступают из вегетативных органов.

На первых этапах формирования зерна образуются структурные липиды – стеролы, фосфоглицериды, гликолипиды, а в более поздние стадии происходит накопление запасных форм – ацилглицеринов (жиров), свободных фосфатидных кислот, фитина и др. Запасные липиды накапливаются преимущественно в зародыше и алейроновом слое, а в эндосперме их значительно меньше. Общее содержание структурных липидов в зерне злаковых растений составляет 0,5-0,9 %, запасных – 1,5-3 %, а в зерновках овса, кукурузы, пшеницы – 4-6 %.

Зерно и зерновые продукты – источники витаминов тиамина (В₁), рибофлавина (В₂), пиридоксина (В₆), никотиновой кислоты (РР) и др. Витамины группы В, никотиновая и пантотеновая кислота откладываются в основном в тканях щитка зародыша, в самом зародыше и клетках алейронового слоя, а в мучнистой части эндосперма их меньше. Токоферол (Е) преимущественно накапливается в зародыше. В процессе созревания зерна содержание витаминов увеличивается в 1,5-2,0 раза.

Влияние внешних условий.

В созревающих зерновках злаковых культур происходят два взаимосвязанных процесса – синтез углеводов и азотистых веществ, каждый из которых характеризуется своим оптимумом внешних условий.

Чаще всего на формирование качества зерна влияют три взаимосвязанных внешних фактора – свет, тепло, влага. Так, синтез белков как энергоемкий и многоэтапный процесс требует высокой обеспеченности растений солнечной энергии, а на образование углеводов требуется больше воды.

В дождливую и прохладную погоду обеспеченность растений световой энергией снижается, в результате замедляется синтез белков и в зерновках больше накапливается крахмала. И, наоборот, при солнечной погоде повышается температура и усиливается испарение воды, вследствие чего понижается обеспеченность растений влагой и направление биохимических процессов изменяется в сторону накопления запасных белков.

Объясняется это тем, что в условиях дефицита влаги листья быстрее отмирают и сокращается приток углеводов в созревающее зерно. В результате снижается накопление запасных углеводов, а концентрация белков повышается, понижается также активность гидролитических ферментов.

Высокая влажность в период налива зерна затягивает его созревание, в зерновки поступает больше углеводов, повышается содержание крахмала, а накопление белков снижается.

Во время затяжных дождей в период созревания происходит переувлажнение зерна. При этом усиливаются гидролитические процессы, сопровождающиеся выделением сахаров и азотистых веществ на поверхность листьев и колосковых чешуй. Зерно быстро уменьшается в массе и становится щуплым – явление «стекания зерна».

Оптимизация питания.

Формирование урожая и интенсивность биохимических процессов в созревающем зерне злаков зависят от обеспеченности растений такими элементами питания, как азот фосфор и калий.

При недостатке фосфора и калия и высоком уровне азотного питания формируется низкий урожай зерна с повышенным накоплением белков. Если на таком фоне внести фосфорные или калийные удобрения, то урожайность повышается, а содержание белков будет зависеть от обеспеченности азотом.

С другой стороны, при хорошей обеспеченности растений фосфором и калием недостаток азота снижает как урожайность, так и белковость зерна злаковых культур.

Чрезмерное увеличение доз азота может вызвать понижение урожайности этих культур, а часто и ухудшение качества зерна, хотя при этом концентрация азотистых веществ остается очень высокой. Это объясняется тем, что усиленное азотное питание в первой половине вегетации стимулирует образование большой вегетативной массы, вызывая тем самым ее полегание и ранее отмирание нижних листьев, приводящее к большому недобору зерна. Избыточное калийное питание стимулирует накопление в зерне запасных углеводов, а белковость снижается.

Установлено, что чем позднее по фазам развития растений вносят азотные удобрения, тем в большей степени азот удобрений используется для биосинтеза запасных белков.

В фазу выхода в трубку и колошения азотные удобрения обычно вносят в виде корневых, а в начале налива зерна – в виде некорневых подкормок. Корневые подкормки (30-80 кг/га азота) проводят при помощи поверхностного разбрасывания гранулированных нитратных и аммиачно-нитратных азотных удобрений. Для некорневых подкормок (20-40 кг/га азота) используют мочевины или ее смесь с аммиачной селитрой (2:1), которые в виде 20-30 % раствора разбрызгивают над посевом зерновых культур.

2. Зернобобовые культуры.

Зернобобовые культуры отличаются более высоким содержанием азотистых веществ как в вегетативной массе, так и в семенах. Эти особенности обусловлены тем, что они способны с помощью симбиотических микроорганизмов фиксировать молекулярный азот атмосферы и использовать на синтез аминокислот и белков.

Накопление белков.

Белки семян зернобобовых растений хорошо сбалансированы по содержанию незаменимых аминокислот и поэтому имеют высокую питательную ценность.

Основными запасными белками зернобобовых растений являются глобулины, на долю которых приходится 60-70 % от всех белков. Большая часть этих белков представлена двумя типами глобулинов – легуминоподобные 11S-белки и вицилиноподобные 7S-белки. Соотношение между ними в зрелом зерне 2:1.

Кроме глобулинов в зерне содержатся белки альбумино-глобулинового типа. Большая часть альбуминов находится в зародыше, а глобулины – в основном в семядолях.

Запасные белки образуются из аминокислот и амидов, поступающих в семена из листьев и створок бобов. Начиная с фазы цветения, в этих органах усиливаются гидролитические процессы и возникает отток образующихся продуктов распада в репродуктивные органы. Значительное количество аминокислот и амидов поступает в созревающие семена из корней.

На первых этапах формирования в семенах много небелковых азотистых веществ, структурных и каталитических белков, а запасных белков очень мало. В дальнейшем содержание небелковых азотистых веществ снижается и усиливается синтез запасных бел-

ков, однако общее количество белковых веществ в созревающем зерне почти не изменяется.

Накопление углеводов.

Основные углеводы, определяющие качество зерна зернобобовых культур – это крахмал, сахара, гемицеллюлозы, клетчатка. Содержание крахмала колеблется от 40 до 55 %. В составе крахмала амилозы содержится 20-30 %, амилопектина – 80-70 %.

В созревающих семенах запасной крахмал и другие полисахариды синтезируются из сахаров, образующихся в листьях, а также створках бобов. Интенсивный синтез крахмала начинается во время налива зерна.

В зародышах семян зернобобовых культур накапливается значительное количество сахаров, представленных в основном сахарозой, а в оболочках семян синтезируется много клетчатки и пентозанов. Общее содержание клетчатки в семенах обычно 3-6 %.

Липиды и витамины.

Содержание липидов в зерне бобовых составляет 2-3 % и они в основном представлены жирами и фосфолипидами, которые локализованы преимущественно в зародыше. В семядолях синтезируются структурные липиды. У некоторых бобовых растений в семенах может накапливаться значительно больше липидов за счет синтеза жиров (нут, люпин, соя). У сои содержание жира составляет 18-25 %.

В зародышах семян зернобобовых накапливается много жирорастворимых витаминов и особенно токоферола (10-50 мг% массы семян), а в оболочках семян – водорастворимых витаминов В₁, В₂, РР.

Влияние внешних условий.

Как и у злаковых культур, в семенах бобовых при более жарких сухих условиях интенсифицируются процессы синтеза запасных белков, а накопление углеводов и крахмала снижается.

При повышенной влажности и умеренных температурах, наоборот, снижается содержание белков и увеличивается количество углеводов в зерне.

В зависимости от погодных условий и района выращивания уровень белковости зерна у бобовых растений может изменяться на 5-10 %, а у сои и люпина – на 10-15 %.

В зависимости от внешних условий, в период созревания семян, наблюдаются определенные закономерные изменения в составе белков и углеводов, что оказывает влияние на качество зерна. Так в условиях повышенных температур и относительного дефицита влаги в семенах больше синтезируется глобулинов и амилопектина, а количество водорастворимых белков и амилозы уменьшается. А повышение водообеспеченности и относительное снижение температуры во время созревания семян способствуют большему накоплению водорастворимых белков и запасных углеводов.

Оптимизация питания.

Для получения высоких урожаев зерна с повышенным содержанием белков необходимо обеспечивать соответствующий уровень азотного питания растений за счет интенсивной азотфиксации с помощью клубеньковых бактерий или путем внесения азотных удобрений. Клубеньковые бактерии хорошо развиваются на окультуренных почвах с нейтральной или слабокислой реакцией среды при высокой обеспеченности фосфором, калием, кальцием, молибденом и другими элементами.

Эффективным приемом, повышающим интенсивность использования бобовыми растениями молекулярного азота, является инокуляция семян соответствующими расами клубеньковых бактерий (применение нитрагина), при этом накопление белков увеличивается на 2-6 % массы семян.

При внесении фосфорно-калийных удобрений урожайность также повышается. Для улучшения азотного питания бобовых в репродуктивный период развития можно применять поздние некорневые азотные подкормки, которые обеспечивают дополнительный приток азотистых веществ в созревающие семена, что увеличивает накопление белка на 1-5 %. Подкормки проводят в фазе начала образования бобов 5-10 % раствором мочевины.

3. Масличные культуры.

Масличные культуры возделывают с целью получения растительных жиров (масла), которые синтезируются и накапливаются как запасные вещества в семенах. Кроме жиров ценность семян масличных растений определяется содержанием в них белков, хорошо сбалансированных по аминокислотному составу, и растворимых в жирах витаминов.

Накопление жиров.

Жиры или ацилглицерины – основные запасные вещества семян масличных растений. Их содержание в семенах льна, горчицы, подсолнечника составляет 30-50 %, а в клебевине – до 50-60 %.

Растительные жиры – богатые энергией продукты, и при их окислении высвобождается значительно больше энергии, чем при окислении белков и углеводов – 39 кДж/г. Питательная ценность определяется содержанием в них полиненасыщенных жирных кислот – линолевой и линоленовой, которые не синтезируются в организме человека и являются незаменимыми. В маслах льна, подсолнечника, хлопчатника, сои, арахиса их содержание достигает 40-80 % общего количества масла.

Для характеристики содержания в масле ненасыщенных жирных кислот используется показатель – йодное число, выражающий количество йода (в г), которое связывается со 100 г жира. Масла с хорошими техническими свойствами имеют йодное число 140-180, пищевые масла – 90-140. Если в масле содержится более 50 % насыщенных жирных кислот (пальмитиновая, стеариновая), то оно имеет твердую консистенцию.

Для оценки пищевой пригодности масла используется показатель – кислотное число, которое показывает количество свободных жирных кислот в масле, образующихся в процессе его прогоркания. Выражается в количестве мг КОН, необходимого для нейтрализации свободных жирных кислот, содержащихся в 1 г жира. При значениях кислотного числа свыше 2,2 мг КОН на 1 г жира, пищевые свойства ухудшаются.

Жиры откладываются в ядрах семян, образуя упорядоченные внутриклеточные структуры – сферосомы. Синтезируются жиры из углеводов, поступающих в семена из листьев, стеблей и элементов соцветия. В завязавшихся семенах содержится много растворимых углеводов и небелковых азотистых веществ, а жира очень мало. Интенсивное превращение углеводов в жир начинается после того, как завершается формирование семенных тканей. Синтез продолжается почти до полного созревания семян.

Степень зрелости семян оценивают по изменению кислотного числа – по мере созревания семян его значение снижается до 1,5. Качество масла в процессе созревания также изменяется.

В семенах масличных культур накапливаются и другие липиды, главным образом фосфоглицериды (1-2 %) и фитин (1-3 %), которые при экстракции растворяются в масле. Также в жирах содержатся жирорастворимые витамины, особенно много токоферола – 50-100 мг%.

Накопление белков.

Основные белки семян масличных культур – альбумины и глобулины, на их долю приходится 70-80 % от общего количества белков. Общее количество белков в семенах 15-30 %. Запасные белки синтезируются из аминокислот, поступающих из вегетативных органов растений. Синтез их происходит при окончании формирования семенных тканей и продолжается до полного созревания семян.

Влияние внешних условий.

Во время созревания в семенах происходят два взаимосвязанных процесса – синтез белков из аминокислот и жиров из углеводов. Жиры содержат больше воды, чем белки, поэтому при дефиците влаги их синтез ослабляется, в результате чего в семенах увеличивается концентрация белков. При возрастании интенсивности солнечной радиации повышается температура окружающей среды и усиливается испарение воды, создавая определенный дефицит влагообеспеченности растений, вследствие чего процессы синтеза жиров

ослабляются, а накопление белков возрастает. При высоком уровне влагообеспеченности растений в листьях усиливается синтез углеводов, а в семенах – жиров. Условия выращивания, благоприятные для накопления большего количества жира в семенах, улучшают и качество масла, стимулируя интенсивный синтез полиненасыщенных жирных кислот.

Оптимизация питания.

Многие масличные растения во время формирования и налива семян интенсивно поглощают из почвы фосфор и калий (до 70 % общего их поступления в растение). При недостатке этих элементов снижается накопление жиров. При их внесении в достаточных дозах, обеспечивающих потребности растений в фосфоре и калии в репродуктивный период развития, урожайность масличных культур повышается на 0,3-0,5 т/га и более и в семенах увеличивается содержание жиров на 2-3 %, при этом улучшается питательная и техническая ценность масла.

Интенсивное поглощение азота масличными культурами наблюдается в фазы их активного роста, когда происходит формирование корневой системы, фотосинтетического аппарата, а в последующий период развития растений их потребность в азоте резко снижается. Более того, усиленное азотное питание масличных растений во время формирования и налива семян стимулирует интенсивный синтез белков, что ведет к снижению масличности семян. Недостаток же азота в целом ведет к слабому росту растений, низкому урожаю семян с невысоким содержанием жиров.

4. Корнеплоды.

Характерная особенность корнеплодов – способность накапливать в клетках запасющих тканей большое количество сахаров, которые и определяют их хозяйственную ценность. При оценке качества сахарной свеклы кроме сахаров учитывают также содержание небелковых азотистых веществ (вредный азот) и солей калия и натрия, снижающих выход сахара при переработке корнеплодов.

Накопление углеводов.

Углеводный комплекс корнеплодов на 70-80 % представлен легкорастворимыми формами – сахарозой и моносахаридами (сахара). Больше всего сахаров (16-20 %) содержится в корнеплодах сахарной свеклы. Основную часть их составляет сахароза – 80-90 %. В корнеплодах кормовой и столовой свеклы, моркови среднее содержание сахаров 7-12 %, в репе и редисе 6-8 %.

Сахара в корнеплодах в наибольшем количестве накапливаются в клетках запасочной ткани, концентрируясь в основном в вакуолях. В корнеплодах свеклы максимальная концентрация сахара наблюдается в наиболее широкой части корня (шейке).

Накопление сахаров определяется двумя факторами – поступлением углеводов из листьев и интенсивностью синтеза сахарозы в корнях. Важное условие для процессов сахаронакопления в корнеплодах является развитие фотосинтетического аппарата растений. В листьях образуется много растворимых углеводов и крахмала, которые, превращаясь в транспортные формы, обеспечивают постоянный приток моносахаридов и сахарозы в корнеплоды.

Накопление сахаров зависит от продолжительности вегетации растений – обычно раннеспелые корнеплоды характеризуются низким содержанием сахара.

В процессе роста и развития корнеплодов сахарной свеклы общее содержание сахаров в них увеличивается в 2,5-3,0 раз, при этом происходит значительное усиление биосинтетических реакций, связанных с синтезом сахарозы, в результате чего отношение сахарозы к моносахаридам во время созревания корнеплодов постоянно увеличивается. У кормовых и столовых корнеплодов в процессе их роста в динамике содержания сахаров наблюдаются примерно такие же изменения, как и у сахарной свеклы.

Из полисахаридов в корнеплодах довольно много пектиновых веществ (1-2 % массы корня) и гемицеллюлоз (до 1,5 %), в моркови крахмала (до 1 %).

Клетчатки больше содержится в незрелых корнеплодах, в которых происходит интенсивное формирование запасющих и других тканей, а к концу созревания корнеплодов ее количество снижается. Содержание клетчатки в корнеплодах свеклы – 0,5-1 %, в моркови 1,5-2,0 %.

Азотистые вещества.

К азотистым веществам корнеплодов относятся белки, свободные аминокислоты, амиды, нуклеиновые кислоты и продукты их распада.

Белки составляют 40-60 % общего количества азотистых веществ, свободные аминокислоты и амиды – 30-40 %. Белки на 60-70 % представлены легкорастворимыми формами – альбуминами и глобулинами, хорошо сбалансированными по содержанию незаменимых аминокислот.

Для оценки питательных свойств корнеплодов обычно определяют общее содержание азотистых веществ в пересчете на белки – так называемый «сырой протеин». В зрелых корнеплодах количество сырого протеина составляет 1,0-1,5 %

Витамины.

В корнеплодах содержится высокое содержание аскорбиновой кислоты (С), в редисе, репе, редьке – 20-30 мг%, в моркови – 5-15% в кормовой свекле и турнепсе – 3-6 мг% массы корнеплодов. В корнеплодах моркови много каротина (провитамина А) – 6-8 мг%, его содержание в процессе роста и созревания увеличивается в 5-6 раз. Содержатся и другие витамины: тиамин, рибофлавин, пиридоксин по 0,1-0,2 мг%, никотиновая кислота 0,2-1, пантотеновая кислота 0,1-0,5, фолиевая кислота – 0,1-1 мг%.

Влияние внешних условий.

В корнеплодах постоянно происходят два процесса – синтез из поступающих ассимилянтов азотистых веществ, и сахарозы и полисахаридов. При выращивании корнеплодов в условиях низкой влагообеспеченности увеличивается доля азотистых веществ в сухом веществе.

Концентрация сахаров при дефиците влаги также возрастает, но это происходит вследствие понижения их осмотического давления и повышения содержания сухого вещества, тогда как в пересчете на сухую массу количество сахаров почти не изменяется и даже снижается. Как при низкой, так и при повышенной влажности почвы резко ухудшается рост растений, снижается урожай корнеплодов и выход сахара с 1 га.

Оптимизация питания.

Недостаток любого из элементов в период формирования и работы фотосинтетического аппарата корнеплодов замедляет рост растений, урожай и накопление сахаров.

После образования корнеплодов потребность растений в питательных веществах существенно изменяется. В процессе сахаронакопления важную роль играют фосфор и калий, а поступление азота должно быть снижено, так как он усиливает синтез азотистых веществ. При внесении фосфорных и калийных удобрений сахаристость корнеплодов повышается на 1-2 %.

Избыточные дозы азотных удобрений увеличивают содержание в корнеплодах азотистых веществ и потери сахара при их переработке, а также снижается сахаристость корнеплодов. При высоких дозах азотных удобрений в корнеплоды поступает много минерального азота, в основном в нитратной форме, вследствие чего концентрация нитратов может превысить допустимый уровень.

Литература:

1. Третьяков Н.Н. с соавт. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640 с.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 544 с.
3. Плешков Б.П. Биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1980. – 495 с.