



глава I

ФИЗИОЛОГИЯ
РАСТИТЕЛЬНОЙ
КЛЕТКИ





ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетка — основная структурная и функциональная единица жизни, ограниченная полупроницаемой мембраной и способная к самовоспроизведению. Клетки разных живых организмов имеют свои отличительные особенности. Как известно, все организмы делят на прокариоты, клетки которых не имеют оформленного ядра, и эукариоты, клетки которых обязательно содержат ядро. Существенные различия в структуре имеются и у клеток, входящих в состав одного и того же организма. В многоклеточном организме имеются высокоспециализированные клетки, которым присущи свои особые функции. Клетка корня с корневым волоском не похожа на клетку флоэмы или клетку мезофилла листа. Однако изучение должно начинаться не с выявления различия между разными клетками, а с установления наиболее характерного для обобщенной клетки. Для всех клеток свойственны те же функции, которыми можно характеризовать и жизнь в целом. Они способны к самовоспроизведению, к использованию и превращению энергии, к синтезу больших и сложных молекул. Клетка, как и все живое, является результатом длительной эволюции и характеризуется высокой упорядоченностью своей структуры.

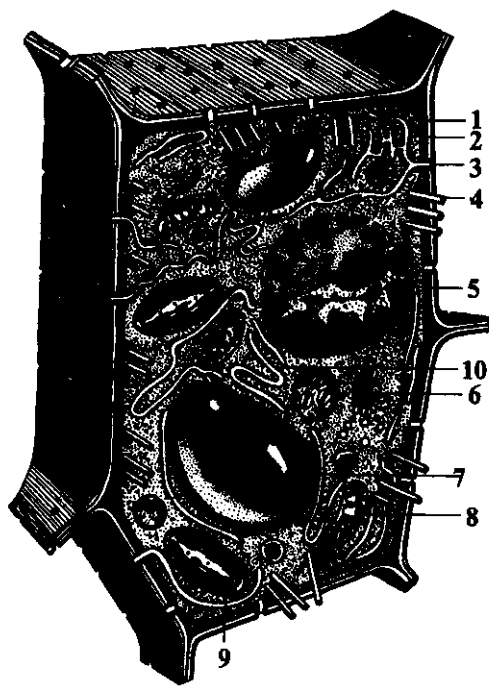
Открытие клеточного строения организма непосредственно связано с изобретением микроскопа. В 1665 г. голландский ученый Роберт Гук усовершенствовал простейший микроскоп и рассмотрел с его помощью срез пробки. На этом срезе оказались видимыми отдельные ячейки. Роберт Гук назвал их клетками. Однако только в середине XIX в. было признано это открытие. На основе многочисленных наблюдений, главным образом благодаря работам ботаника М. Шлейдена (1838) и зоолога Т. Шванна (1839), была сформулирована клеточная теория строения организмов. Согласно этой теории, все живое состоит из клеток и их производных. Значение открытия клеточного строения организмов многогранно. Оно дало основу для утверждения взгляда о единстве происхождения всего живого, открыло возможность изучения живого на уровне клетки. Вместе с тем при изучении многоклеточных организмов надо помнить, что каждая клетка находится в тесном взаимодействии с другими клетками и что организм — это единое целое, а не сумма клеток.

■ СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Долгое время считали, что клетка — это масса цитоплазмы, которая окружена клеточной оболочкой и содержит ядро. Такое представление просуществовало до усовершенствования методов микроскопического исследования. Разрешающая



сила самого сильного светового микроскопа составляет около 150—200 нм и не позволяет увидеть многие органеллы, а тем более рассмотреть их внутреннее строение. Последнее стало возможным лишь после изобретения электронного микроскопа. Разрешающая способность электронного микроскопа примерно на 2—3 порядка выше светового микроскопа и составляет около 0,1—1 нм. Правда, ценность электронного микроскопа снижается из-за ряда технических трудностей. Низкая проникающая способность электронов заставляет использовать ультратонкие срезы — 300—500 нм. Кроме того, в большинстве случаев наблюдение в электронном микроскопе производится на фиксированных срезах. В связи с этим интерпретация картин, видимых в электронный микроскоп, должна проводиться с осторожностью. Не исключена возможность, что та или иная картина представляет собой артефакт (следствие отмирания). И все же применение электронного микроскопа значительно продвинуло знания о структуре и ультраструктуре клетки. Рассмотрение с помощью электронного микроскопа показало, что клетка обладает чрезвычайно сложной структурной организацией и представляет собой систему, дифференцированную на отдельные органеллы (рис. 1, 2).



- 1 — клеточная оболочка;
- 2 — плазмалемма;
- 3 — плазмодесмы;
- 4 — микротрубочки;
- 5 — ядро;
- 6 — аппарат Гольджи;
- 7 — вакуоль;
- 8 — митохондрии;
- 9 — хлоропласт;
- 10 — эндоплазматический ретикулум

рис. 1

Схема строения растительной клетки



рис. 2

Электронно-микроскопическая фотография молодой растительной клетки (по Н.В. Парамоновой): 1 — клеточная оболочка; 2 — пластиды с крахмалом; 3 — митохондрии; 4 — аппарат Гольджи; 5 — эндоплазматический ретикулум; 6 — ядро; 7 — вакуоль



В растительной клетке следует различать клеточную оболочку и содержимое. Основные жизненные свойства присущи именно содержимому клетки — протопласту. Кроме того, для взрослой растительной клетки характерно наличие вакуоли—полости, заполненной клеточным соком. Протопласт состоит из ядра, цитоплазмы и включенных в нее крупных органелл, видимых в световой микроскоп: пластид, митохондрий. В свою очередь цитоплазма представляет собой сложную систему с многочисленными мембранными структурами, такими, как аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, лизосомы, и немембранными структурами—микротрубочки, рибосомы и др. Все указанные органеллы погружены в матрикс цитоплазмы — гиалоплазму, или основную плазму. Каждая из органелл имеет свою структуру и ультраструктуру. Под ультраструктурой понимается расположение в пространстве отдельных молекул, составляющих данную органеллу. Даже с помощью электронного микроскопа далеко не всегда можно увидеть ультраструктуру более мелких органелл (рибосом). По мере развития науки открываются все новые структурные образования, находящиеся в цитоплазме, и в этой связи наши современные представления о ней ни в коей мере не являются окончательными.

Размеры клеток и отдельных органелл приблизительно следующие: клетка 10 мкм, ядро 5—30 мкм, хлоропласты 2—6 мкм, митохондрии 0,5—5 мкм, рибосомы 25 нм.

В создании надмолекулярных структур отдельных органоидов клетки большое значение имеют так называемые слабые химические связи. Наиболее важную роль играют водородные, вандерваальсовы и ионные связи. Важнейшей особенностью является то, что энергия образования этих связей незначительна и лишь немного превышает кинетическую энергию теплового движения молекул. Именно поэтому слабые связи легко возникают и легко разрушаются. Средняя продолжительность жизни слабой связи составляет лишь долю секунды.

Наряду со слабыми химическими связями большое значение имеют гидрофобные взаимодействия. Обусловлены они тем, что гидрофобные молекулы или части молекул, находящиеся в водной среде, располагаются так, чтобы не контактировать с водой. При этом молекулы воды, объединяясь друг с другом, как бы выталкивают неполярные группы, сближая их. Именно слабые связи определяют в большой степени конформацию (форму) таких макромолекул, как белки и нуклеиновые кислоты, лежат в основе взаимодействия молекул и, как следствие, в образовании и сборке субклеточных структур, в том числе органелл клетки.

Для поддержания сложной структуры цитоплазмы необходима энергия. Согласно второму закону термодинамики всякая система стремится к уменьшению упорядоченности, к энтропии. Поэтому любое упорядоченное расположение молекул требует притока энергии извне.

Выяснение физиологических функций отдельных органелл связано с разработкой метода их изоляции (выделения из клетки). Таков метод дифференциального





центрифугирования, который основан на разделении отдельных компонентов протопласта. В зависимости от ускорения удается выделить все более и более мелкие фракции органелл. Совместное применение методов электронной микроскопии и дифференциального центрифугирования дало возможность наметить связи между структурой и функциями отдельных органелл.

■ КЛЕТочная оболочка

Характерной особенностью растительной клетки является наличие жесткой (твердой) клеточной стенки. Клеточная оболочка определяет форму клетки, придает клеткам и тканям растений механическую прочность и опору, защищает цитоплазматическую мембрану от разрушения под влиянием гидростатического давления, развиваемого внутри клетки. Однако такую оболочку нельзя рассматривать только как механический каркас. Клеточная оболочка обладает такими свойствами, которые позволяют противостоять давлению воды внутри клетки, и в то же время обладает растяжимостью и способностью к росту. Она является противоионным барьером, принимает участие в поглощении минеральных веществ, являясь своеобразным ионообменником. Появились данные, что углеводные компоненты клеточной оболочки, взаимодействуя с гормонами, вызывают ряд физиологических изменений.

Для молодых растущих клеток характерна первичная клеточная оболочка (рис. 3). По мере их старения образуется вторичная структура. Первичная клеточная оболочка, как правило, малоспециализирована, имеет более простое строение и меньшую толщину, чем вторичная.

В состав клеточной оболочки входят целлюлоза, гемицеллюлозы, пектиновые вещества, липиды и небольшое количество белка. Компоненты клеточной оболочки являются продуктами жизнедеятельности клетки. Они выделяются из цитоплазмы и претерпевают превращения на поверхности плазмалеммы.

Первичные клеточные стенки содержат из расчета на сухое вещество: 25% целлюлозы, 25% гемицеллюлозы, 35% пектиновых веществ и 1—8% структурных белков. Однако цифры весьма колеблются. Так, в состав клеточных стенок колеоптилей злаков входит до 60—70% гемицеллюлоз, 20—25% целлюлозы, 10% пектиновых веществ. Вместе с тем клеточные стенки эндосперма содержат до 85% гемицеллюлоз. Во вторичных клеточных стенках больше целлюлозы.

Остов клеточной оболочки составляют переплетенные микро- и макрофибриллы целлюлозы. Целлюлоза, или клетчатка ($C_6H_{10}O_5)_n$, представляет собой длинные неразветвленные цепочки, состоящие из 3—10 тыс. остатков β -D-глюкозы, соединенных β -1,4-гликозидными связями. Молекулы целлюлозы объединены в мицеллу, мицеллы объединены в микрофибриллу, микрофибриллы объединены в макрофибриллу (рис. 4). Макрофибриллы, мицеллы и микрофибриллы



рис. 3

Электронно-микроскопическая фотография клеточной стенки с неупорядоченным расположением микрофибрилл целлюлозы и плазмодесмами

соединены в пучки водородными связями. Диаметр мицеллы составляет 5 нм, диаметр микрофибриллы — 25—30 нм, макрофибриллы — 0,5 мкм. Структура микро- и макрофибрилл неоднородна. Наряду с хорошо организованными кристаллическими участками имеются паракристаллические, аморфные.

Микро- и макрофибриллы целлюлозы в клеточной оболочке погружены в аморфную желеобразную массу — *матрикс*. Матрикс состоит из гемицеллюлоз, пектиновых веществ и белка. Гемицеллюлозы, или полуклетчатки, — это производные пентоз и гексоз. Степень полимеризации у этих соединений меньше по сравнению с клетчаткой (150—300 мономеров, соединенные β -1,3- и β -1,4-гликозидными связями). Из гемицеллюлоз наибольшее значение имеют ксилоглюканы, которые входят в состав матрикса первичной клеточной стенки. Это цепочки остатков D-глюкозы, соединенных β -1,4-гликозидными связями,



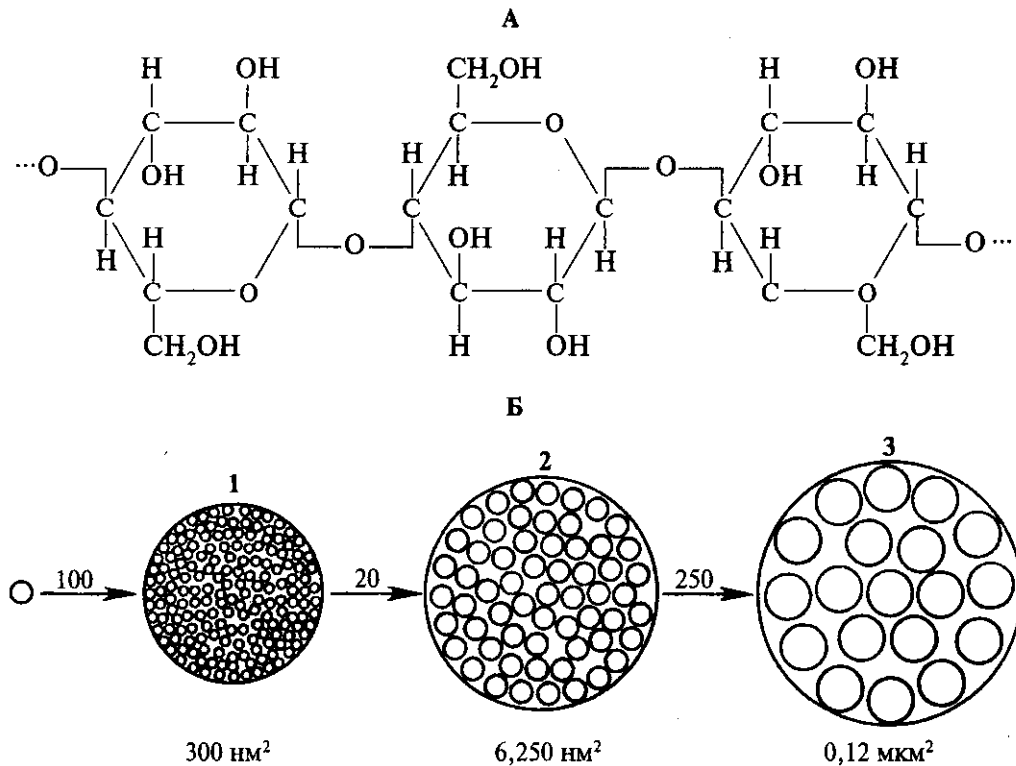


рис. 4

Целлюлоза:

А — структура молекулы целлюлозы;

Б — ассоциации молекул целлюлозы:

1 — мицелла; 2 — микрофибрилла; 3 — макрофибрилла

у которых от шестого углеродного атома глюкозы отходят боковые цепи, главным образом из остатков D-ксилозы. К ксилозе могут присоединяться остатки галактозы и фукозы (рис. 5). Гемичеселлозы способны связываться с целлюлозой, поэтому они формируют вокруг микрофибрилл целлюлозы оболочку, скрепляя их в сложную цепь.

Пектиновые вещества — это полимерные соединения углеводного типа. Они обуславливают высокую оводненность клеточной оболочки. Важнейшим представителем пектиновых веществ являются рамногалактуронаны, представляющие собой цепочку остатков α-D-галактуроновой кислоты (Гк), к которой в ряде

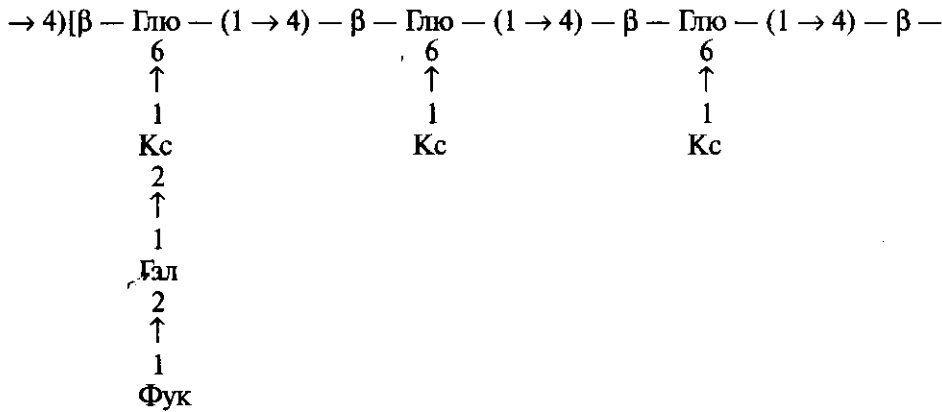


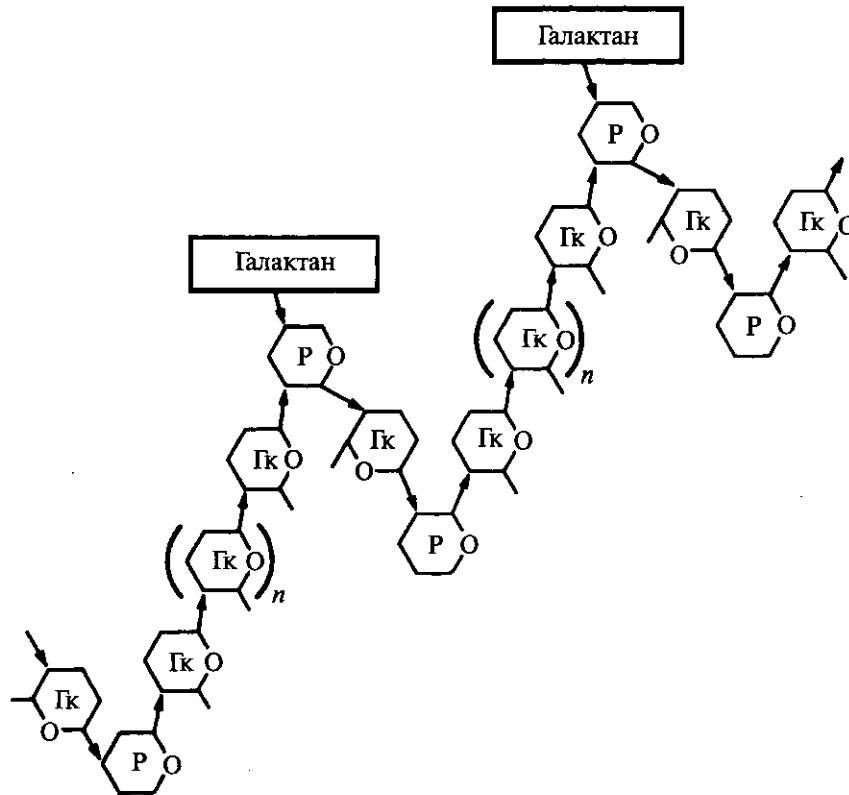
рис. 5

Строение молекулы ксилоглюкана

мест присоединяются остатки рамнозы. Рамноза ($C_6H_{12}O_5$) — производное глюкозы. Вследствие внедрения рамнозы основная цепь этого полисахарида приобретает зигзагообразную форму (рис. 6). В некоторых случаях четвертый углеродный атом рамнозы замещен на галактозу. Пектиновые вещества содержат большое количество карбоксильных групп и могут эффективно связывать ионы двухвалентных металлов, например, Ca^{+2} , что играет роль в объединении компонентов клеточной стенки. Ионы Ca^{+2} могут обмениваться на такие ионы как K^+ и H^+ , что обеспечивает катионообменную способность.

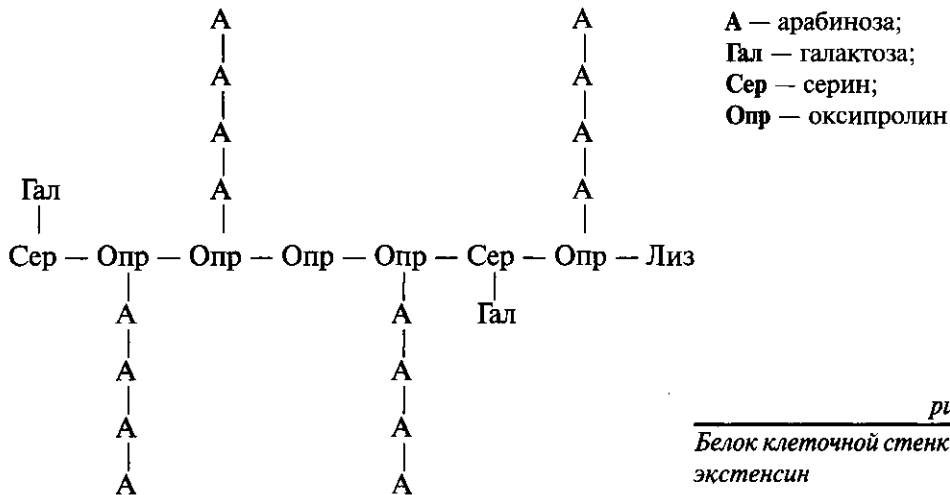
Клеточные стенки содержат также белок экстенсин (до 10%). Это гликопротеид, у которого около 30% всех аминокислот белковой части представлено оксипролином. К оксипролину присоединяются углеводные цепочки, состоящие из четырех остатков моносахара арабинозы (рис. 7). По исследованиям Д. Лампорта, именно цепочки арабинозы придают устойчивость структуре экстенсина. Вместе с тем экстенсин является связующим звеном между полисахаридами, входящими в состав клеточной оболочки, соединяя их в единый каркас. Наряду с этим в состав клеточной оболочки входят специфические углевод-связывающие белки *лектин*ы, согласно современным представлениям участвующие в обеспечении узнавания и взаимодействия клеток, рецепторных свойств, защиты от инфекций. В клеточных оболочках локализован ряд ферментов, по преимуществу гидролаз (глюкозидазы, гликозидазы и др.). Эти ферменты, расщепляя соответствующие связи, могут участвовать в растяжении клеточной оболочки.

Клеточная оболочка способна к утолщению и видоизменению. В результате этого образуется ее вторичная структура. Утолщение оболочки происходит путем



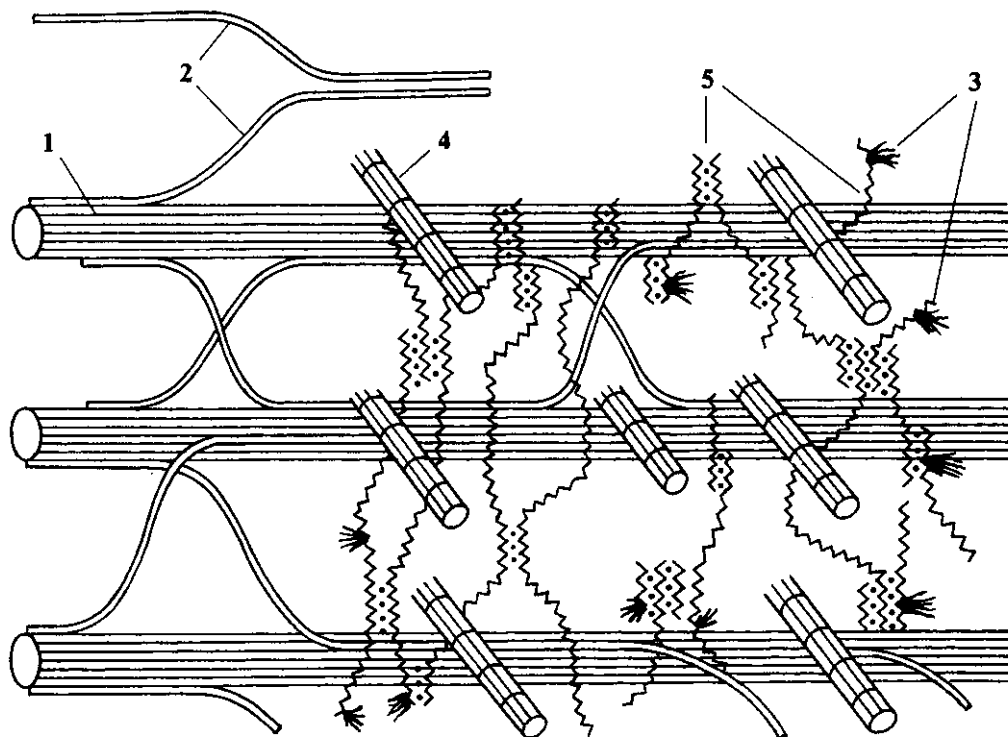
■ рис. 6
Строение молекулы рамногалактуронана

наложения новых слоев на первичную оболочку. Ввиду того, что наложение идет уже на твердую оболочку, фибриллы целлюлозы в каждом слое лежат параллельно, а в соседних слоях — под углом друг к другу. Предполагается, что за ориентацию микрофибрилл целлюлозы ответственны микротрубочки. Этим достигается значительная прочность (и твердость) вторичной оболочки. По мере того как число слоев фибрилл целлюлозы становится больше, и толщина стенки увеличивается, она теряет эластичность и способность к росту. Во вторичной клеточной стенке содержание целлюлозы значительно возрастает (в некоторых случаях до 60% и более). По мере дальнейшего старения клеток матрикс оболочки может заполняться различными веществами — лигнином, суберином. Лигнин — это полимер, образующийся путем конденсации ароматических спир-



тов. Включение лигнина сопровождается одревеснением, увеличением прочности и уменьшением растяжимости. Мономерами суберина являются насыщенные и ненасыщенные оксожирные кислоты. Пропитанные суберином клеточные стенки (опробковение оболочки) становятся труднопроницаемыми для воды и растворов. На поверхности клеточной стенки могут откладываться кутин и воск. Кутин состоит из оксожирных кислот и их солей, выделяется через клеточную стенку на поверхность эпидермальной клетки и участвует в образовании кутикулы. В состав кутикулы могут входить воска, которые также секретирует цитоплазма. Кутикула препятствует испарению воды, регулирует водно-тепловой режим тканей растений.

Исследования позволили дать предположительную модель взаимосвязи и взаиморасположения всех перечисленных веществ в клеточной стенке. Согласно этой модели в первичной клеточной оболочке микрофибриллы целлюлозы располагаются либо беспорядочно, либо перпендикулярно (в основном) продольной оси клетки. Между микрофибриллами целлюлозы находятся молекулы гемицеллюлозы, которые, в свою очередь, связаны через пектиновые вещества с белком. При этом последовательность веществ следующая: целлюлоза — гемицеллюлозы — пектиновые вещества — белок — пектиновые вещества — гемицеллюлозы — целлюлоза (рис. 8). Микрофибриллы целлюлозы и вещества матрикса оболочки связаны между собой. Единственными нековалентными связями являются водородные между целлюлозными микрофибриллами и гемицеллюлозой (по преимуществу ксилоглюканом). Между ксилоглюканом и пектиновыми веществами, так же как и между пектиновыми веществами и белком экстенсином, возникают ковалентные связи.



■ рис. 8

Структура клеточной стенки (по Nach Lucas und Wolf, 1993)

- | | |
|------------------------------|-------------------------|
| 1 — микрофибриллы целлюлозы; | 4 — белок экстенсин; |
| 2 — гемицеллюлоза; | 5 — пектиновые вещества |
| 3 — рамногалактуронан; | |

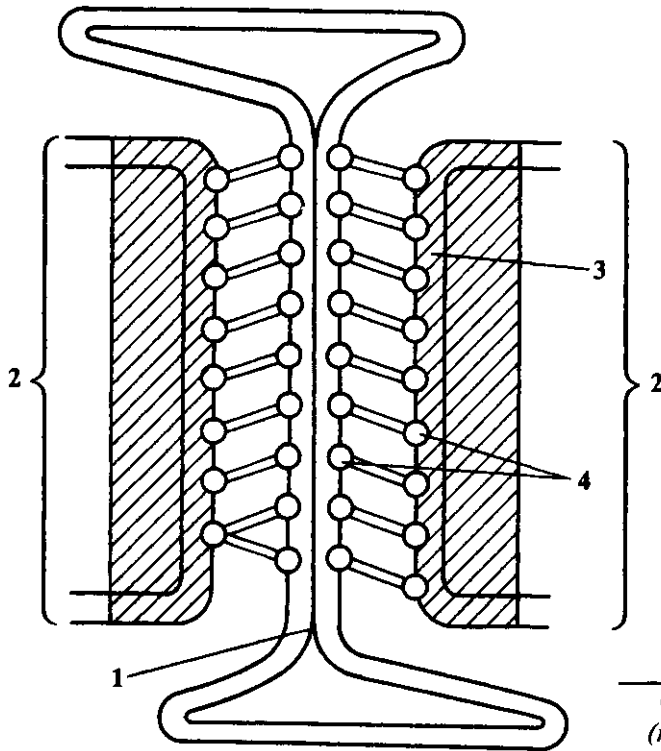
Клеточная стенка растительной клетки пронизана *плазмодесмами*. В клеточной стенке они могут располагаться равномерно или группами. Плазмодесмы обнаружены в клетках всех групп растений, за исключением репродуктивных клеток. На каждые 100 мкм^2 клеточной оболочки имеется примерно 10—30 плазмодесм (рис. 9). Плазмодесма представляет собой канал (пору) шириной до 1 мкм, выстланный плазмалеммой. В центре поры имеется десмотрубка, которая образована мембранами эндоплазматической сети соседних клеток (рис. 10). Десмотрубка окружена белками и слоем цитоплазмы, которая соединяется с цитоплазмами соседних клеток. Благодаря плазмодесмам цитоплазма всех клеток



- 1 — плазмодесма;
- 2 — клеточная стенка;
- 3 — плазмалемма;
- 4 — эндоплазматический ретикулум с прикрепленными везикулами

рис. 9

Плазмодесмы на продольном срезе клеточной оболочки
(по Н.В. Парамоновой)



- 1 — десмотрубка;
- 2 — клеточная стенка;
- 3 — плазмалемма;
- 4 — белки

рис. 10

Схема строения плазмодесмы
(по Nach Lucas und Wolf, 1993)





объединена в единое целое — *симпласт*. Взаимосвязанная система клеточных стенок и межклеточных промежутков называется *апопласт* (*свободное пространство*). Симпласт и апопласт являются важнейшими путями передвижения воды и минеральных веществ между клетками. Одним из путей регуляции транспортной функции является подвижность структуры плазмодесм (Ю.В. Гамалей) и объем свободного пространства.

Толщина клеточной стенки колеблется у разных видов растений от десятых долей до 10 мкм. Так, клетки кортикальной паренхимы более тонкие, а специализированные клетки эпидермиса, ксилемы, флоэмы и другие — более толстые. У клетки отдельные стороны клеточной стенки могут различаться по толщине, количеству плазмодесм. Клеточная стенка внешней стороны клетки эпидермиса толще, имеет меньше плазмодесм, чем внутренняя сторона этой клетки.

Между клеточными оболочками двух соседних клеток в местах их соприкосновения имеется так называемая срединная пластинка; в состав срединной пластинки входят пектиновые вещества, главным образом в виде пектатов кальция (кальциевая соль пектиновой кислоты). Эти вещества как бы цементируют, склеивают растущие клетки. При недостатке кальция пектиновые вещества превращаются в слизь, наблюдается ослизнение ткани, и клетки разъединяются (мацерация ткани). При созревании плодов пектиновые вещества срединных пластинок, склеивающие клетки, переходят в растворимую форму и благодаря этому плоды становятся мягкими. Срединная пластинка является первым слоем, образующимся при делении клетки.

Клеточная оболочка способна к эластическому (обратимому) и пластическому (необратимому) растяжению. Эластическое растяжение происходит под влиянием развивающегося в клетке давления воды (тургорного давления). Макрофибриллы целлюлозы (см. рис. 3) не связаны между собой и скреплены только матриксом. Они под влиянием давления как бы раздвигаются, клеточная оболочка становится тоньше. Пластическое необратимое растяжение это собственно рост клеточной оболочки. Рост клеточной оболочки начинается с ее разрыхления. Поскольку микрофибриллы практически не растягиваются в длину, то для того, чтобы произошло растяжение оболочки, они должны скользить вдоль оси растяжения, удаляясь друг от друга. Способность микрофибрилл скользить друг около друга очень важна для обеспечения роста растяжением. Чем это скольжение проходит легче, тем пластичнее клеточная стенка. Легкость скольжения обусловлена водородными связями между микрофибриллами целлюлозы и ксиллоглюканом (пектиновыми веществами). Особенностью этих связей является их лабильность — легкое разрушение и возобновление, не требующее значительных энергетических затрат. После того как растяжение клетки произошло, между вновь образовавшимися микрофибриллами целлюлозы и веществами матрикса возникают связи. Подкисление увеличивает растяжимость клеток. В этом важную роль играет экстенсин. Показано, что этот белок катализирует зависимое



от рН растяжение клеточных стенок. На размягчение клеточных стенок также влияют ферменты глюканы, которые вызывают распад ксиллоглюкана.

Клеточные стенки неактивны и достаточно устойчивы, что и обеспечивает выполнение механической и защитной функции. Однако под влиянием патогенов они могут в течение секунд модифицироваться. Причем, молекулы, образующиеся при распаде материала клеточных стенок, играют роль сигналов, информируя растительный организм об инфекции и выполняя защитную роль. Показано, что разрушение клеточных стенок может приводить к накоплению олигосахаридов, способных стимулировать синтез сигнальных молекул (фитоалексинов, этилена и др.), которые в соединении с патогеном обуславливают дальнейший сигнал, рост и морфогенез у изолированных частей (И.А. Тарчевский).

■ ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма — сложная многокомпонентная, пластичная, дифференцированная система, включающая ряд мембранных и немембранных структур. Именно в цитоплазме протекают основные процессы метаболизма. С помощью центрифугирования цитоплазму можно разделить на две примерно равные части. Все органоиды, как более тяжелые, окажутся в осадке. Надосадочная жидкость и будет представлять основное вещество цитоплазмы — *гиалоплазму*.

Основная плазма, или гиалоплазма, представляет собой среду, в которую погружены все органоиды клетки. Во взаимодействии с ней и через нее осуществляются внутриклеточные транспортные процессы, а соответственно связь между отдельными органеллами. В ней протекают многие важнейшие биохимические процессы, локализованы многочисленные ферменты.

Гиалоплазма — не бесструктурная масса. Она имеет дифференцированную сложную, но легко перестраивающуюся структуру, от состояния которой зависят такие процессы жизнедеятельности, как внутриклеточный транспорт везикул и органелл, активность ферментативных процессов, их пространственная локализация. Структура гиалоплазмы раскрыта благодаря применению иммунофлуоресцентной микроскопии. Гиалоплазма включает сложную сеть белков (цитоскелет), состоящую из микрофиламентов и микротрубочек. Цитоскелет играет важную роль в процессах митоза, мейоза, внутриклеточного движения цитоплазмы (циклоза), образования клеточных стенок, транспорте воды и др.

Микрофиламенты — тонкие белковые нити диаметром 5—7 нм, представляющие собой длинные цепочки глобулярного белка актина. Обнаружены также особые белки, связывающие между собой микрофиламенты с образованием сети. Именно от связывающих белков зависит организация микрофиламентов. Вся эта структура очень лабильна. Под влиянием различных воздействий (большое значение имеет концентрация кальция) микрофиламенты распадаются на отдельные фрагменты и вновь собираются. Это определяет такие свойства





цитоплазматического матрикса, как изменения вязкости, подвижность, переход из состояния геля в золь и обратно.

Микротрубочки — полые цилиндрические органеллы диаметром 20—25 нм, достигающие в длину нескольких микрометров. Предполагают, что стенки микротрубочек толщиной 5—8 нм состоят из цепочек глобулярного белка тубулина, свернутых спирально. Микротрубочки могут разрушаться и снова возникать. С микротрубочками связано движение цитоплазмы, участие в различного рода перемещениях органелл. Предполагается участие микротрубочек в построении клеточных стенок.

Рибосомы — это компактные рибонуклеопротеидные частицы диаметром около 20 нм, лишенные мембран. Они состоят из белка и особого типа рибонуклеиновой кислоты — рибосомальной (рРНК). В каждой клетке несколько десятков тысяч рибосом. Они расположены не только в цитоплазме, но и в ядре, в митохондриях, в пластидах. В связи с этим различают два типа рибосом: 80S — цитоплазматические и 70S — локализованные в органеллах. Рибосомы прокариот имеют также коэффициент седиментации 70S (коэффициент седиментации характеризует скорость осаждения частиц при ультрацентрифугировании). Основная функция рибосом — синтез белка.

Рибосомы состоят из двух субъединиц: большой и малой. В большую субъединицу входят одна высокомолекулярная РНК и две низкомолекулярные, в малую субъединицу — одна молекула высокомолекулярной РНК. В состав рибосом входит также несколько десятков разных молекул белка. РНК и белки объединены в рибосомах в нуклеопротеидный тяж. Рибосомальная РНК представляет одинарную цепочку нуклеотидов, однако в результате взаимодействия между отдельными звеньями цепочка частично спирализована. Спирализованные участки составляют примерно 70% от всей длины цепочки, они непостоянны, возникают и разрушаются.

Образование рибосом происходит путем самосборки. Работами А.С. Спирина показана возможность частичной реконструкции рибосомальных частиц из составляющих их РНК и белка. Составные части рибосом образуются в ядре. Так, рРНК синтезируется в ядре, используя в качестве матрицы ядерную ДНК, а рибосомальные белки синтезируются в ядрышке. Синтез рРНК и рибосомального белка строго скоординирован, благодаря чему в клетке никогда не образуется избыточного количества этих соединений. Предполагают, что тяж РНК определенным образом свернут и по неспирализованным участкам с ним взаимодействуют молекулы белка. В основном связь между молекулами РНК и белками осуществляется с помощью иона Mg^{+2} . Двухвалентные катионы магния и кальция обеспечивают также ассоциацию субъединиц рибосом.

Рибосомы могут находиться в цитоплазме в свободном состоянии, а могут прикрепляться к мембранам эндоплазматического ретикулума (шероховатый ЭПР). При синтезе белка несколько рибосом могут связываться молекулой



матричной, или информационной РНК в *полисоме* (полирибосому). Это обеспечивает одновременное транслирование одной молекулы мРНК несколькими рибосомами.

Мембраны. Трудно переоценить значение мембран в жизни клетки и организма. Мембраны отделяют внутреннюю среду от внешней, разделяют клетку на отдельные компартменты (отсеки). Мембраны определяют возможность проникновения в клетку и выход из нее и отдельных органелл различных веществ (проницаемость). На поверхности мембран локализованы различные рецепторы, в том числе и рецепторы гормонов. На мембране или даже в самих мембранах упорядоченно располагаются полиферментные комплексы, проходят важнейшие процессы жизнедеятельности (перенос электронов в дыхательной цепи, окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование). Таким образом, мембраны принимают участие во всех проявлениях жизнедеятельности, включая регуляцию активности организма и его реакцию на внешние воздействия.

Большинство мембран имеет сходный химический состав — примерно равное количество белков и липидов (60—40%) и небольшое количество (менее 10%) углеводов. Вместе с тем, мембраны с биосинтетической функцией, например, внутренняя мембрана митохондрий, содержат меньше липидов и больше белков, чем внешняя.

Среди липидов значительная доля принадлежит фосфолипидам. Эти полярные липиды являются сложными эфирами трехатомного спирта глицерина. У фосфолипидов две гидроксильные группы в молекуле глицерина замещены жирными кислотами, а третья — фосфорной кислотой. К фосфорной кислоте могут быть присоединены различные полярные соединения, чаще всего аминокислоты — этаноламин или холин. Важнейшим свойством молекул фосфолипидов является полярность, так как они содержат полярную гидрофильную головку (глицерин, фосфорная кислота, аминокислота) и два гидрофобных углеводородных хвоста (*рис. 11*). В мембранах растительной клетки важное значение имеет фосфатидилглицерин, содержащий в своем составе не аминокислоту, а глицерин. Это главный фосфолипид фотосинтетического аппарата растений и единственный фосфолипид цианобактерий. От фосфолипидов во многом зависит проницаемость мембран; они поддерживают ее структуру. Фосфолипиды влияют на активность белков — ферментов, входящих в состав мембран, изменяя их конформацию, а также создавая гидрофобную среду, благоприятствующую их действию. Наряду с фосфолипидами в состав мембран входят глико- и сульфолипиды. Гликолипиды, характерные для растительной клетки, вместо остатка фосфорной кислоты содержат производные сахаров.

Мембраны представляют собой тонкие (6—10 нм) замкнутые липопротеидные пласты. Вследствие этого у них нет свободных концов, и гидрофобные участки фосфолипидов не контактируют с водой. С этим же связано спонтанное образование различных везикул (пузырьков).



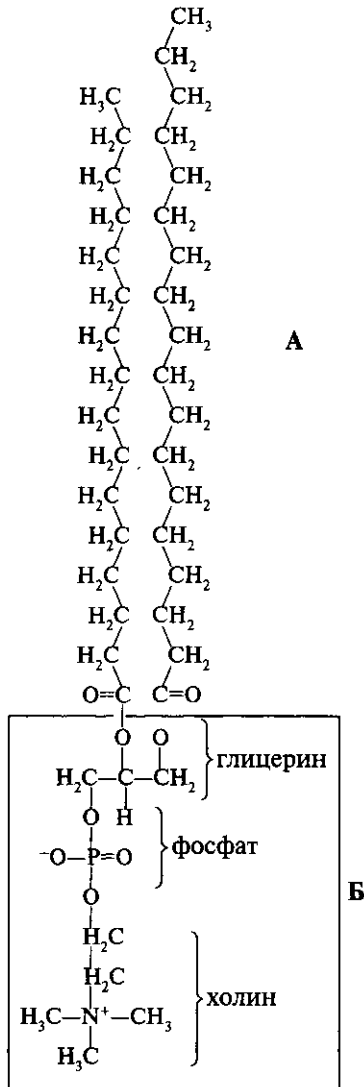


рис. 11
Структура фосфолипида
(фосфатидилхолин):

А — неполярные хвосты;
Б — полярная голова

Структура мембран до настоящего времени не может считаться раскрытой. Разрешающая сила электронного микроскопа недостаточна, чтобы увидеть расположение молекул внутри мембран, в связи с этим большинство гипотез о структуре мембран покоится на определенных допущениях. Эти допущения основывались на том, что мембраны под электронным микроскопом имеют трехслойное строение. Еще в 1935 г. Дж. Даниэлли и Г. Даусон создали трехслойную модель мембраны, которая получила название «бутербродной». Согласно этой модели основу мембраны составляет двойной слой липидных молекул, обращенных друг к другу гидрофобными участками. С двух сторон располагаются сплошным слоем белки. Однако с использованием современных методов исследования показано, что многие свойства мембран нельзя объяснить с помощью этой модели. Так, методом замораживания со скалыванием было показано, что белки мембраны, состоящие по преимуществу из гидрофобных аминокислот, могут находиться внутри двойного слоя липидов в углеводородной фазе.

Наибольшее распространение получила модель жидкостно-мозаичной структуры мембран (С. Сингер и Дж. Николсон, 1972), согласно которой двойной слой полярных липидов, представляющий структурную основу мембраны, не является непрерывным. Мембрана как бы прошивается белковыми молекулами (рис. 12). При этом различают белки: 1) интегральные, пронизывающие всю толщу мембран; 2) полуинтегральные, погруженные в мембрану примерно наполовину; 3) периферические, располагающиеся на поверхности мембран, но не образующие сплошного слоя. Глобулы интегральных и полуинтегральных белков связаны с липидами гидрофильно-гидрофобными взаимодействиями. Однако многие белки непрочно связаны с липидами и могут перемещаться в «липидном озере», в котором они как бы плавают. Предполагают, что молекулы некоторых

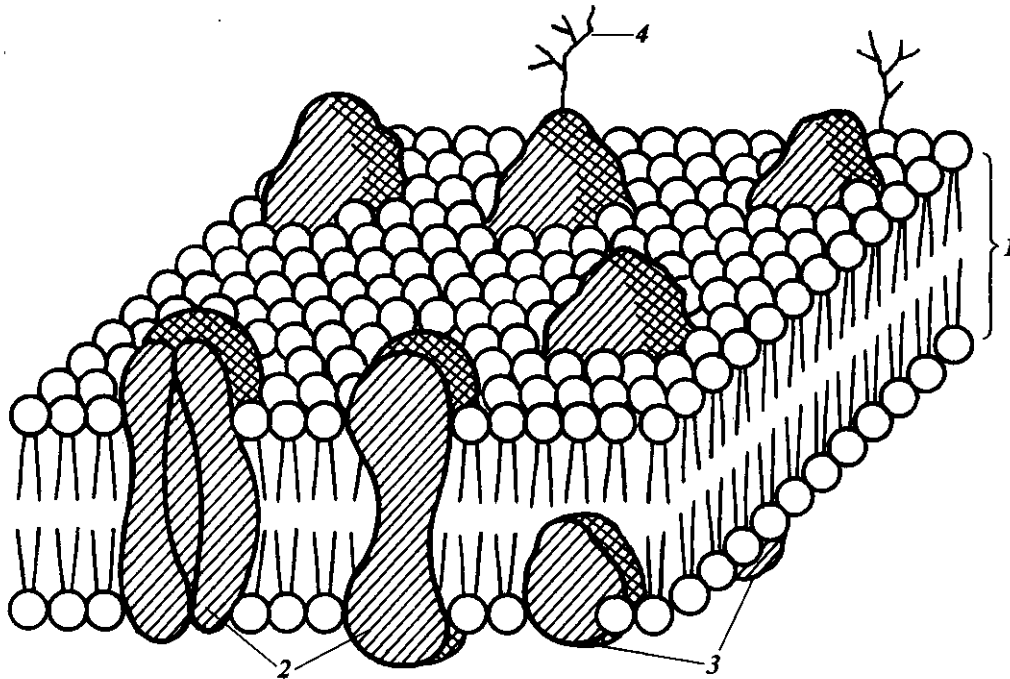


рис. 12

Схема строения мембраны (по П. Рейвну и др., 1990):

- 1 — липидный бислой;
- 2 — интегральные белки;
- 3 — периферические белки;
- 4 — углеводы

белков-ферментов могут вращаться в мембране и этому способствует изменение их конформации. Молекулы липидов тоже меняют свое расположение в пределах бислоя. Это может быть смена мест внутри слоя (латеральная диффузия), а также перескок (флип-флоп) с одной стороны мембраны на другую. Миграция и белков, и липидов осуществляется как путем диффузии, так и активным путем, идущим с использованием энергии. Флип-флоп требует обязательной затраты энергии. Обнаруженная способность к свободному передвижению в мембранах подтверждает представление о жидкостном состоянии мембран, а происходящие изменения расположения компонентов мембран — об их динамичности.

Необходимо помнить, что липиды различаются по размерам, конфигурации, заряду (фосфоглицериды, гликолипиды и др.). В разных мембранах возможно их различное сочетание. Различны и мембранные белки. Вероятно, в зависимости



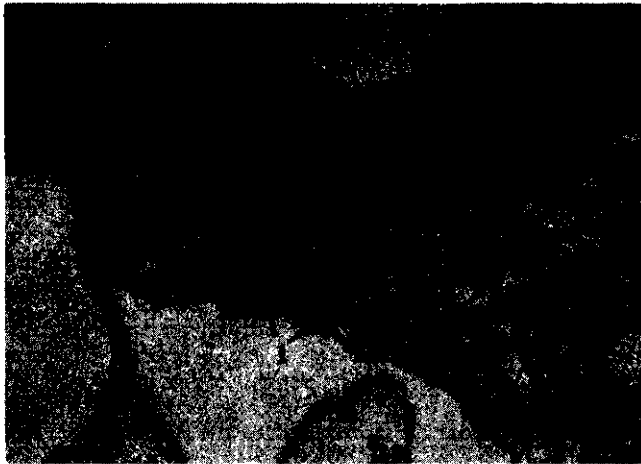
от липидов и белков, входящих в состав той или иной мембраны, характер ее структуры различен. Липиды находятся при физиологических условиях в жидком (разрыхленном) состоянии, что обеспечивается присутствием ненасыщенных жирных кислот.

Исследования последних лет выявили существенное различие в структуре внутренней и наружной поверхности мембран, их асимметричность. К белкам на наружной поверхности мембраны присоединяются углеводы с образованием гликопротеидов. Эти вещества имеют значение в образовании тканей, а также играют роль «ярлыка» клетки, участвуя в их взаимодействии. Асимметричным может быть и расположение разных липидов. Именно асимметрия обуславливает то обстоятельство, что в большинстве случаев мембраны проницаемы для веществ в одном направлении.

Поверхностная одинарная мембрана — *плазмалемма* — отграничивает толщу цитоплазмы от пектоцеллюлозной оболочки. От свойств плазмалеммы во многом зависит характер обмена между внешней средой и клеткой. Вся поверхность плазмалеммы покрыта глобулярными частицами. Полагают, что в этих частицах сосредоточены ферменты, участвующие в образовании клеточной оболочки. Плазмалемма обладает полупроницаемостью, хотя и не идеальной. Она хорошо проницаема для воды и значительно слабее для растворенных веществ. В связи с этим показано, что белки, расположенные в плазмалемме, приспособлены к избирательному транспорту отдельных веществ и воды. Мембранные белки, образующие внутри мембраны каналы, проницаемые для воды, носят название *аквапорины*. Ряд белков плазмалеммы осуществляет рецепторную функцию, в частности, связываясь с гормонами. Имеются данные, что в периоды активного роста поверхность плазмалеммы становится волнистой. В процессе роста клетки наблюдается быстрое увеличение поверхности плазмалеммы. Это происходит путем присоединения к ней уже сформированных участков мембран, принадлежащих пузырькам аппарата Гольджи.

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) или эндоплазматическая сеть — сложная система каналов, окруженных мембранами (6—7 нм), пронизывающая всю толщу цитоплазмы. Каналы имеют расширения — цистерны, которые могут обособляться в крупные пузырьки и сливаться в вакуоли. Каналы и цистерны ЭПР заполнены электронно-прозрачной жидкостью, содержащей растворимые белки и другие соединения. К мембране ЭПР могут быть прикреплены рибосомы. Благодаря этому поверхность мембран становится шероховатой (*рис. 13*). Такие мембраны носят название гранулярных, в отличие от гладких — агранулярных. Мембраны ЭПР связаны с мембраной ядра. Имеются данные, что эндоплазматический ретикулум возникает благодаря выростам, образующимся на наружной ядерной мембране. С другой стороны ядерная оболочка воссоздается из пузырьков ЭПР на стадии телофазы.

Физиологическое значение эндоплазматического ретикулума многообразно. Мембраны ЭПР разделяют клетку на отдельные отсеки (компарменты) и тем



- 1 — эндоплазматический ретикулум;
2 — хлоропласт

рис. 13

Шероховатый эндоплазматический ретикулум с прикрепленными рибосомами в мезофилле листа (по Н.В. Парамоновой)

самым предупреждают случайные взаимодействия веществ. Каналы ЭПР могут использоваться для внутри- и межклеточного транспорта различных веществ. Они соединены с перинуклеарным пространством (между ядерными мембранами). ЭПР участвует в формировании структуры плазмодесм (с. 18). Все это указывает на важнейшую роль ЭПР в осуществлении взаимосвязи между разными частями клетки и в межклеточных контактах.

В мембранах эндоплазматического ретикулума содержатся ферменты обмена фосфолипидов и стероидов. На гладком (агранулярном) ЭПР идет синтез липидов, входящих в состав мембран. На шероховатом (гранулярном) ЭПР синтезируются мембранные белки и белки, которые переносятся в вакуоль или из клетки. Показано, что все секретируемые белки и большинство интегральных мембранных белков имеют гидрофобную последовательность из 18—30 аминокислот (т. н. сигнальная последовательность). Это имеет значение в обособлении синтезируемых белков от содержимого клетки, что особенно важно при образовании белков-ферментов. Таким образом, ЭПР участвует не только в синтезе белков, а также в накоплении и доставке к местам их использования. Эндоплазматическая сеть очень лабильна, она может возникать и разрушаться. В молодых, только что образовавшихся, клетках эндоплазматическая сеть развита слабо. Сильное развитие ЭПР наблюдается в клетках в период их интенсивного роста.

Аппарат Гольджи представляет собой стопки цистерн — уплощенных мешочков, окруженных мембранами (рис. 14). Кроме цистерн имеется ряд сферических пузырьков диаметром до 60 нм, связанных с цистернами, и крупные прозрачные вакуоли — везикулы. Белки, составляющие цистерны аппарата Гольджи, связываются между собой и образуют *диктиосомы*, которые распределены в растительной



рис. 14
Аппарат Гольджи с отпочковывающимися пузырьками
(по Н.В. Парамоновой)

клетке по всей цитоплазме. Аппарат Гольджи имеет два конца, два полюса: на одном полюсе, формирующем, образуются новые цистерны, на втором полюсе, секретирующем, происходит образование пузырьков. И тот, и другой процесс происходят непрерывно: по мере того как одна цистерна образует пузырьки и, таким образом, расформируется, ее место занимает другая цистерна. Расстояние между отдельными цистернами постоянно (20—25 нм).

Одна из основных функций аппарата Гольджи — это накопление и секреция веществ и, прежде всего углеводов, что проявляется в его участии в формировании клеточной оболочки и плазмалеммы. Одновременно цистерны аппарата Гольджи, по-видимому, могут служить для удаления некоторых веществ, выработанных клеткой.

Вакуоль — полость, заполненная клеточным соком и окруженная мембраной (тонопластом). В молодой клетке обычно имеется несколько мелких вакуолей (провакуолей). В процессе роста клетки образуется одна центральная вакуоль, которая может занимать до 90% объема клетки. В образовании вакуоли могут участвовать пузырьки, отделяющиеся от аппарата Гольджи. Возможно образование «вторичных» вакуолей из участков цитоплазмы, изолированных мембраной эндоплазматического ретикулума, в которых с помощью гидролитических ферментов произошло переваривание веществ. Из мембран эндоплазматической сети и возникает, по-видимому, тонопласт. Тонопласт обладает избирательной проницаемостью, в нем локализована система активного транспорта веществ. Во многих случаях вещества, проникающие через плазмалемму, не проникают через тонопласт и не попадают в вакуоль. Вакуоль содержит клеточный сок, в котором растворены соли, органические кислоты, сахара, ферменты, метаболиты (алкалоиды, фенолы) и другие соединения. В связи с этим она определяет





осмотическое поглощение воды, что особенно важно при росте растяжением и для поддержания тургора клетки. В вакуолях ряда клеток содержится пигмент (антоциан), который обуславливает окраску цветков, плодов, а также частично осеннюю окраску листьев.

Вакуоли — это место, где могут накапливаться и сохраняться запасные питательные вещества (сахароза, минеральные соли и др.), если в данный момент клетка в них не нуждается. В вакуолях содержится много протеолитических ферментов, таких как протеазы, рибонуклеазы, гликозидазы и др. Предполагают участие этих ферментов в образовании веществ клеточных стенок. Показано, что богатые белками-ферментами вакуоли прорастающих семян (т. н. содержащие белок вакуоли) обеспечивают гидролиз белков до аминокислот и синтез новых белков, необходимых для формирования проростка.

В вакуоль также экскретируются различные клеточные отбросы, которые затем могут там перерабатываться и обезвреживаться. Тонoplast может образовывать инвагинации. При этом часть цитоплазмы включается в вакуоль и там подвергается действию различных ферментов (переваривается).

✓ **Лизосомы** — органеллы диаметром до 2 мкм — окружены мембраной, возникшей из мембран эндоплазматической сети или аппарата Гольджи. Внутренняя полость лизосом заполнена жидкостью, в которой содержатся ферменты, главным образом гидролитические (протеазы, нуклеазы, липазы и др.). Ферменты, катализирующие процессы распада и сосредоточенные в лизосомах, благодаря мембране оказываются изолированными от остального содержимого клетки. Это имеет большое значение, так как предупреждает распад веществ, в частности белков, находящихся вне лизосом. Вместе с тем в лизосомах может происходить разрушение чужеродных веществ, попавших в клетку.

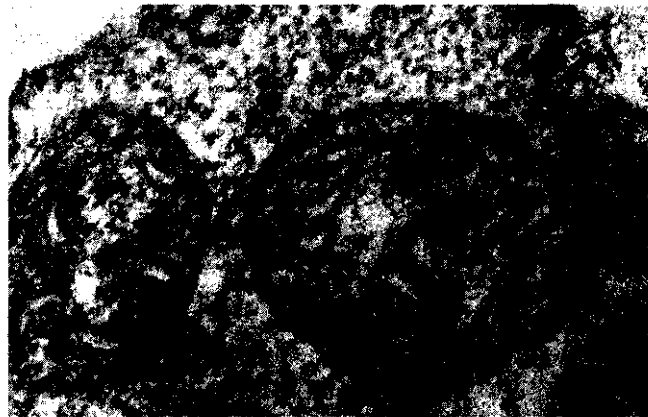
✓ **Микротельца** — это окруженные одинарной мембраной пузырьки сферической формы, более мелкие, чем лизосомы. Их диаметр равен 0,5—1,5 мкм. Микротельца возникают из ЭПР. Основная функция — накопление и изоляция ферментов. **Пероксисомы** содержат ряд окислительных ферментов (каталаза, гликолатоксидаза и др.) и осуществляют окисление различных соединений с образованием перекиси водорода H_2O_2 . В пероксисомах проходят отдельные этапы процесса фотодыхания. Другой тип микротельца **глиоксисомы** встречаются в масличных семенах и в других тканях растений, накапливающих масла. Содержат те же ферменты, что и пероксисомы, а также ферменты глиоксалатного цикла, которые участвуют в расщеплении запасных жиров до сахаров. В проростках этот процесс используется как поставщик энергии для роста. В растительной клетке масла собираются в специальные органеллы, которые иногда называют липидными тельцами или **олеосомами**. Они окружены однослойной мембраной, состоящей из фосфолипидов, которые гидрофобной частью повернуты внутрь к полости органеллы. В мембране имеются специальные белки олеосины. Липиды олеосом при прорастании семян разрушаются и с помощью ферментов глиоксисом подвергаются изменениям.





■ МИТОХОНДРИИ

Митохондрии — «силовые» станции клетки, в них локализована большая часть реакций дыхания (аэробная фаза). В митохондриях происходит аккумуляция энергии дыхания в аденозинтрифосфате (АТФ). Энергия, запасаемая в АТФ, служит основным источником для физиологической деятельности клетки. Митохондрии обычно имеют удлинённую палочковидную форму длиной 4—7 мкм и диаметром 0,5—2 мкм (рис. 15). Число митохондрий в клетке может быть различным от 500 до 1000 и зависит от роли данного органа в процессах энергетического обмена. Однако в некоторых организмах (дрожжах) имеется лишь одна гигантская митохондрия.



■ рис. 15
Электронно-микроскопическая фотография митохондрий (по Н.В. Парамоновой)

Химический состав митохондрий несколько колеблется. В основном это белково-липидные органеллы. Содержание белка в них составляет 60—65%, причем структурные и ферментативные белки содержатся примерно в равной пропорции, а также около 30% липидов. Очень важно, что митохондрии содержат нуклеиновые кислоты: РНК — 1% и ДНК — 0,5%. В митохондриях имеется не только ДНК, но и вся система синтеза белка, в том числе рибосомы. Митохондрии окружены двойной мембраной. Толщина мембран составляет 6—10 нм. Мембраны митохондрий на 70% состоят из белка. Фосфолипиды мембран представлены фосфатидилхолином, фосфатидилэтаноламином, а также специфическими фосфолипидами, например, кардиолипином. Мембраны митохондрий не пропускают H^+ и служат барьером для их транспорта. Это важнейшее свойство лежит в основе образования электрохимического градиента. Между мембранами находится заполненное жидкостью перимитохондриальное пространство, равное 10 нм. Внутреннее пространство митохондрий заполняет матрикс в виде





студнеобразной полужидкой массы. В матриксе сосредоточены ферменты цикла Кребса.

Внутренняя мембрана дает выросты — кристы, расположенные перпендикулярно продольной оси органеллы и перегородивающие все внутреннее пространство митохондрий на отдельные отсеки (рис. 16). Однако, поскольку выросты-перегородки неполные, между этими отсеками сохраняется связь. Мембраны митохондрий обладают большой прочностью и гибкостью. Во внутренней мембране локализована дыхательная цепь (цепь переноса электронов). На внутренней поверхности внутренней мембраны митохондрий равномерно расположены грибовидные частицы. Каждая митохондрия содержит 10^4 — 10^5 таких грибовидных частиц, которые представляют собой фермент АТФ-синтазу, катализирующую образование АТФ.

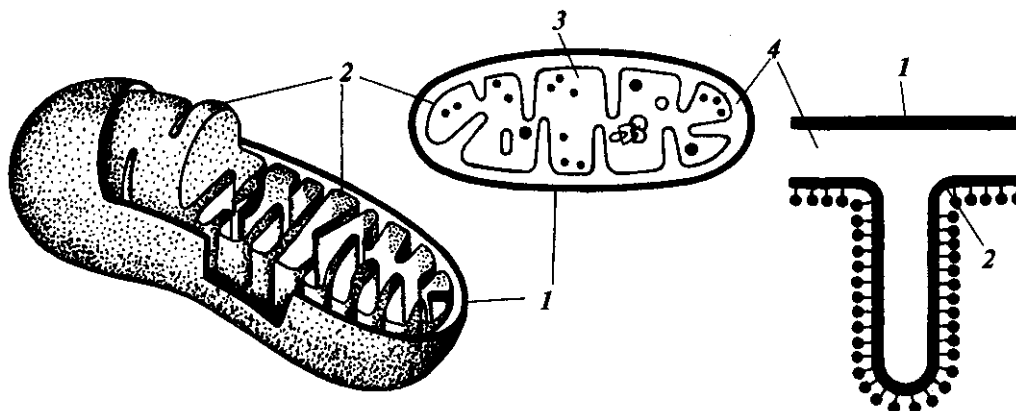


рис. 16

Схема строения митохондрии:

- | | |
|--------------------------|---------------------------------------|
| 1 — наружная мембрана; | 3 — матрикс; |
| 2 — внутренняя мембрана; | 4 — перимитохондриальное пространство |

Митохондрии способны к движению. Это имеет большое значение в жизни клетки, так как митохондрии передвигаются к тем местам, где идет усиленное потребление энергии. Они могут ассоциировать друг с другом, как путем тесного сближения, так и при помощи связующих тяжей. Наблюдаются также контакты митохондрий с эндоплазматической сетью, ядром, хлоропластами. Известно, что митохондрии способны к набуханию, а при потере воды — к уменьшению объема.

В растущих клетках в митохондриальном матриксе количество крист растет — это коррелирует с увеличением интенсивности дыхания. В процессе дыхания



ультраструктура митохондрий меняется. В том случае, если в митохондриях протекает активный процесс преобразования энергии окисления в энергию АТФ, внутренняя часть митохондрий становится более компактной.

Митохондрии имеют свой онтогенез. В меристематических клетках можно наблюдать инициальные частицы, которые представляют собой округлые образования, окруженные двойной мембраной. Диаметр таких инициальных частиц составляет 50 нм. По мере роста клетки инициальные частицы увеличиваются в размере, удлиняются и их внутренняя мембрана образует выросты, перпендикулярные оси митохондрий. Вначале образуются промитохондрии. Они еще не достигают окончательного размера и имеют мало крист. Из промитохондрий образуются митохондрии. Сформировавшиеся митохондрии делятся путем перетяжки или почкованием.

Свойства митохондрий (белки, структура) закодированы частично в ДНК митохондрий, а частично в ядре. Так, митохондриальный геном кодирует белки рибосом и частично систему переносчиков электронотранспортной цепи, а в геноме ядра кодирована информация о белках-ферментах цикла Кребса. Сопоставление размеров митохондриальной ДНК с числом и размером митохондриальных белков показывает, что в ней заложено информации почти для половины белков. Это и позволяет считать митохондрии, как и хлоропласты, полуавтономными, т. е. не полностью зависящими от ядра. Они имеют собственную ДНК и собственную белоксинтезирующую систему, и именно с ними и с пластидами связана так называемая цитоплазматическая наследственность. В большинстве случаев это наследование по материнской линии, так как инициальные частицы митохондрий локализованы в яйцеклетке. Таким образом, митохондрии всегда образуются от митохондрий.

Широко обсуждается вопрос, как рассматривать митохондрии и хлоропласты с эволюционной точки зрения. Еще в 1921 г. русский ботаник Б.М. Козо-Поланский высказал мнение, что клетка — это *симбиотрофная система*, в которой сожительствует несколько организмов. В настоящее время эндосимбиотическая теория происхождения митохондрий и хлоропластов является общепринятой. Согласно этой теории, митохондрии — это в прошлом самостоятельные организмы. По мнению Л. Маргелис (1983), это могли быть зубактерии, содержащие ряд дыхательных ферментов. На определенном этапе эволюции они внедрились в примитивную, содержащую ядро, клетку. Оказалось, что ДНК митохондрий и хлоропластов по своей структуре резко отличается от ядерной ДНК высших растений и сходна с бактериальной ДНК (кольцевое строение, нуклеотидная последовательность). Сходство обнаруживается и по величине рибосом. Они мельче цитоплазматических рибосом. Синтез белка в митохондриях, подобно бактериальному, подавляется антибиотиком хлорамфениколом, который не влияет на синтез белка на рибосомах эукариот. Кроме того, система переноса электронов у бактерий расположена в плазматической мембране, что напоминает





организацию электронтранспортной цепи во внутренней митохондриальной мембране.

■ ЯДРО

Ядро открыто Р. Брауном в 1831 г. Значение ядра определяется, прежде всего, наличием в нем дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Исследования полностью доказали уникальную роль ДНК в передаче наследственных свойств. Наряду с ядерной имеется цитоплазматическая наследственность, которая связана с ДНК, локализованной в органеллах. Однако количество ДНК в ядре во много раз превышает количество цитоплазматической ДНК.

Обычно в клетке одно ядро. Однако бывают и многоядерные клетки. Диаметр ядра колеблется от 5 до 20 мкм; благодаря относительно большому размеру эта клеточная структура хорошо видна в световой микроскоп. Форма ядра бывает различной: *сферической, удлинённой, дисковидной*. Расположение ядра в клетке непостоянно. В молодой растительной клетке чаще всего ядро расположено ближе к ее центру. Во взрослых клетках ядро смещается к периферии, что связано с появлением крупной центральной вакуоли.

Химический состав ядра представлен, главным образом, нуклеиновыми кислотами и белками. Так, изолированные ядра клеток гороха содержат ДНК — 14%, РНК — 12%, основных белков — 22,6%, прочих белков — 51,3%.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран толщиной около 8 нм каждая, разделенных между собой перинуклеарным пространством шириной 20—30 нм, которое заполнено жидкостью. Внешняя мембрана на поверхности имеет сложную складчатую структуру, местами соединенную с эндоплазматической сетью. На внешней мембране расположено большое количество рибосом. Внутренняя мембрана может давать впячивания. Ядерная оболочка имеет поры. На 1 мкм² ядерной оболочки насчитывается от 10 до 100 пор диаметром около 20 нм. Поры — сложное образование; они имеют форму часового стекла, которое окружено как бы ободком. Ободок состоит из отдельных белковых гранул. В центре поры расположена центральная гранула, соединенная нитями с гранулами ободка. Поры ядра — динамичные образования, они могут открываться и закрываться. Таким путем может осуществляться регуляция обмена между ядром и цитоплазмой.

Внутреннее строение ядра меняется в зависимости от его состояния. Различают два периода жизни ядра: *метаболический* (между делениями) и период *деления*. В метаболический период в ядре имеется также одно или несколько сферических гранул-ядрышек. Вещество ядрышка состоит из сильно переплетенных нитей — нуклеонемы и содержит около 80% белка, 10—15% РНК и некоторое количество ДНК. В ядрышке имеются рибосомы. Ядрышко формируется на определенных участках хромосомы, называемых *ядрышковым организатором*, таким образом, являясь производным хромосомы. Основная функция ядрышка



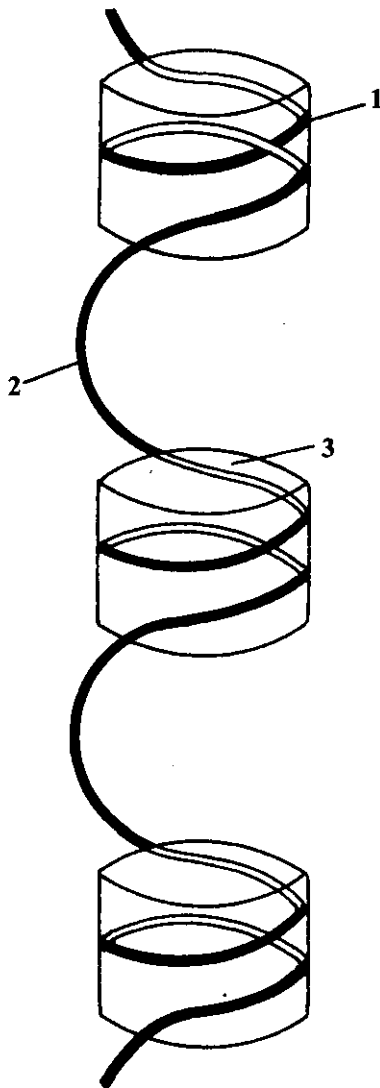


рис. 17

Модель организации ДНК
в хроматине:

- 1 — нуклеосома;
- 2 — ДНК;
- 3 — белки-гистоны

состоит в том, что в нем синтезируется рибосомальная РНК и происходит сборка субъединиц рибосом. Самосборка рибосом в дальнейшем происходит в цитоплазме. Разрушение ядрышка, например, с помощью ультрафиолетового облучения приводит к тому, что ядро теряет способность переходить к делению.

В период между делениями интерфазное ядро заполнено ядерным соком *нуклеоплазмой* и переплетенными скрученными хроматиновыми нитями. Кроме нитей в ядре можно наблюдать глыбки хроматина. Хроматиновые нити состоят из ДНК и белков, гистоновых и негистоновых, небольшого количества РНК и липидов. Белки реагируют с ДНК, образуя дезоксинуклеопротеиды (ДНП). Хроматиновые нити имеют определенную структуру. Они представляют собой ряд «бусинок на нитке». Каждая бусинка — это глобула, образованная восемью молекулами основных белков гистонов, вокруг которой обвита молекула ДНК. Эти глобулы получили название *нуклеосом*. Между нуклеосомами имеются участки двухспиральной молекулы ДНК, которые называют *линкерными* (рис. 17). Нуклеосомная нить ($d = 10$ нм) свертывается определенным образом и образует соленоид ($d = 20-30$ нм). Степень компактности образующейся структуры меняется в зависимости от условий и химических воздействий. Характерной чертой метаболического периода является процесс самовоспроизведения (удвоения) молекул ДНК. Лишь после удвоения молекул ДНК ядро переходит к делению.

При переходе к делению ядрышко исчезает, ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, а хроматиновые нити уплотняются, их компактность возрастает во много раз и образуются особые тельца — *хромосомы*. Форма хромосом разнообразна и специфична для данного вида организмов. Длина хромосом достигает 20 мкм. В период профазы хромосомы





состоят из двух продольных половинок — *хроматид*. В свою очередь в каждой хроматиде имеется нить ДНК, чрезвычайно компактно уложенная. Молекула ДНК длиной около 2 см уложена в хромосоме размером 20 мкм. Хромосомы дифференцированы по длине; в отдельных участках хромосом (локусах) расположены определенные гены, несущие информацию для образования белка. Известно, что каждый вид имеет свое постоянное число хромосом. Так, диплоидный набор хромосом для риса равен 14, фасоли — 22, кукурузы — 20. Сущность митоза и заключается в равномерном распределении наследственного вещества между двумя образовавшимися клетками.

■ МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ХРАНЕНИЯ И РЕАЛИЗАЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ



Среди разнообразия химических веществ, входящих в состав живого организма, особое положение занимают два типа биологических полимеров: *белки* и *нуклеиновые кислоты*. Основопологающей биологической функцией нуклеиновых кислот является хранение и воспроизведение генетической информации. Белки являются продуктом реализации этой информации, и выполняют важнейшие функции в клетке. В основе всех признаков организма лежат определенные биохимические процессы, которые осуществляются с помощью определенных ферментов. Именно набор специфических белков-ферментов определяет направленность процессов обмена веществ и, в конечном счете, индивидуальные признаки организма. Разнообразие органического мира — это разнообразие белков. Изучением нуклеиновых кислот и белков, их строения и поведения, а также механизмов воспроизведения и реализации генетической информации занимается молекулярная биология. Остановимся на некоторых ключевых моментах.

■ БЕЛКИ

Белки — полимеры, мономерами которых служат аминокислоты. Белки представляют собой цепочки остатков аминокислот, соединенных между собой пептидными связями. Белки содержат от 100 до 300 тыс. аминокислотных остатков. Молекулярная масса белков колеблется от 17 до 10000 кДа (дальтон — молекулярная масса, равная массе одного атома водорода — $1,67 \cdot 10^{-24}$ г). Разнообразие белков определяется различной последовательностью аминокислотных остатков. Расчеты показывают, что из 20 аминокислот, входящих в состав белковой молекулы, можно составить примерно $2 \cdot 10^{18}$ комбинаций.

Белки, так же как и составляющие их аминокислоты, — амфотерные соединения. Каждый белок имеет свою изоэлектрическую точку (ИЭТ). Изоэлектрическая





точка соответствует значению рН, при котором молекула белка электронейтральна и имеет минимальную растворимость. В зависимости от характера составляющих белок аминокислот, изоэлектрическая точка белков различна. Молекула белка имеет первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуру. *Первичная структура* — это определенная последовательность аминокислотных остатков в белковой молекуле. Между аминокислотами, входящими в полипептидную цепочку, возможны различные взаимодействия: водородные связи, вандер-ваальсовы связи и др. Благодаря этому полипептидная цепочка приобретает особенное расположение в пространстве, особую конформацию — *вторичная структура*. Л. Поллинг и Р. Кори (1951) установили, что наиболее распространенной конформацией является α -спираль. Оказалось, что шаг спирали равен 0,54 нм. Отдельные витки спирали стабилизированы водородными связями, диаметр спирали равен 1,05 нм. На каждый оборот спирали приходится 3,6 аминокислотных остатков. Спирализованные участки в полипептидной цепочке могут чередоваться с неспирализованными. Некоторые белковые молекулы имеют форму β -спирали (складчатый слой), в этом случае полипептидные цепочки свернуты как бы в виде гармоник. По конформации полипептидной цепи различают фибриллярные и глобулярные белки. Фибриллярные белки сохраняют вытянутую форму α - и β -спирали. Однако большинство белков-ферментов имеет глобулярную форму. У таких белков α -спираль свернута в определенную глобулу. Форма расположения в пространстве полипептидных цепей, составляющих белковую молекулу, представляет собой *третичную структуру белка*. Третичная структура поддерживается, кроме водородных связей, гидрофобными взаимодействиями, а также дисульфидными связями, возникающими между двумя сульфгидрильными (SH) группами. Белки могут состоять из нескольких полипептидных цепочек, их взаимное расположение представляет собой *четвертичную структуру*.

Белки отличаются исключительной реакционной способностью, они могут реагировать с различными органическими и неорганическими соединениями и с отдельными ионами. Белки входят в состав мембран, клеточных стенок, рибосом и др. Растительный организм использует белки и как запасное питательное вещество. Важнейшая функция белков заключается в том, что многие из них обладают каталитическими свойствами.



ДНК И ЕЕ РОЛЬ В ПЕРЕДАЧЕ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

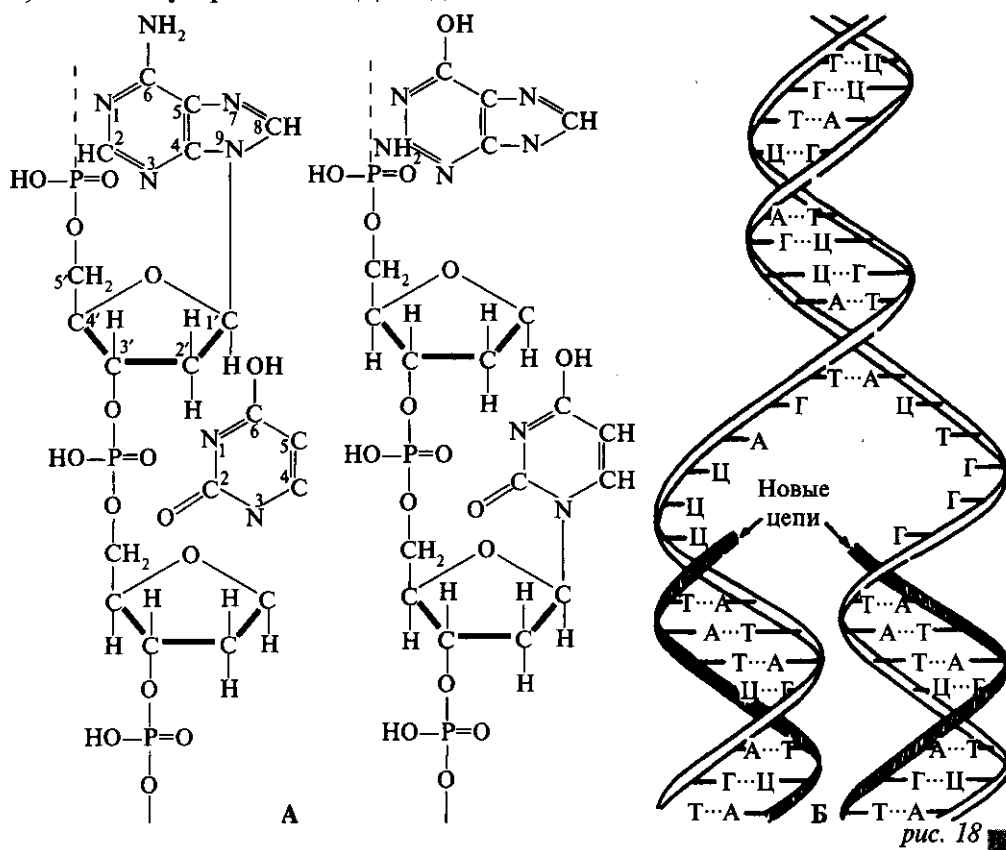
Способность клеток поддерживать высокую упорядоченность своей организации зависит от генетической информации, которая сохраняется в форме дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Раскрытие роли ДНК в передаче наследственных свойств представляется одним из основных достижений современной биологии. В 1944 г. О. Эвери доказал, что именно ДНК ответственна за изменение (трансформацию)





организмов. Это было показано в экспериментах с двумя формами бактерий (пневмококков). Одна из них обладала способностью образовывать капсулу и вызывать заболевание. Вторая форма не образовывала капсулы и не вызывала заболевания. Оказалось, что после проникновения ДНК, выделенной из вирулентных (вызывающих заболевание) клеток, некоторое количество клеток неvirulentной формы образовало капсулу, причем эта способность передавалась по наследству.

ДНК—это полимер, мономерами которого являются дезоксирибонуклеотиды. В их состав входят углевод дезоксирибоза, фосфорная кислота и азотистые основания четырех типов: два пуриновых — аденин и гуанин и два пиримидиновых — тимин и цитозин (рис. 18). Приблизительные определения показывают, что молекулярная масса ДНК достигает величины 10^6 — 10^9 .



ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота):

А — часть полинуклеотидной цепи молекулы ДНК;

Б — репликация ДНК (А — аденин, Г — гуанин, Ц — цитозин, Т — тимин)



Основные представления о структуре ДНК были сформулированы в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, скрепленных между собой водородными связями. Каркас полинуклеотидных цепочек, входящих в состав ДНК, представляет чередование дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Азотистые основания, противостоящие друг другу в полинуклеотидных цепочках, пары: пуриновому основанию соответствует пиримидиновое, аденину — тимин, гуанину — цитозин. Таким образом, две полинуклеотидные цепочки, входящие в состав ДНК, соответственны, или комплементарны, друг другу, число пуриновых оснований равно числу пиримидиновых (правило Чаргаффа).

У каждой цепочки молекулы ДНК имеются два конца: один конец заканчивается пятым, а другой — третьим углеродным атомом пентозы (они обозначаются 3' и 5' концом). Цепочки, составляющие молекулы ДНК, антипараллельны, поскольку составляющие их цепи имеют противоположную направленность. В одной цепочке нуклеотиды связаны в направлении 5' 3', а в другой — 3' 5'. Полинуклеотидные цепочки имеют общую ось и образуют двойную спираль. Каждый виток спирали включает 10 пар азотистых оснований. Шаг спирали составляет 3,4 нм, ширина спирали — 2 нм, длина спирали — несколько десятков тысяч нанометров. Специфичность ДНК определяется последовательностью азотистых оснований в ее цепочке.

Рассмотренная модель позволяет объяснить важнейшее свойство ДНК — способность к самовоспроизведению. Этот процесс называется репликацией или редупликацией. Опыты М. Мезелсона и Ф. Сталя (1958) показали, что самовоспроизведение ДНК происходит полуконсервативным способом. В этих опытах несколько поколений бактерий кишечной палочки (*Escherichia coli*) выращивали на среде, содержащей меченый азот (^{15}N). Через несколько поколений ДНК, входящая в состав клеток бактерий, содержала этот изотоп. Включение ^{15}N в ДНК повысило ее плотность (тяжелая ДНК). Клетки, содержащие тяжелую ДНК, помещали на среду, включающую ^{14}N . После удвоения клеток, т. е. в первом поколении, вся выделенная ДНК оказалась полутяжелой (одна половина содержала ^{15}N , а другая половина — ^{14}N). На основании этого была создана схема воспроизведения ДНК, согласно которой в определенный момент жизни клетки цепочки ДНК расходятся и на каждой материнской, как на матрице, из веществ клетки строится соответственная (комплементарная) дочерняя цепочка (см. рис. 18).

Образование полинуклеотидных цепочек ДНК происходит из трифосфонуклеотидов. Синтез ДНК идет от 5' к 3' концу и катализируется специальными ферментами. Главнейшие из них ДНК-полимеразы, которые последовательно наращивают цепь ДНК, присоединяя к ней дезоксирибонуклеотидные звенья в направлении 5' — к 3'. Именно ДНК-полимеразы на каждом шаге выбирают нужный мономер из четырех, тот, который комплементарен мономеру материнской





цепи ДНК. Однако для начала работы ДНК-полимераз необходима полинуклеотидная цепь рибонуклеиновой кислоты (РНК), называемая затравка. РНК-затравку синтезирует из рибонуклеотидтрифосфатов фермент ДНК-праймаза. В синтезе принимают участие и другие ферменты. ДНК-хеликазы разрывают цепи ДНК, что дает возможность ДНК-полимеразе осуществлять процесс синтеза. ДНК-топоизомеразы раскручивают цепи ДНК и молекулы дестабилизирующего белка, который не позволяет сомкнуться одиночным цепям ДНК. Фермент ДНК-лигаза осуществляет сшивку двух концов цепочки ДНК. Таким образом, в результате совместного действия многих белков осуществляется процесс репликации ДНК, лежащий в основе размножения и развития организма, передачи наследственных свойств.

В ДНК заложена информация о структуре белков, свойственных каждому живому организму. Участок ДНК, содержащий всю информацию о программируемом белке, называют *ген*. Однако в настоящее время установлено, что информационное содержание ДНК значительно богаче. Кроме структурных генов, кодирующих первичную структуру белка, существуют регуляторные участки, которые не кодируют структуру биополимеров, но необходимы для реализации наследственной информации. ДНК содержит информацию и о структуре молекул РНК.

Детальная расшифровка структуры ДНК открывает возможность для глубокого проникновения в суть эволюционного процесса. Степень родства организмов может быть установлена с большой точностью путем анализа фрагментов их нуклеиновых кислот. Эти исследования были начаты под руководством академика А.Н. Белозерского.

■ НАСЛЕДСТВЕННЫЙ КОД

Последовательность аминокислот в белке, а, следовательно, его специфика, определяется последовательностью азотистых оснований в нуклеиновой кислоте. М. Ниренберг и Г. Маттеи (1961) выделили из клеток фракцию рибосом и в бесклеточной системе в присутствии ферментов, ДНК, РНК и набора аминокислот осуществили синтез белка. При этом была взята полиурациловая РНК, содержащая в качестве азотистого основания только один урацил. Оказалось, что, несмотря на присутствие в среде 20 аминокислот, синтезированная полипептидная цепочка состояла из повторяющихся остатков лишь одной из них, а именно фенилаланина. Таким образом, повторяющаяся последовательность азотистого основания урацила кодирует аминокислоту фенилаланин. Отсюда было сделано заключение, что порядок оснований в нуклеиновой кислоте определяет порядок аминокислот в белке. Из поколения в поколение передается план построения белковых молекул, который записан в молекулах ДНК. Однако разнообразие ДНК определяется последовательностью четырех азотистых оснований, тогда





в поврежденной зоне, а далее последовательность аминокислот сохраняется. Следовательно, каждая аминокислота кодируется определенной последовательностью из трех азотистых оснований. Вместе с тем одна аминокислота может кодироваться несколькими триплетами (вырожденность или избыточность кода). Последнее понятно, так как всего из четырех азотистых оснований по три можно составить 64 комбинации, а аминокислот, входящих в состав белков (протеиногенных), всего 20. Вместе с тем один и тот же триплет не может кодировать две разные аминокислоты (рис. 19). В каждом гене триплеты считываются с фиксированной точки в одном направлении и «без запятых», т. е. кодоны не отделены друг от друга.

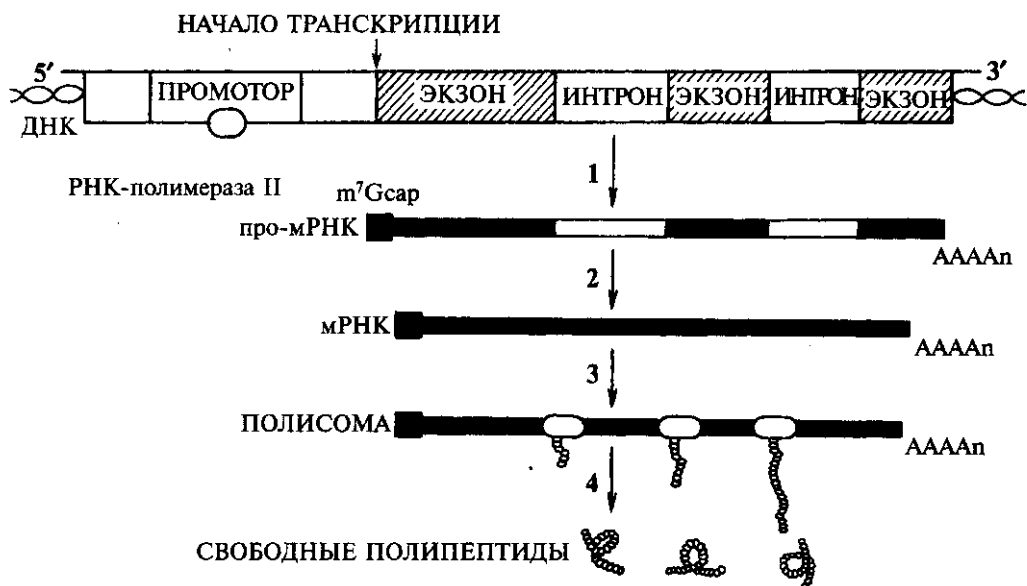
■ БИОСИНТЕЗ БЕЛКА

Реализация наследственной информации, заключенной в генотипе организма, происходит в результате синтеза белка. Синтез белка носит матричный характер. Сами по себе аминокислоты соединиться в полипептидную цепочку не могут, для этого необходим шаблон — матрица. Матрица определяет возможность создания полипептидной цепочки, а также ее специфичность (последовательность аминокислот). Матрицей для синтеза белка служит нуклеиновая кислота. Вся эта цепь событий ДНК → про-мРНК (предшественник мРНК) → мРНК → белок носит название *экспрессии генов* и включает: *транскрипцию* — синтез про-мРНК с последовательностью оснований, комплементарных (соответственных) ДНК; *посттранскрипционные изменения*, при которых про-мРНК перерабатывается в мРНК и переносится в цитоплазму на рибосомы; *трансляцию* — процесс синтеза белка с определенной последовательностью аминокислот (рис. 20).

Рассмотрим эти процессы подробнее. План построения белка зашифрован в ДНК и находится в ядре. Между тем синтез белка осуществляется на рибосомах, которые в основном расположены в цитоплазме. Молекулы ДНК слишком велики и через поры ядра выйти не могут. Передача информации от ДНК осуществляется с помощью информационной или матричной РНК (мРНК). Этот процесс носит название транскрипции (переписывания).

В клетках прокариот транскрипция начинается с того, что фермент РНК-полимераза узнает определенную последовательность нуклеотидов ДНК (промотор). Для успешного взаимодействия РНК-полимеразы с ДНК-матрицей необходима белковая субъединица сигма (δ). Показано, что у бактерий имеется несколько генов, кодирующих разные сигма-субъединицы. Связываясь с промотором, фермент расплетает в этом участке двойную спираль ДНК. После этого РНК-полимераза движется вдоль цепи ДНК и на одной из нитей (значащей), как на матрице, строится и-РНК. Процесс транскрипции происходит в определенные моменты жизни клетки — именно в период между делениями (интерфаза).





■ рис. 20

Экспрессия генов у эукариот

- 1 — транскрипция (и присоединение структур кап и полиА);
- 2 — процессинг;
- 3 — транспорт в цитоплазму;
- 4 — синтез белка

Транскрипция на каждом этапе жизни клетки и организма происходит лишь на части (примерно 10%) так называемых активных генов. В результате процесса транскрипции образуется РНК комплементарная, т. е. соответственная той цепочке ДНК, на которой она строится. Так, если в молекуле ДНК имеется азотистое основание гуанин, то в РНК — цитозин, и наоборот. В ДНК комплементарной парой является аденин — тимин. Однако в составе РНК тимин заменяется урацилом. Поэтому если в молекуле ДНК имеется аденин, то в молекуле РНК напротив аденина будет урацил.

Регуляция транскрипции у эукариот отличается от таковой прокариот тремя важными особенностями. Во-первых, у эукариот функционируют три разных типа РНК-полимераз: I, II, III. Основная часть генов, кодирующих полипептиды, считывается РНК-полимеразой II. РНК-полимераза I катализирует образование части рибосомной РНК (рРНК), а РНК-полимераза III — мелких РНК, например, малых ядерных РНК (мяРНК). РНК-полимеразы выделены из клеток высших растений, в частности из проростков гороха и кукурузы. РНК-полимераза





(полное название этого фермента ДНК-зависимая — РНК полимеразы) как бы считывает генетическую информацию с ДНК и переводит ее на язык РНК. Во-вторых, РНК-полимераза эукариот не может самостоятельно начать, т. е. инициировать транскрипцию. Для этого необходим транскрипционный фактор, включающий большое число белков, которые для начала транскрипции должны объединиться в комплекс. В-третьих, у эукариот значительно сложнее устроен промотор.

И, наконец, ряд особенностей транскрипции связан с молекулярной организацией гена у эукариот. В настоящее время доказано, что ДНК гена, не непрерывна, а как бы разорвана. Сегменты ДНК, несущие информацию, — экзоны разделены неинформативными сегментами — интронами.

Процесс транскрипции у эукариот начинается с того, что транскрипционный фактор образует комплекс и фосфорилирует РНК-полимеразу II. Именно транскрипционный фактор позволяет определить место инициации транскрипции. РНК-полимераза связывается с иницирующим фрагментом ДНК, считывая информацию в направлении $3' \rightarrow 5'$. После этого транскрипционный фактор высвобождается и может снова соединиться с новой молекулой РНК полимеразы.

Поскольку ген эукариот имеет прерывистую (экзон-интронную) структуру, то в процессе транскрипции РНК-полимераза считывает информацию со всей цепочки ДНК как с экзонов, так и с интронов. Образуется гигантская молекула РНК — предшественник мРНК (про-мРНК), которая значительно длиннее, чем зрелая мРНК. Молекулы про-мРНК претерпевают созревание — *процессинг*. Здесь же в ядре из про-мРНК вырезаются и удаляются участки, считанные с интронов, а фрагменты, которые были считаны с экзонов, соединяются в одну общую последовательность. Происходит сшивка или, как говорят, *сплайсинг*. В молекулярном механизме сплайсинга важнейшую роль играют так называемые малые ядерные РНК (мяРНК), которые катализируют процесс.

Кроме того, к образовавшейся РНК прикрепляется защитная химическая группировка — *кэп* (шляпка), которая блокирует $5'$ -конец мРНК и обеспечивает узнавание молекул РНК рибосомой. Также происходит присоединение к $3'$ -концу последовательности, состоящей из 100—200 остатков адениловой кислоты (полиА). Такая химическая модификация мРНК необходима для стабильности мРНК, а также способствует транспорту зрелой мРНК из ядра. Перенос мРНК в цитоплазму к месту синтеза белка происходит через поры ядра в комплексе с белком.

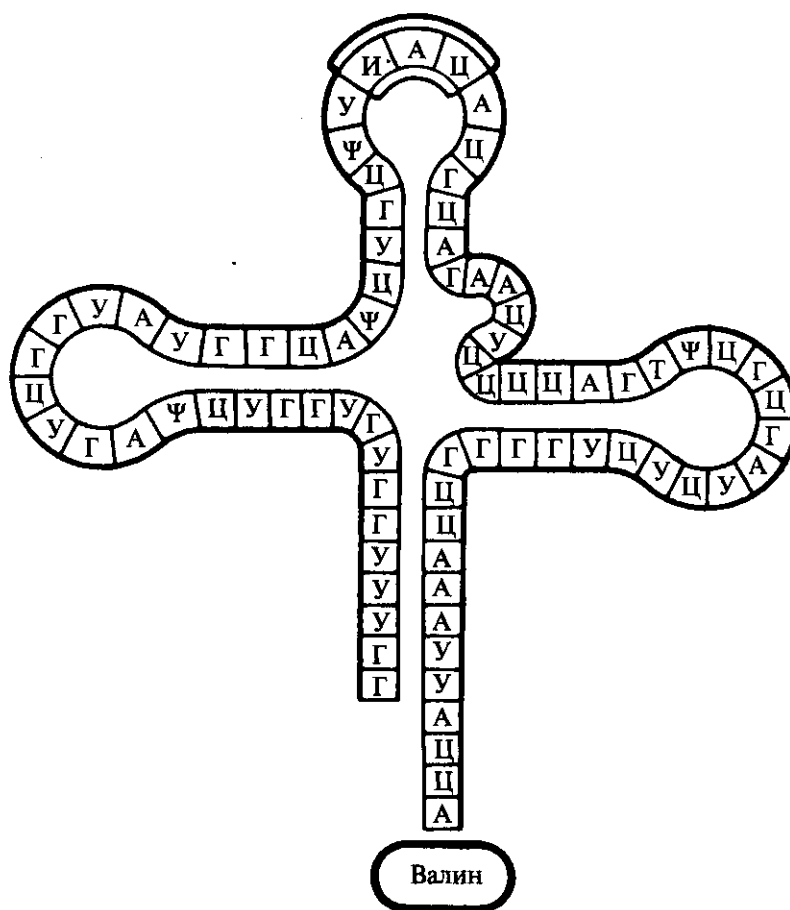
Сплайсинг происходит различными путями. В некоторых случаях экзоны вырезаются и не используются. Благодаря этому экспрессия одного гена приводит к появлению различных полипептидов — *альтернативный сплайсинг*.

В процессе синтеза белка важную роль выполняет еще одна группа рибонуклеиновых кислот — транспортные РНК (тРНК). Гипотеза об их существовании





была высказана в 1955 г. Ф. Криком, который предположил, что в синтезе белка участвуют не сами аминокислоты, а продукты их взаимодействия с определенными веществами. В настоящее время установлено, что тРНК имеет сравнительно низкую молекулярную массу (25—30 тыс.), состоит из 70—80 нуклеотидов. В состав белков входит 20 аминокислот, каждой аминокислоте соответствует своя т-РНК. Благодаря определенному расположению комплиментарных нуклеотидов полинуклеотидная цепочка тРНК свернута определенным образом. В качестве обобщенной вторичной структуры принята структура, получившая название «клеверного листа» (рис. 21). Однако для некоторых тРНК обнаружена иная



■ рис. 21

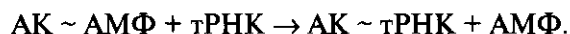
Структура валиновой тРНК





структура, при которой одно «плечо» отсутствует. Рентгеноструктурный анализ позволил установить третичную структуру тРНК. Она оказалась составленной из двух стеблей наподобие буквы L. Кроме отбора аминокислот, связывания их и переноса к месту синтеза белка (акцепторная функция), тРНК способна узнавать триплет мРНК, соответствующий транспортируемой аминокислоте и обеспечивать ее включение в определенный участок на растущей полипептидной цепи (адапторная функция). Поэтому каждая тРНК имеет двойную специфичность. Она несет специфичный триплет (антикодон), ответственный за прикрепление к определенному месту РНК (кодону). Вместе с тем тРНК специфична по отношению к ферментам аминоацил-тРНК-синтетазам, ответственным за их связывание с определенной аминокислотой. В свою очередь аминоацил-тРНК-синтетазы (или кодазы) также имеют двойную специфичность. Каждой аминоацил-тРНК-синтетазе соответствует своя тРНК и своя аминокислота.

Для того, чтобы аминокислота вошла в состав полипептидной цепочки белка, нужна энергия. Активация, или обогащение энергией, аминокислоты (АК) происходит за счет ее реакции с АТФ: $AK + АТФ = AK \sim AMФ + 2Ф_n$. Реакция идет при участии фермента аминоацил-тРНК-синтетазы. Образовавшийся аминоациладенилат остается связанным с ферментом и далее вступает в реакцию с тРНК, при этом образуется аминоацил-тРНК:



Таким образом, аминоацил-тРНК-синтетазы осуществляют оба этапа активации аминокислот: взаимодействие аминокислоты с АТФ, а затем ее перенос на молекулу тРНК.

Процесс трансляции, или «перевода» нуклеотидной последовательности молекулы мРНК в последовательность аминокислот белковой молекулы начинается на рибосоме с образования комплекса между мРНК, аминоацил-тРНК и рибосомой. Этот этап — инициация трансляции — заключается в следующем. Одноцепочечная спирализованная молекула мРНК прикрепляется к малой субъединице рибосомы — к тому ее участку, который примыкает к большой субъединице. При этом в каждый момент к рибосоме прикрепляется небольшой участок цепи мРНК, содержащий один кодон. В участке малой субъединицы рибосомы к другому кодону мРНК с помощью антикодона присоединяется аминоацил-тРНК. Этот процесс идет при участии белков (факторы инициации). После того, как инициаторная аминокислота (AK_1) со своей тРНК₁ вошла в малую субъединицу рибосомы, происходит смыкание последней с большой субъединицей.

После смыкания субъединиц тРНК₁ вместе с AK_1 переносится на большую субъединицу. Одновременно мРНК перемещается на один кодон. В результате в малую субъединицу входит следующий кодон, кодирующий другую аминокислоту — AK_2 . К этому кодону с помощью антикодона присоединяется комплекс





тРНК₁ с АК₂. В рибосоме оказываются две аминокислоты, ориентированные друг около друга таким образом, что карбоксильная группа первой аминокислоты оказывается рядом с аминогруппой второй аминокислоты. В результате сближения этих групп карбоксил отщепляется от тРНК₁ и реагирует с аминогруппой второй аминокислоты, при этом образуется пептидная связь. Образовавшийся дипептид присоединен к тРНК₂; тРНК₁ высвобождается и уходит в цитоплазму. В результате дипептид с соответствующей т-РНК₂ оказывается связанным с большой субъединицей, а мРНК перемещается еще на один триплет. Присоединение аминокислотных остатков (элонгация) повторяется многократно, пока не образуется полипептидная цепочка (белок).

Окончание образования полипептидной цепочки (терминация) связано с тем, что в малую субъединицу вступает терминальный кодон. Образовавшаяся полипептидная цепочка покидает рибосому (рис. 22). Показано, что каждая мРНК может нести информацию о нескольких молекулах белка. Большое значение имеет объединение рибосомы в цепочки — полисомы. В этом случае одна молекула мРНК может последовательно присоединяться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка. Когда синтез белка закончен, мРНК распадается.

Поскольку синтез белковой молекулы идет с большой скоростью — от нескольких секунд до одной минуты, время жизни мРНК очень невелико. Правда, на определенных фазах развития растений синтезируются так называемые долгоживущие молекулы мРНК. Так, например, они имеются в семенах. При набухании и прорастании семян новообразование белков-ферментов может идти с использованием этой предобразованной мРНК.

Таким образом, в жизни клетки важнейшее значение имеет триада ДНК — РНК — белок. Надо сказать, что у некоторых вирусов наследственную информацию несет РНК, а не ДНК. Есть вирусы, у которых имеется обратная последовательность: на молекуле РНК строится ДНК, которая переносит информацию. Процесс носит название обратной транскрипции.

Подводя итоги, можно сказать: из поколения в поколение каждого организма передаются специфические молекулы ДНК, которые несут в себе план построения белковых молекул. План построения белка записан в ДНК с помощью кода, представленного чередованием азотистых оснований. ДНК в процессе эволюции может претерпевать случайные изменения. Среди этих изменений, которые передаются по наследству, могут возникать полезные, дающие организмам преимущество в борьбе за существование. Эти изменения сохраняются естественным отбором. Новые комбинации, новые сочетания генов, новый геном создаются также в процессе скрещивания.

В конце 70-х годов были проведены исследования, позволившие вскрыть еще один механизм генетических изменений, играющий важную роль в эволюции. Были открыты подвижные генетические элементы. Оказалось, что некоторые

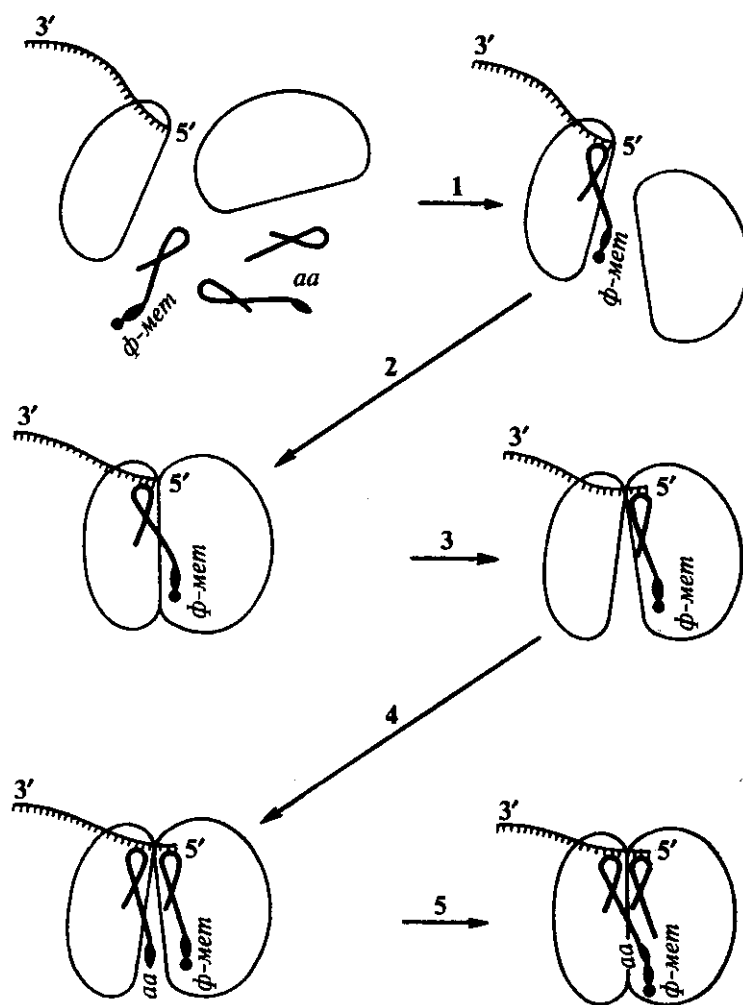


рис. 22

Схема биосинтеза белка (по А.С. Спирину):

- 1 — связывание формилметионин-тРНК с начальным кодоном матричного полинуклеотида на 30S субъединице рибосомы;
- 2 — ассоциация субъединиц в полную рибосому;
- 3 — транслокация формилметионин-тРНК на 50S субъединицу рибосомы;
- 4 — связывание второй аминоксил-тРНК_{aa} с 30S субъединицей рибосомы;
- 5 — образование первой пептидной связи — перенос формилметионинового остатка с тРНК ф-мет на аминогруппу аминоксил-тРНК_{aa}





участки ДНК (гены) способны перемещаться как в пределах одной хромосомы, так и между хромосомами. Эти участки ДНК получили название мобильных или «прыгающих» генов. Перемещение участков может вызывать мутационные (наследственные) изменения, а также регулировать работу (экспрессию) генома. Впервые «мобильные» гены были открыты в растениях кукурузы еще в конце 40-х годов Барбарой Мак-Клинт. Однако только в последние годы было показано, что давно известная мозаичная окраска зерна кукурузы — результат действия «мобильных» генов. В настоящее время показано, что мобильные генетические элементы — широко распространенное явление, и это важный источник изменчивости, т. е. того материала, из которого под действием естественного отбора сохраняется все полезное для вида. Не исключено, что они оказывают влияние и на развертывание генетической программы в процессе индивидуального развития организма.

■ ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ОСОБЕННОСТИ ЕГО РЕГУЛЯЦИИ ●●●●●●●●●●

В основе специфических свойств каждой клетки, каждого организма, которые передаются по наследству, лежит специфика обмена веществ. Обмен веществ — это совокупность всех происходящих в организме химических процессов. Химические реакции, составляющие обмен веществ, тесно взаимосвязаны и согласованы друг с другом. Обмен веществ внутри клетки тесно взаимосвязан со средой. Из внешней среды поступают вещества, необходимые для жизнедеятельности организма, и определенные вещества выделяются организмом в среду. Условия среды (температура, влажность, освещение), в которых обитает организм, оказывают огромное влияние на скорость и направленность обмена. Организм обладает способностью регулировать обмен веществ.

Даже поверхностное рассмотрение особенностей химических процессов в живой клетке позволяет заметить, что они протекают с огромной скоростью. И все они являются каталитическими и осуществляются благодаря присутствию биологических катализаторов-ферментов, ничтожное количество которых осуществляет колоссальный объем превращений. Особенности ферментов по сравнению с небиологическими катализаторами является высокая эффективность действия, специфичность и способность функционировать при «мягких» условиях значений pH и температуры.

Для осуществления химических реакций необходимо, чтобы молекулы были в активном состоянии. В самом общем виде катализаторы, повышая активность реагирующих молекул, как бы снижают силы химического сопротивления. Вместе с тем катализаторы не могут вызвать реакцию, которая в их отсутствие не идет, они ускоряют лишь реакции, которые термодинамически осуществимы. Многие ферменты ускоряют реакции в 10^9 — 10^{11} раз. При отсутствии ферментов





биохимические реакции происходили бы настолько медленно, что жизнь была бы невозможной.

По химической природе большинство ферментов являются простыми или сложными белками. Однако каталитическая активность была обнаружена и у рибонуклеиновых кислот (мяРНК), которые по аналогии стали называть рибозимами. Простые ферменты, например, уреазы, состоят только из белка. Сложные ферменты, кроме белковой части (апофермент), содержат небелковую часть (кофактор). Небелковый компонент, прочно связанный с белковой частью, называют *протетической группой*, а слабо связанный, обслуживающий несколько ферментов — *коферментом*. Часто кофермент соединяется с соответствующим белком только в период реакции. Состав протетических групп или коферментов разнообразен. Во многих случаях это витамины или их производные, в частности производные витаминов В₁, В₂, В₆, никотиновой кислоты и др. В протетическую группу ряда ферментов входят металлы (железо, медь, цинк). Металлы могут входить в состав протетических групп в виде особых соединений, например железо в соединении с 4 пиррольными группировками (геминовое железо). Многие коферменты принимают участие в окислительно-восстановительных реакциях (НАД, НАДФ и др.).

Важнейшим свойством ферментов является их специфичность. Это проявляется по типу реакции, например фермент аминотрансфераза переносит аминокислотную группу от аминокислоты, но не будет отщеплять карбоксильную группу. Избирательность проявляется и в выборе субстрата — вещества, с которым «работает» фермент. Это свойство называется *субстратной специфичностью*. Она может быть групповой, если фермент действует на группу сходных по строению веществ (липазы, протеазы и др.) и абсолютной, когда фермент катализирует превращение только одного субстрата. Еще в 1911 г. крупный немецкий химик Эмиль Фишер выдвинул положение, объясняющее субстратную специфичность: фермент должен подходить к субстрату, как «ключ к замку». Однако во многих случаях пространственное соответствие молекулы фермента и субстрата возникает лишь в процессе их взаимодействия. Это позволило в 1958 г. выдвинуть принцип «индуцированного соответствия» (Д. Кошланд).

Ферменты — это не только катализаторы, но и регуляторы процессов обмена. В клетке содержатся сотни соединений и должно бы происходить бесчисленное количество реакций. Однако число реакций ограничивается, поскольку специфичность ферментов позволяет различать определенные молекулы. Каждый организм имеет свой набор ферментов, обусловленный его наследственной основой.

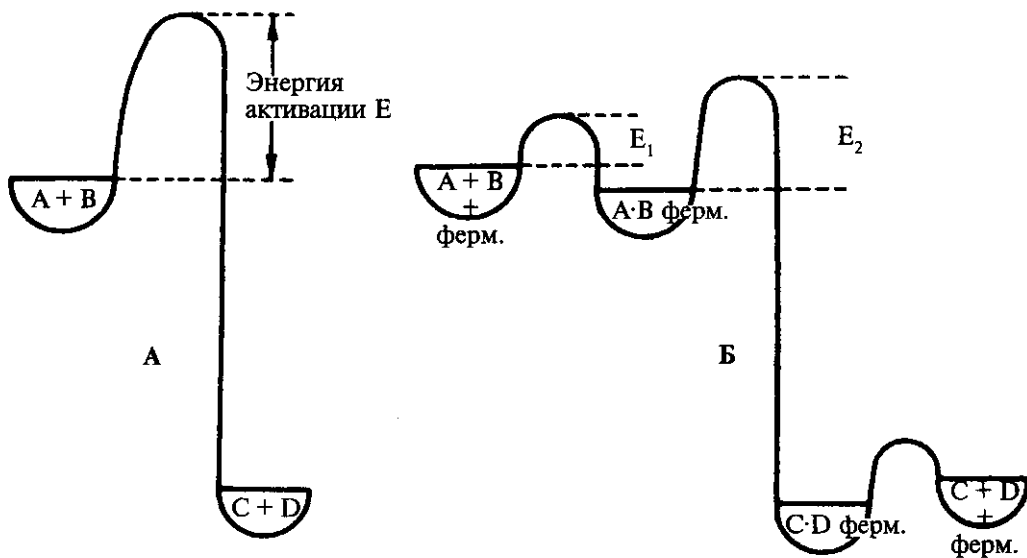
Действие фермента проходит в несколько стадий. Начальной стадией является образование комплекса фермента с субстратом. При этом между ферментом и субстратом возникают связи разного характера (водородные, ван-дер-Ваальсовы и др.). Именно образование фермент-субстратного комплекса требует





высокой специфичности фермента. Как правило, молекула субстрата очень мала по сравнению с молекулой фермента. Поэтому при образовании фермент-субстратного комплекса участвует лишь незначительная часть молекулы фермента, его активный центр. *Активный центр* — это совокупность функциональных групп, принимающих непосредственное участие в ферментативной реакции. Активный центр формируется в результате специфической укладки белка, поэтому каталитическая активность фермента зависит не только от первичной структуры белка, но и от его конформации.

Образование фермент-субстратного комплекса вызывает переход субстрата в более реактивное состояние, его активацию. Известно, что при любом химическом взаимодействии вступают в реакцию только те молекулы, которые обладают избытком энергии. Число столкновений между молекулами, приводящее к химическому взаимодействию (число эффективных столкновений), составляет лишь некоторую долю (иногда очень малую) общего числа столкновений. Эффективными оказываются лишь столкновения между молекулами, которые в этот момент обладают некоторым избытком внутренней энергии по сравнению со средней (для данной температуры) величиной. Энергия, которую необходимо придать молекулам вещества *A* для превращения их в *B*, сверх той средней, которую молекулы *A* уже содержат, называют *энергией активации*. В самом



■ рис. 23

Энергетическая схема некатализируемой (А) и катализируемой (В) реакции





общем виде фермент, благодаря созданию фермент-субстратного комплекса, проводит реакцию обходным путем и тем самым снижает энергию активации или энергетический барьер (рис. 23).

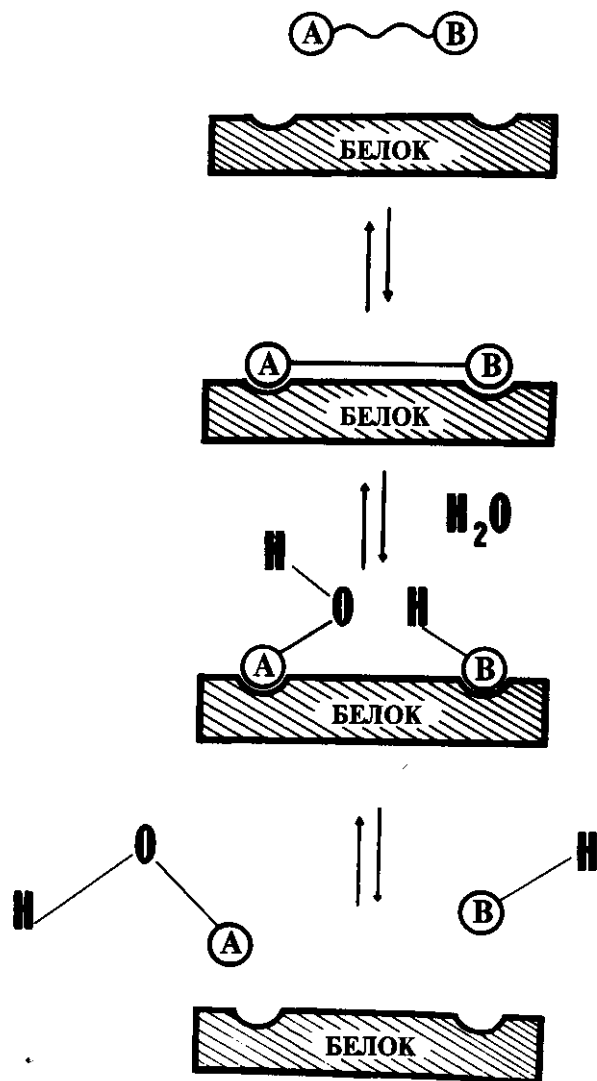
Можно привести следующий пример. Энергия активации гидролиза белка с помощью кислоты составляет 840000 кДж/моль, а при ферментном разложении — всего 5040 кДж/моль. Реакция разложения перекиси водорода ($2\text{H}_2\text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$) имеет энергию активации 70 кДж/моль, а в присутствии фермента каталазы — 7 кДж/моль.

Повышение реакционной способности молекул или снижение энергии активации, по-видимому, для разных реакций проходит неодинаковыми путями. Точный механизм катализа для отдельных реакций до сих пор неясен. Вероятно, существуют разные возможности. Прежде всего, фермент может связывать субстрат в напряженной конфигурации. Так, если функциональные группы фермента расположены таким образом, что после связывания две части молекулы субстрата *A-B* удерживаются несколько дальше друг от друга, чем тогда, когда они находились в свободном состоянии, то в результате растяжения связь в молекуле *A-B* легче поддается разрыву («эффект дыбы»). Одновременно присоединяется молекула воды. Именно таким путем совершается ферментативный распад (гидролиз) многих органических соединений. Реакция может идти и в обратном направлении. В этом случае вещества *A* и *B*, присоединяясь к активному центру фермента, сближаются и молекула воды как бы выжимается, образуется соединение *AB* (рис. 24). Приведенная схема является упрощенной. В более общем виде можно сказать, что при образовании фермент-субстратных комплексов происходит определенная ориентация молекул: или сближение реагирующих молекул, или создание напряженных связей. Большое значение имеет поляризация субстрата (путем смещения электронов), происходящая в результате взаимодействия фермента и субстрата (рис. 25). Все это делает молекулы более реакционноспособными. Продукты реакции отделяются от фермента, и молекулы фермента регенерируют в прежнем виде. Благодаря этой последней особенности одна и та же молекула фермента может катализировать большой объем превращений. Таким образом, можно отметить следующие *три фазы действия фермента*: 1) образование фермент-субстратного комплекса; 2) преобразование промежуточного соединения в один или несколько активных комплексов; 3) выделение продуктов реакции и регенерация молекулы фермента.

Ферменты проявляют свою активность при выделении из клетки. Однако их действие в клетке (*in vivo*) может отличаться от действия вне клетки (*in vitro*). Ферменты могут быть локализованы в определенных частях клетки, вплетены в мембраны, пространственно разделены или, наоборот, объединены с субстратом. Все это накладывает большой отпечаток на их работу.

Разнообразие ферментов в клетке чрезвычайно велико, однако все их можно разделить на шесть классов: 1) *оксидоредуктазы* — катализирующие





■ рис. 24

Схематическая иллюстрация напряжения ковалентной связи в фермент-субстратном комплексе (эффект «дыбы»)



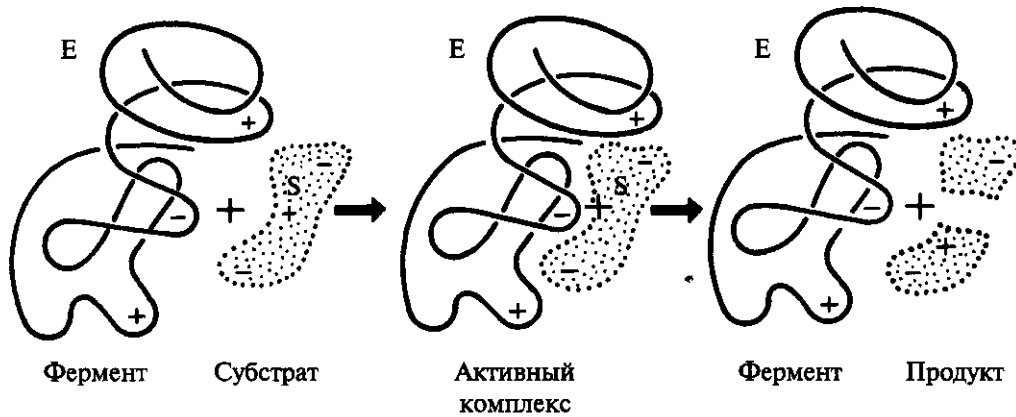


рис. 25

Образование фермент-субстратного комплекса: E — фермент; S — субстрат

окислительно-восстановительные реакции; 2) *трансферазы*—катализирующие перенос атомных группировок от одного соединения к другому; 3) *гидролазы* — осуществляющие распад различных органических соединений с участием воды (гидролиз); 4) *лиазы*—катализирующие присоединения какой-либо атомной группировки к органическим соединениям или отщепляющие от субстратов определенную группу без участия воды; 5) *изомеразы* — катализирующие внутримолекулярный перенос групп с образованием изомерных форм; 6) *лигазы*, или *синтетазы*, — катализирующие синтез органических соединений, происходящий при участии АТФ (с использованием энергии этого соединения).

Белки-ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию, встречающиеся у одного вида организмов, но различающиеся по ряду физико-химических свойств (внутренней локализации, электрофоретической подвижности), называются *изоферментами*. Они различаются по реакции на внешние условия; их максимальная активность проявляется в различных условиях температуры и значений рН. По-видимому, наличие изоферментов позволяет организмам лучше приспосабливаться к меняющимся условиям среды.

Скорость и направленность ферментативных реакций клетки зависят от следующих причин: 1) активности действующего фермента; 2) количества белка-фермента. Остановимся коротко на каждой из этих причин.





Регуляция активности ферментов. Достигается различными способами. Относительно простым для объяснения является влияние на ферментативную активность факторами среды, такими как температура, значение pH, давление, ионная сила.

Зависимость ферментативных реакции от температуры можно оценивать величиной температурного коэффициента (Q_{10}), который показывает, во сколько раз данный процесс ускоряется при повышении температуры на 10°C . Q_{10} ферментативных реакций довольно высок, однако он не остается постоянным. Температурные оптимумы также различаются для разных ферментов и даже для одного и того же фермента. По данным Б.А. Рубина, один и тот же фермент, выделенный из растений в разное время года (ранней весной, летом и осенью), будет по-разному реагировать на повышение температуры. Ферменты, выделенные из растения в весенний период, будут иметь более низкий температурный оптимум по отношению к ферментам, выделенным в летний период. Поскольку большинство ферментов являются белками, то повышение температуры свыше 40°C вызывает их частичную инактивацию, а дальнейшее повышение температуры приводит уже к необратимому их повреждению.

Большое значение для протекания ферментативной реакции имеет значение pH среды. У каждого фермента свой оптимум значения pH, при котором лучше всего проявляется его активность. Отклонение значения pH в сторону большей кислотности или большей щелочности приводит к снижению активности фермента. Это связано с тем, что в большинстве случаев функциональные группы белка-фермента, составляющие его активный центр, ионизированы и их заряд зависит от значения pH, а от заряда зависит возможность образования фермент-субстратного комплекса. На растворимость белков-ферментов влияет ионная сила, связанная с концентрацией нейтральных солей и зарядом ионов.

Скорость ферментативной реакции может регулироваться соединениями, взаимодействующими с активным центром фермента в силу стерического соответствия — *изостерическая регуляция*. Такими соединениями могут быть субстраты, т. е. те вещества, которые подвергаются превращениям. При избыточной концентрации субстрата снижается скорость реакции (субстратное торможение).

Некоторые ферменты, кроме активных (каталитических) центров, имеют специальные регуляторные центры, которые служат для связывания эффекторов (регуляторов). Под действием эффекторов происходит изменение вторичной и третичной структуры (конформации) белка-фермента. Этот эффект носит название *аллостерическая регуляция*, а ферменты — аллостерическими.

Благодаря аллостерическим изменениям фермент может потерять активность или приобрести ее. Изменение конфигурации фермента происходит под влиянием веществ разного происхождения. В частности, это могут быть различные метаболиты, субстраты, а также конечный продукт данной реакции, который, накапливаясь, вызывает ее замедление.





Модификация структуры может происходить в результате присоединения к ферменту различных групп. Распространенным способом является фосфорилирование, т. е. присоединение к аминокислотам белка остатка фосфорной кислоты. Реакции фосфорилирования белков катализируются различными протеинкиназами: $\text{Белок} + \text{АТФ} \rightarrow \text{Белок} - \text{Ф} + \text{АДФ}$. В состоянии покоя протеинкиназы находятся в неактивном состоянии. Под действием внешнего сигнала в клетке образуются информационные молекулы-эффекторы (их иногда называют вторичными посредниками или мессенджерами), которые взаимодействуют с регуляторной субъединицей протеинкиназ. Это приводит к активированию или инактивированию протеинкиназ. Активацию могут вызывать ионы кальция, комплекс Ca^{2+} -кальмодулин, АМФ, ГМФ и др. В зависимости от этого выделяют протеинкиназы: кальцийзависимые, АМФ-зависимые др. У растений описано около 500 протеинкиназ, которые отличаются и по типу фосфорилируемых аминокислот. В результате клонирования большинства генов протеинкиназ удалось расшифровать первичную структуру генов и протеинкиназ. Это является важным, поскольку протеинкиназы выполняют ключевую роль в работе сигнальных систем.

Регуляция синтеза белков-ферментов. Все клетки данного организма имеют идентичную ДНК, поэтому обладают одинаковым геномом. Иначе говоря, все клетки одного организма обладают способностью синтезировать одинаковые белки-ферменты и имеют равные потенциальные возможности. В процессе развития организма из оплодотворенной яйцеклетки в каждый данный момент и в каждой специализированной клетке проявляется лишь часть генетического потенциала. Так, в специализированных клетках лишь от 5 до 20% ДНК служит основой для транскрипции, остальное количество ДНК репрессировано.

Разные клетки одного организма сильно различаются по форме и функциям. Специализированные клетки должны различаться и по содержанию белков-ферментов. Экспериментальных доказательств этого положения немного. Интересные данные в этом отношении получены для корневых волосков. Показано, что корневые волоски образуются укороченными клетками, которые отличаются высоким содержанием фермента кислой фосфатазы. Рядом расположенные клетки, не содержащие этого фермента, корневых волосков не образуют.

Среда тонко регулирует клеточный обмен. Достаточно прибавить определенное вещество в среду, где культивируются одноклеточные организмы, и у них появляются соответствующие ферменты. Такое явление называют индуцированным синтезом ферментов. Следовательно, способность к синтезу данного фермента была заложена в клетке, но она не проявлялась. Так, в норме дрожжевые клетки не используют лактозу. Однако если в среду добавить лактозу, клетки приобретают способность синтезировать фермент галактозидазу и сбраживать этот сахар. Можно привести обратный пример, когда присутствие определенного вещества тормозит образование ферментов, катализирующих его синтез. Так,





тифозная палочка в присутствии триптофана не способна к синтезу этой аминокислоты. Однако в среде, лишенной триптофана, в клетках появляется фермент триптофансинтетаза. В клетках корня высших растений появляется фермент, восстанавливающий нитраты (нитратредуктаза) только в случаях их присутствия в среде.

Регуляция синтеза белков-ферментов может происходить разными путями — как на уровне транскрипции, так и на посттранскрипционном уровне. В процессе эволюции выработались приспособления, позволяющие организму воспринимать и преобразовывать поступающие из внешней среды сигналы (рис. 26). Это так называемые сигнальные системы или сигнальные цепи. Именно это вызывает включение и выключение определенных генов. Сигнальные импульсы воспринимаются клеткой с помощью специфических рецепторов белковой природы. Белки-рецепторы, как правило, располагаются либо на поверхности плазмалеммы, либо пронизывают ее. Взаимодействие с сигналом приводит к изменению конформации рецепторного белка. Эти изменения позволяют

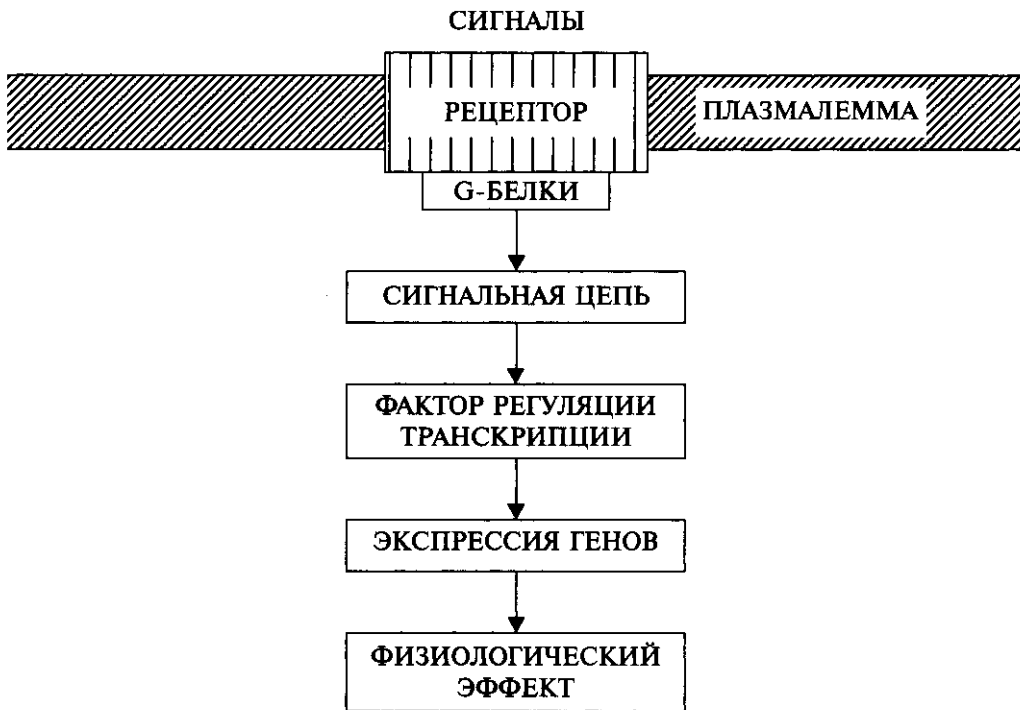


рис. 26

Схема регуляции синтеза белка в клетке





белку-рецептору передать сигнал на так называемые G-белки, которые обладают способностью к циклическим преобразованиям, связанными, соответственно, с процессом фосфорилирования и дефосфорилирования и соответствующими конформационным изменениям. Источником фосфорилирования для G-белков является ГТФ-гуанинтрифосфат. При взаимодействии с белком-рецептором связанный с G-белками ГТФ превращается в ГДФ, а фосфорилированный G-белок взаимодействует со следующим звеном сигнальной цепи (вторичный посредник). К таким вторичным посредникам можно отнести циклическую АМФ, инозитолпирофосфат и др.

Большую роль в функционировании сигнальных цепей играют протеинкиназы — ферменты, переносящие фосфатную группировку на белки. Как уже упоминалось, именно в процессе фосфорилирования происходят конформационные изменения белков. Важное значение имеют Ca^{2+} -зависимые протеинкиназы, способные фосфорилировать большое количество белков. В связи с этим важно наличие кальциевой сигнальной цепи. Содержание Ca^{2+} в цитозоле очень мало, поэтому большое значение имеют регуляция кальциевых каналов в тонопласте и эндоплазматической сети. После G-белков сигнальный импульс может передаваться на фосфолипазы и приводить к образованию инозитолтрифосфата, который способствует открытию кальциевых каналов. Повышение содержания кальция активирует действие Ca^{2+} -зависимых протеинкиназ, в том числе происходит активация фактора инициации транскрипции.

В ряде случаев в сигнальную цепь включаются митогенактивируемые протеинкиназы — MAPK и MAP-киназный каскад. Этот каскад содержит серию протеинкиназ и «включается» при митозе, обезвоживании, повреждении тканей и других стрессорах. При этом сигнальная цепь принимает следующий вид:

сигнал → *рецептор* → *G-белки* → *MAPKKK* → *MAPKK* → *MAPK* → *экспрессия генов*

Необходимо подчеркнуть, что в результате действия сигнальных цепей может осуществляться экспрессия генов, их перепрограммирование. Как считает И.А. Тарчевский (2002) «Сам по себе геном является лишь хранилищем информации, реализуемой с помощью сигнальных цепей в зависимости от изменения внутренней и окружающей клетку среды». Множественность сигналов упорядочивает экспрессию генов. Нельзя не подчеркнуть, что в качестве сигналов во многих случаях работают гормоны. Именно их соотношение и концентрация изменяется под влиянием внешних факторов. На всех этапах передачи сигналов важную роль играют энергетические процессы. А именно изменение содержания таких высокоэнергетических соединений как АТФ и ГТФ.

Наряду с транскрипцией регуляция может осуществляться на разных этапах посттранскрипционных процессов. В клетке может регулироваться превращение про-мРНК в мРНК (процессинг), выход мРНК из ядра в цитоплазму, время





жизни мРНК. Наконец, возможно осуществление регуляции и в процессе собственно трансляции путем изменения количества рибосом, образования полисом, количества транспортных РНК, активности аминоацилтрансфераз, уровня содержания АТФ. Трансляция может регулироваться путем изменения активности мРНК, а также ее количества.

Таким образом имеются различные возможности регуляции новообразования белков-ферментов. Благодаря этой регуляции организм растет и развивается, приспосабливается к различным условиям среды. В основе изменений обмена, происходящих под влиянием внешних воздействий, лежит, прежде всего, различная направленность и скорость ферментативных реакций. Регуляция образования и активности белков- ферментов лежит также в основе процессов дифференциации.

В заключение важно подчеркнуть, что клетка имеет сложную организацию. В отдельных ее компартментах осуществляются специфические взаимосвязанные физиолого-биохимические процессы. Взаимосвязь проявляется особенно хорошо на синтезе белка. Информация для этого процесса хранится в ядре, энергия поставляется митохондриями, материал образуется в цитоплазме, сам процесс происходит на рибосомах. Синтез белка — это также пример регулируемого процесса. Клетка, как и организм в целом, может существовать только при непрерывном обмене с внешней средой.

Достижения молекулярной биологии и генетики открыли новые пути исследования физиологических процессов и их регуляции в растительном организме. Большое значение в этом отношении имело развитие генной инженерии, которая является одной из отраслей биотехнологии. Своей задачей она имеет создание *in vitro* (вне организма) новых генетических структур. Большие успехи достигнуты на бактериальной клетке. В частности, с помощью рекомбинированных бактерий получен ряд ценных медицинских препаратов (интерферон и др.). Генетическая манипуляция на растениях значительно сложнее. Все же и здесь имеются успехи.

В основе генной инженерии лежит перенос в организме чужеродных генов, информации и получение трансформированных или трансгенных растений. Это с одной стороны дает возможность изучения функционирования отдельных генов и в этой связи подойти к раскрытию молекулярных основ физиологических процессов. Вместе с тем, это позволяет получать растения с новыми свойствами. В частности включать гены устойчивости к болезням, вредителям, неблагоприятным условиям среды. Так, в клетки растения табака был введен ген, ответственный за биосинтез яда, смертельного для насекомых. Благодаря этому растения табака приобрели устойчивость к насекомым. В растение табака были также введены гены, делающие его устойчивым к гербицидам. В клетки растения подсолнечника были перенесены гены, кодирующие белки бобовых культур, которые являются наиболее полноценными в пищевом отношении.





Процесс получения трансгенных растений включает выделение конкретных генов, внедрение чужеродного гена в наследственный аппарат растительной клетки, регенерация из отдельной клетки нормального растения с измененным геномом. Большую роль в развитии генной инженерии сыграло выделение у ряда бактерий внехромосомных генетических элементов, получивших название плазмид. Плазмиды, индуцирующие опухолеобразование у растений, получили название Ti-плазмид (*Ti* — *tumor inducing*, индуцирующая опухоль). На примере исследований на агробактериях (*Agrobacterium tumefaciens*) показано, что сегмент, содержащийся в плазмиде, получивший название Т-ДНК, может переноситься из клетки бактерии в растительную клетку, встраиваться в геном растений. Интегрированная в растительную клетку чужеродная Т-ДНК наследуется в соответствии с законами Менделя. Установлено наличие в клетках особых ферментов специфических рестриктаз. Ферменты обладают способностью расплетать ДНК в строго определенных участках между определенными нуклеотидами. Кроме того, показано наличие ферментов лиаз. Комбинация этих ферментов позволяет выделить Т-ДНК из плазмиды и встраивать в нее чужеродный ген. Эту сконструированную плазмиду через ряд этапов снова вводят в клетку бактерий. На последнем этапе растение заражают этими модифицированными генно-инженерными бактериями. Зараженные растения будут содержать Т-ДНК со встроенным чужеродным геном, т. е. являться трансгенными. К 2000 г. получено более 120 видов трансгенных растений. В 13 странах ими занято 44,2 млн га. Нельзя не отметить, что практическое использование таких растений все еще объект дискуссии.

ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ

В РАСТИТЕЛЬНУЮ КЛЕТКУ

Для осуществления всех процессов жизнедеятельности в клетку из внешней среды должны поступать вода и питательные вещества. Вода прямо или косвенно участвует во всех реакциях обмена и является важнейшей составной частью растительной клетки.

ДИФФУЗИЯ И ОСМОС

Прежде чем перейти к изучению поступления воды, остановимся на рассмотрении некоторых общих закономерностей.

Как известно, при температуре выше абсолютного нуля все молекулы находятся в постоянном беспорядочном движении. Это показывает, что они обладают определенной кинетической энергией. Благодаря постоянному движению при смешении двух жидкостей или двух газов их молекулы равномерно распределяются





по всему доступному объему. Диффузия — это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул растворенного вещества и растворителя. Как всякое движение, диффузия требует энергии. Диффузия всегда направлена от большей концентрации данного вещества к меньшей, от системы, обладающей большей свободной энергией, к системе с меньшей свободной энергией. Свободной энергией называется часть внутренней энергии системы, которая может быть превращена в работу. Свободная энергия, отнесенная к 1 молю вещества, носит название *химического потенциала*. Таким образом, химический потенциал — это мера энергии, которую данное вещество использует на реакции или движение. Химический потенциал — функция концентрации. Скорость диффузии зависит от температуры, природы вещества и разности концентраций. Чем выше концентрация данного вещества, тем выше его активность и его химический потенциал. Диффузионное передвижение вещества всегда идет от большего к меньшему химическому потенциалу. Наибольший химический потенциал у чистой воды. Добавление к воде молекул растворенного вещества приводит к возникновению связи между молекулами воды и растворенного вещества, что уменьшает ее активность, ее свободную энергию, ее химический потенциал. В том случае, если диффундирующие вещества встречаются на своем пути мембрану, движение замедляется, а в некоторых случаях прекращается. Диффузия воды по направлению от своего большего к меньшему химическому потенциалу через мембрану носит название *осмоса*. Иначе говоря, *осмос* — это диффузия воды или другого растворителя через полупроницаемую перегородку, вызванная разностью концентраций или разностью химических потенциалов. Осмос — результат неравенства химических потенциалов воды по разные стороны мембраны.

Идеальная полупроницаемая мембрана пропускает молекулы воды и не пропускает молекулы растворенного вещества. В 1877 г. немецкий физиолог В. Пфедфер приготовил искусственную полупроницаемую мембрану. Для этого в пористый фарфоровый сосуд наливали раствор медного купороса и помещали в другой сосуд, заполненный раствором ферроцианида калия. В порах первого фарфорового сосуда растворы соприкасались и реагировали друг с другом. В результате в порах образовалась пленка из ферроцианида меди $Cu_2[Fe(CN)_6]$, которая обладала полупроницаемостью. Таким образом, была создана как бы модель клетки: полупроницаемая пленка имитировала мембрану, а стенки сосуда — пектоцеллюлозную оболочку. Сосуд, в порах которого образовалась полупроницаемая мембрана, заполненный раствором сахарозы, помещали в воду. Такой прибор получил название осмометра. Химический потенциал воды во внутреннем сосуде будет тем меньше, чем выше концентрация сахарозы. Таким образом, поступление воды в раствор через полупроницаемую перегородку обуславливается разностью между свободной энергией чистой воды и раствора, происходит самопроизвольно по градиенту свободной энергии воды.





В осмометре при наличии полупроницаемой мембраны вода будет поступать в раствор, что приведет к его разбавлению, и движение воды будет замедляться. Если к осмометру присоединить трубку, раствор будет подниматься по ней. Наконец давление столба жидкости уравнивает силу, с которой молекулы воды поступают в осмометр. Таким образом, энергия молекул воды, которая уменьшилась благодаря введению растворенного вещества, восполнится давлением столба жидкости. Это давление повышает химический потенциал раствора (I_p), делая его равным химическому потенциалу чистой воды (I_0).

Согласно закону термодинамики самопроизвольно идут только процессы, сопровождающиеся выделением энергии. В большинстве случаев измерить свободную энергию в абсолютном выражении не представляется возможным. Однако можно измерить разность между конечным (g_2) и начальным энергетическим состоянием (g_1). Поскольку $g_1 > g_2$, то изменение Δg будет иметь отрицательное значение. В нашем случае g_1 — это химический потенциал чистой воды, а g_2 — химический потенциал воды после добавления растворенного вещества. Δg будет равно, но противоположно по знаку тому давлению, которое надо приложить к системе, чтобы предотвратить поступление в него воды через полупроницаемую мембрану. Δg и будет осмотический потенциал ($\Psi_{осм.}$) раствора.

Таким образом, осмотический потенциал равен разности между химическим потенциалом раствора и химическим потенциалом чистой воды и всегда отрицателен. Осмотический потенциал показывает недостаток энергии в растворе по сравнению с чистой водой, вызванный взаимодействием вода — растворенное вещество. Иначе говоря, осмотический потенциал показывает, насколько прибавление растворенного вещества снижает активность воды.

Осмотический потенциал относится к так называемым коллигативным свойствам раствора, таким, как понижение точки замерзания или повышение точки кипения. Все эти показатели зависят от молярной концентрации. 1 моль раствора любого недиссоциированного вещества имеет осмотический потенциал $-22,7$ бара ($-22,4$ атм). Поскольку уменьшение химического потенциала, или активности воды, пропорционально числу частиц, то при растворении диссоциированных веществ абсолютное значение осмотического потенциала будет больше, для чего вводится соответствующий (изотонический) коэффициент. Надо учесть, что осмотический потенциал любого раствора проявляется только в условиях осмотической системы: раствор — полупроницаемая мембрана — растворитель.

Сказанное дает возможность измерить осмотический потенциал раствора ($\Psi_{осм.}$). Присоединив манометр, можно измерить давление, которое надо приложить к системе, чтобы предотвратить поступление воды в раствор. Оно будет по абсолютной величине равно, но противоположно по знаку осмотическому потенциалу раствора.





■ КЛЕТКА КАК ОСМОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Растительная клетка представляет собой осмотическую систему. Пектоцеллюлозная оболочка хорошо проницаема как для воды, так и для растворенных веществ. Однако плазмалемма и тонопласт обладают избирательной проницаемостью, легко пропускают воду и менее проницаемы, а в некоторых случаях непроницаемы для растворенных веществ. В этом можно убедиться, рассмотрев явления плазмолиза и тургора. Если поместить клетку в раствор более высокой концентрации, чем в клетке, то под микроскопом видно, что цитоплазма отстает от клеточной оболочки. Это особенно хорошо проявляется на клетке с окрашенным клеточным соком. Клеточный сок остается внутри вакуоли, а между цитоплазмой и оболочкой образуется пространство, заполненное внешним раствором. Явление отставания цитоплазмы от клеточной оболочки получило название *плазмолиза*. Плазмолиз происходит в результате того, что под влиянием более концентрированного внешнего раствора вода выходит из клетки (от своего большего химического потенциала к меньшему), тогда как растворенные вещества остаются в клетке. При помещении клеток в чистую воду или в слабо концентрированный раствор вода поступает в клетку. Количество воды в клетке увеличивается, объем вакуоли возрастает, клеточный сок давит на цитоплазму и прижимает ее к клеточной оболочке. Под влиянием внутреннего давления клеточная оболочка растягивается, в результате клетка переходит в напряженное состояние — *тургор*.

Наблюдения за явлениями плазмолиза и тургора позволяют изучить многие свойства клетки. Явление плазмолиза показывает, что клетка жива и цитоплазма сохранила полупроницаемость. В мертвых клетках мембрана не обладает полупроницаемостью, не контролирует потоки веществ, и осмотический выход воды не происходит. По скорости и форме плазмолиза можно судить о вязкости цитоплазмы. Наконец, явление плазмолиза позволяет определить величину осмотического потенциала в клетке (плазмолитический метод). Этот метод основан на подборе изоосмотического, или изотонического, раствора, т. е. имеющего осмотический потенциал ($\Psi_{\text{осм. р-ра}}$), равный осмотическому потенциалу клеточного сока ($\Psi_{\text{осм. кл.}}$). Раствор, при котором в клетке начался плазмолиз, имеет осмотический потенциал, примерно равный осмотическому потенциалу клетки. Зная концентрацию этого наружного раствора в молях, можно вычислить его осмотический потенциал, а следовательно, осмотический потенциал клетки ($\Psi_{\text{осм. р-ра}} = \Psi_{\text{осм. кл.}}$).

Определение осмотического потенциала может быть основано и на прямом определении концентрации клеточного сока. В большинстве случаев при этом клеточный сок выжимается. Наиболее точно концентрация клеточного сока может быть определена криоскопическим методом по понижению его точки замерзания или по повышению точки кипения. Известно, что если к воде





прибавить некоторое количество растворимых веществ, то давление ее паров уменьшается. Чем ниже давление пара воды, тем ниже точка замерзания и выше точка кипения раствора. Молярный раствор недиссоциированного вещества снижает точку замерзания на $1,86^{\circ}\text{C}$.

Определение величины осмотического потенциала имеет большое значение, в частности для экологических исследований. Величина осмотического потенциала позволяет судить о максимальной способности растения поглощать воду из почвы и удерживать ее, несмотря на иссушающее действие атмосферы. Осмотический потенциал колеблется в широких пределах, от -5 до -200 бар. Осмотический потенциал около -1 бара наблюдается у водных растений. Осмотический потенциал, равный -200 бар, обнаружен у выжатого сока галофита *Atriplex confertifolia*. В 1 л сока этого растения содержится 67,33 г хлоридов. У большинства растений средней полосы осмотический потенциал колеблется от -5 до -30 бар. Вместе с тем необходимо отметить, что факторы, действующие на изменение осмотического потенциала, чрезвычайно разнообразны. Даже соседние, рядом расположенные клетки могут отличаться по величине осмотического потенциала. Обычно отрицательная величина осмотического потенциала больше у мелких клеток по сравнению с крупными. Установлены определенные градиенты осмотического потенциала в пределах одной ткани. Так, в тканях стебля отрицательный осмотический потенциал возрастает от периферии к центру и от основания к верхушке. В корне отрицательный осмотический потенциал, наоборот, постепенно снижается от основания к верхушке. В проводящих элементах стебля и корня, как правило, отрицательная величина осмотического потенциала очень низка (от -1 до $-1,5$ бара). В листьях осмотический потенциал колеблется от -10 до -18 бар.

Осмотический потенциал различен у разных жизненных форм. У древесных пород он более отрицателен, чем у кустарников, а у кустарников более отрицателен, чем у травянистых растений. Разные экологические группы различаются по величине осмотического потенциала. У растений пустынь осмотический потенциал более отрицателен, чем у степных растений; у степных более отрицателен, чем у луговых. Еще меньше осмотическая концентрация у растений болотных и водных местообитаний (соответственно наименее отрицательный осмотический потенциал). У светолюбивых растений осмотический потенциал более отрицательный, чем у теневыносливых.

На величину осмотического потенциала влияет концентрация растворенных веществ в клеточном соке — это осмотически активные вещества (органические кислоты, соли, аминокислоты, сахара). Растение в определенной степени регулирует величину осмотического потенциала. Ферментативное превращение сложных нерастворимых веществ в растворимые (крахмала в сахара, белков в аминокислоты) приводит к возрастанию концентрации клеточного сока и повышению отрицательной величины осмотического потенциала. Увеличенное





накопление растворимых солей также делает более отрицательным осмотический потенциал. Несмотря на то, что осмотический потенциал меняется в зависимости от внешних условий, все же для каждого вида эти изменения происходят в своих определенных пределах. Величину осмотического потенциала многие физиологи считают одной из характеристик данного вида растений.

✓ **Водный потенциал клетки.** Величина осмотического потенциала имеет большее значение для определения силы, которая вызывает поступление воды в клетку. Однако надо учесть, что клеточная оболочка, свободно пропуская воду и питательные вещества, обладает ограниченной растяжимостью. При поступлении в клетку воды, в ней развивается гидростатическое давление, которое заставляет плазмалемму прижиматься к клеточной оболочке. Клеточная оболочка растягивается и, в свою очередь, оказывает противодействие — это потенциал давления ($\Psi_{\text{давл.}}$); он тем больше, чем больше поступает воды в клетку. Благодаря ограниченной растяжимости клеточной оболочки наступает такой момент, когда давление оболочки целиком уравновешивает силу осмотического поступления воды.

С термодинамической точки зрения направление движения воды определяется величиной водного потенциала ($\Psi_{\text{в.}}$). Водный потенциал — это мера энергии, с которой вода поступает в клетку. Водный потенциал показывает, насколько активность воды в системе (клетке) меньше активности чистой воды. Водный

потенциал чистой воды равен нулю. Это следует из формулы $\Psi_{\text{в.}} = RT \ln \frac{e}{e_0}$, где:

R — газовая постоянная, T — абсолютная температура, e — упругость паров воды в системе (клетке) при данной температуре, e_0 — упругость паров чистой воды.

Если $e = e_0$, то $RT \ln \frac{e}{e_0} = 0$, следовательно, водный потенциал чистой воды ра-

вен нулю. В клетке обычно e меньше e_0 , поэтому $\ln \frac{e}{e_0}$ — имеет отрицательное значение.

Когда данная система (клетка) находится в равновесии с чистой водой, то ее водный потенциал ($\Psi_{\text{в.}}$) будет равен 0.

Присутствие растворимых веществ в водном растворе или в клетке уменьшает концентрацию воды, снижает ее активность. По мере увеличения количества растворенных веществ водный потенциал ($\Psi_{\text{в.}}$) становится все более отрицательным. Когда на водный раствор действует давление (в случае клетки противодействие оболочки, или $\Psi_{\text{давл.}}$) молекулы воды сближаются друг с другом, и это приводит к увеличению энергии системы, к возрастанию активности воды. Таким



образом, $\Psi_{\text{в.}}$ клетки зависит прежде всего от концентрации осмотически действующих веществ — осмотического потенциала ($\Psi_{\text{осм.}}$), который всегда отрицателен, и от потенциала давления ($\Psi_{\text{давл.}}$) в большинстве случаев положительного. Сказанное можно выразить следующим образом: $\Psi_{\text{в.}} = \Psi_{\text{осм.}} + \Psi_{\text{давл.}}$. Иначе говоря, водный потенциал показывает, насколько энергия воды в клетке меньше энергии чистой воды.

В состоянии плазмолиза или завядания вода не давит на клеточную оболочку. Противодавление клеточной оболочки равно 0 (рис. 27). Водный потенциал равен осмотическому потенциалу $\Psi_{\text{в.}} = \Psi_{\text{осм.}}$. По мере поступления воды в клетку

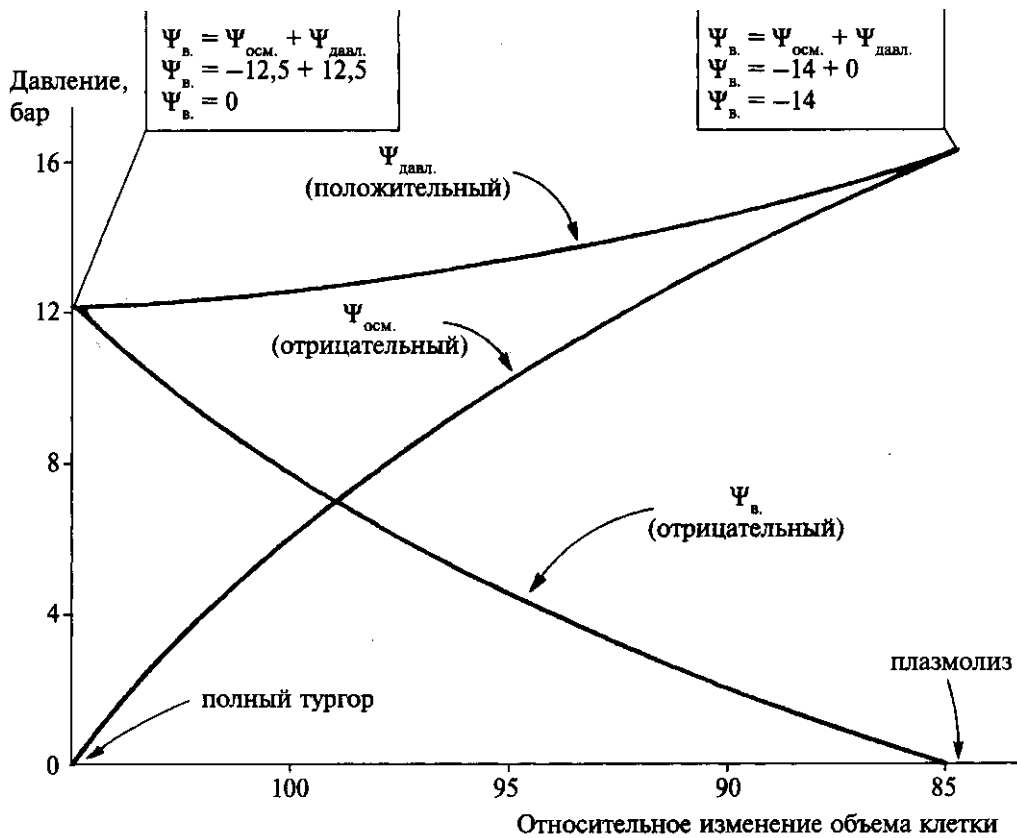


рис. 27

Изменение осмотических показателей при переходе клетки от полного тургора к началу плазмолиза и наоборот



появляется противодействие клеточной оболочки. В этом случае водный потенциал клетки будет равен разности между осмотическим потенциалом и противодействием оболочки (потенциалом давления): $\Psi_v = \Psi_{осм.} + \Psi_{давл.}$.

Чем больше поступает воды в клетку, тем больше возрастает тургор и противодействие оболочки. Наконец наступает такой момент, при котором клеточная оболочка растягивается до предела, осмотический потенциал целиком уравновешивается противодействием клеточной оболочки, а водный потенциал становится равным нулю: $-\Psi_{осм.} = \Psi_{давл.}$. Таким образом, в состоянии полного тургора $\Psi_v = 0$, поскольку $-\Psi_{осм.} = \Psi_{давл.}$, в состоянии же плазмолиза $\Psi_{давл.} = 0$, а $\Psi_v = \Psi_{осм.}$.

Из сказанного видно, что при переходе клетки из состояния плазмолиза к тургору водный потенциал меняется очень резко — от всей величины осмотического потенциала до нуля. Вместе с тем нельзя не отметить, что при наступлении полного тургора величина осмотического потенциала в результате поступления воды также несколько изменяется, он становится менее отрицательным. Однако это изменение составляет всего 15—20%.

В обычных условиях осмотический потенциал клетки не уравновешен полностью противодействием. Это показывает, что клеточная оболочка еще не полностью растянута и вода может поступать в клетку. Разница между осмотическим потенциалом клеточного сока и противодействием клеточной оболочки определяет поступление воды в каждый данный момент. Вода всегда поступает в сторону более отрицательного водного потенциала: от той системы, где ее энергия больше, к той, где ее энергия меньше. Для того, чтобы лучше представить себе это, рассмотрим следующий пример. Предположим, что клетка имеет $\Psi_v = -14$ бар. В состоянии плазмолиза $\Psi_{давл.} = 0$, а $\Psi_v = \Psi_{осм.}$ и $\Psi_v = -14$ бар. По мере поступления воды в клетку $\Psi_{осм.}$ изменяется — становится равным -13 бар. Клеточная оболочка растягивается, и появляется противодействие $+5$ бар. Тогда, в этом состоянии, $\Psi_v = -13 + 5 = -8$ бар. Вода продолжает поступать, и в состоянии полного тургора осмотический потенциал составит -10 бар. Потенциал давления полностью его уравновешивает и будет равен $+10$ бар. В этом случае $\Psi_v = (-10) + 10 = 0$.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что именно водный потенциал определяет направление передвижения воды. Так, если рядом находятся две клетки *A* и *B*, то вода будет поступать по градиенту не осмотического, а водного потенциала, в сторону более отрицательной величины последнего, т. е. из клетки *A* в клетку *B* (рис. 28). Это будет происходить до того момента, пока водные потенциалы соседних клеток не выравняются.

При завядании в клетках листа цитоплазма не отстает от клеточной стенки, как при плазмолизе, а сжимается и тянет ее за собой. При этом клеточная оболочка прогибается (*циторриз*). Развивается натяжение, или отрицательное давление, и потенциал давления приобретает отрицательное значение.



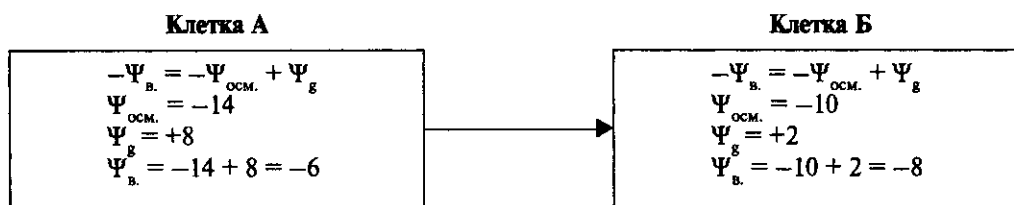


рис. 28

Направление передвижения воды между клетками:

- $\Psi_{\text{в.}}$ — водный потенциал;
- $\Psi_{\text{осм.}}$ — осмотический потенциал;
- $\Psi_{\text{давл.}}$ — потенциал давления

Таким образом, клетка проявляет себя как саморегулирующаяся система. Величина водного потенциала определяется степенью насыщенности клетки водой: чем меньше клетка насыщена водой, тем более отрицателен ее водный потенциал.

Существует ряд методов, позволяющих определить $\Psi_{\text{в.}}$. Наиболее простой метод заключается в том, что подбирается раствор, в котором размер клетки не меняется, а следовательно, вода не уходит из клетки и не поступает в нее. В этом случае $\Psi_{\text{в.р-ра}} = \Psi_{\text{в.кл.}}$. Зная молярную концентрацию раствора, можно рассчитать водный потенциал клетки.

Говоря о поступлении воды в клетку, надо учитывать, что наряду с осмотическими силами в клетках существуют силы набухания. Набухание связано со способностью гидрофильных коллоидов притягивать к себе молекулы воды. Набухание может рассматриваться как особый вид диффузии, так как движение воды также идет по градиенту концентрации. Водный потенциал клеток становится более отрицательным благодаря присутствию органических веществ, связывающих воду. Силу набухания обозначают термином «матричный потенциал» ($\Psi_{\text{матр.}}$). Матричный потенциал определяется влиянием на поступление воды высокомолекулярных компонентов клетки: белков цитоплазмы, полисахаридов клеточной стенки, и особенно пектиновых веществ. Матричный потенциал всегда отрицателен.

Хорошо известно, что если сухие семена положить в воду, то они будут увеличиваться в размере. Сила набухания у сухих семян достигает -1000 бар. Большое значение $\Psi_{\text{матр.}}$ имеет не только для семян, но и для молодых мериستمатических клеток, в которых отсутствуют вакуоли и которые заполнены цитоплазмой.

При поднятии воды на относительно большую высоту (например, у высоких деревьев) на величину $\Psi_{\text{в.}}$ оказывает влияние сила тяжести. В этом случае



веществ в клетку. Многие из этих теорий оказались несостоятельными, в частности из-за того, что под проникновением веществ в клетку понималось только их поступление в клеточный сок.

В настоящее время не вызывает сомнений, что поступление солей происходит в виде ионов и это проходит в несколько этапов. Питательные вещества могут поступать и накапливаться в клеточной оболочке, цитоплазме, вакуоли. Особенно важным этапом является поступление веществ в цитоплазму. Экспериментально показано, что питательные вещества могут поступать в цитоплазму и не проникать в вакуоль. Это хорошо видно из опытов Н.Г. Холодного по влиянию солей на форму плазмолиза. В растворах разных солей форма плазмолиза различна. Кальций повышает вязкость цитоплазмы, и, как следствие, форма плазмолиза в растворах его солей вогнутая. Калий снижает вязкость — форма плазмолиза выпуклая. Изменение вязкости цитоплазмы свидетельствует о том, что ионы проникли в нее. Вместе с тем наличие плазмолиза показывает, что соли если и проникли в вакуоль, то в малой степени.

■ ПАССИВНОЕ И АКТИВНОЕ ПОСТУПЛЕНИЯ

Поглощение питательных веществ клеткой может быть пассивным и активным. *Пассивное поглощение* — это поглощение, не требующее затраты энергии. Оно связано с процессом диффузии и идет по градиенту концентрации данного вещества. Как уже рассматривалось выше (см. с. 60), с термодинамической точки зрения направление диффузии определяется химическим потенциалом вещества. Чем выше концентрация вещества, тем выше его химический потенциал. Передвижение идет в сторону меньшего химического потенциала. Необходимо отметить, что направление движения ионов определяется не только химическим, но также электрическим потенциалом. Следовательно, пассивное передвижение ионов может идти по градиенту химического и электрического потенциала. Таким образом, движущей силой пассивного транспорта ионов через мембраны является электрохимический потенциал.

Электрический потенциал на мембране — трансмембранный потенциал — может возникать в силу разных *причин*:

1. Поступление ионов идет по градиенту концентрации (градиенту химического потенциала), однако благодаря разной проницаемости мембраны с большей скоростью поступает либо катион, либо анион. В силу этого на мембране возникает разность электрических потенциалов, что, в свою очередь, приводит к диффузии противоположно заряженного иона.

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





3. В результате активного (связанного с затратой энергии) транспорта либо катиона, либо аниона. В этом случае противоположно заряженный ион может передвигаться пассивно по градиенту электрического потенциала.

Активный транспорт — это транспорт, идущий против градиента электрохимического потенциала, т. е. по направлению от меньшего к большему его значению. Активный транспорт не может происходить самопроизвольно и требует затраты энергии, выделяющейся в процессе метаболизма. Активный перенос имеет решающее значение, поскольку обеспечивает избирательное концентрирование необходимых для жизнедеятельности клетки веществ.

Имеется ряд доказательств существования активного транспорта ионов. В частности, это опыты по влиянию внешних условий. Так, оказалось, что поступление ионов зависит от температуры. В определенных пределах с повышением температуры скорость поглощения веществ клеткой возрастает. В отсутствие кислорода, в атмосфере азота, поступление ионов резко тормозится и может даже наблюдаться выход солей из клеток корня наружу. Под влиянием дыхательных ядов, таких, как KCN, CO, поступление ионов также затормаживается. С другой стороны, увеличение содержания АТФ усиливает процесс поглощения. Все это указывает на то, что между поглощением солей и дыханием существует тесная связь. Как известно дыхание является основным поставщиком энергии в клетке. Многие исследователи приходят к выводу о тесной взаимосвязи между поглощением солей и синтезом белка. Так, хлорамфеникол — специфический ингибитор синтеза белка — подавляет и поглощение солей.

Способность клетки к избирательному накоплению питательных солей, зависимость поступления от интенсивности обмена служат доказательством того, что наряду с пассивным имеет место и активное поступление ионов. Оба процесса часто идут одновременно и бывают настолько тесно связаны, что их трудно разграничить.

■ ЭТАПЫ ПОСТУПЛЕНИЯ ВЕЩЕСТВ

Поступление веществ в клеточную стенку (1-й этап). Поглощение веществ клеткой начинается с их взаимодействия с клеточной оболочкой. Еще работами Д. А. Сабинина и И. И. Колосова было показано, что клеточная оболочка способна к быстрой адсорбции ионов. Причем эта адсорбция в ряде случаев носит обменный характер. В дальнейшем в опытах с выделенными клеточными оболочками было показано, что их можно рассматривать как ионообменник. На поверхности клеточной оболочки оказываются адсорбированными ионы H^+ и HCO_3^- , которые в эквивалентных количествах меняются на ионы, находящиеся во внешней среде. Ионы могут частично локализоваться в межмицеллярных и межмолекулярных промежутках клеточной стенки, частично связываться и фиксироваться в клеточной стенке электрическими зарядами. Первый этап





поступления характеризуется большой скоростью и обратимостью. Поступившие ионы легко вымываются. Это пассивный диффузионный процесс, идущий по градиенту электрохимического потенциала. Объем клетки, доступный для свободной диффузии ионов, включает клеточные стенки и межклеточные промежутки, т. е. апопласт или свободное пространство (с. 20). По расчетам свободное пространство (СП) может занимать в растительных тканях 5—10% объема. Поскольку в клеточную оболочку входят амфотерные соединения (белки), заряд которых меняется при разных значениях рН, то в зависимости от значения рН скорость адсорбции катионов и анионов также может меняться.

Поступление веществ через мембрану (2-й этап). Для того чтобы проникнуть в цитоплазму и включиться в метаболизм клетки, вещества должны пройти через мембрану — плазмалемму. Перенос веществ через мембрану может идти пассивным и активным путем. При пассивном поступлении веществ через мембрану основой переноса и в этом случае является диффузия. Скорость диффузии зависит от толщины мембраны и от растворимости вещества в липидной фазе мембраны. Поэтому неполярные вещества, которые растворяются в липидах (органические и жирные кислоты, эфиры), легче проходят через мембрану.

Однако большинство веществ, которые важны для питания клетки и ее метаболизма не могут диффундировать через липидный слой и транспортируются с помощью белков, которые облегчают проникновение воды, ионов, сахаров,

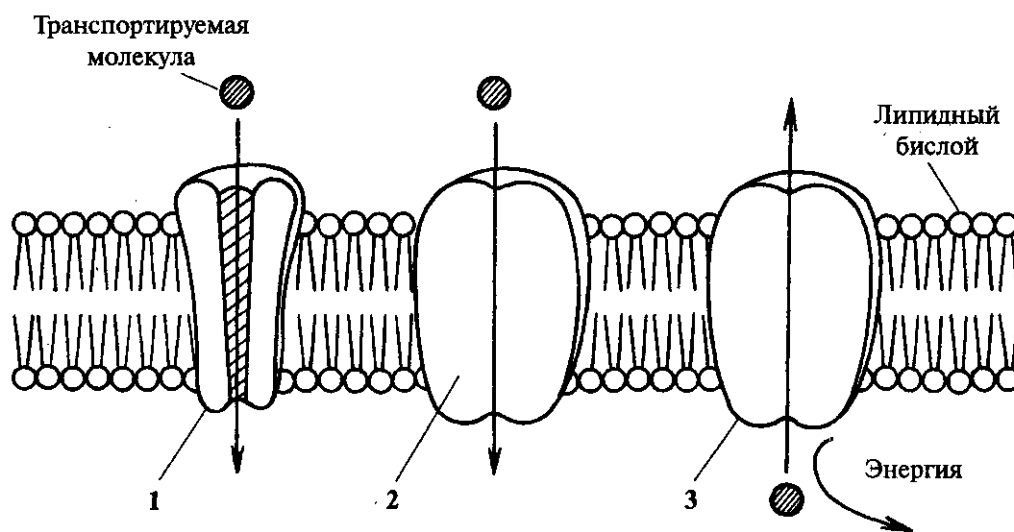


рис. 29

Три класса транспортных белков

1 — белковый канал; 2 — переносчик; 3 — pompa





аминокислот и других полярных молекул в клетку. В настоящее время показано существование трех типов таких транспортных белков: каналы, переносчики, помпы (рис. 29).

Каналы — это трансмембранные белки, которые действуют как поры. Иногда их называют селективными фильтрами. Транспорт через каналы, как правило, пассивный. Специфичность транспортируемого вещества определяется свойствами поверхности поры. Как правило, через каналы передвигаются ионы. Скорость транспорта зависит от их величины и заряда. Если пора открыта, то вещества проходят быстро. Однако каналы открыты не всегда. Имеется механизм «ворот», который под влиянием внешнего сигнала открывает или закрывает канал.

Долгое время представлялась труднообъяснимой высокая проницаемость мембраны (10 мкм/с) для воды — вещества полярного и нерастворимого в липидах. В настоящее время открыты интегральные мембранные белки, представляющие канал через мембрану для проникновения воды — *аквапорины*. Способность аквапоринов к транспорту воды регулируется процессом фосфорилирования. Было показано, что присоединение и отдача фосфатных групп к определенным аминокислотам аквапоринов ускоряет или тормозит проникновение воды, но не влияет на направление транспорта.

Переносчики — это специфические белки, способные связываться с переносимым веществом. В структуре этих белков имеются группировки, определенным образом ориентированные на наружную или внутреннюю поверхность. В результате изменения конформации белков вещество передается наружу или внутрь. Поскольку для транспорта каждой отдельной молекулы или иона переносчик должен изменить конфигурацию, скорость транспорта вещества в несколько раз меньше, чем происходит перенос через каналы. Показано наличие транспортных белков не только в плазмалемме, но и в тонопласте. Транспорт с помощью переносчиков может быть активным и пассивным. В последнем случае такой транспорт идет по направлению электрохимического потенциала и не требует затрат энергии. Этот тип переноса называется *облегченной диффузией*. Благодаря переносчикам он идет с большей скоростью, чем обычная диффузия.

Согласно представлениям о работе переносчиков, ион (М) реагирует со своим переносчиком (Х) на поверхности мембраны или вблизи нее. Эта первая реакция может включать или обменную адсорбцию, или какое-то химическое взаимодействие. Ни сам переносчик, ни его комплекс с ионом не могут перейти во внешнюю среду. Однако комплекс переносчика с ионом (МХ) подвижен в самой мембране и передвигается к ее противоположной стороне. Здесь этот комплекс распадается и высвобождает ион во внутреннюю среду с образованием предшественника переносчика (Х¹). Этот предшественник переносчика снова передвигается к внешней стороне мембраны, где вновь превращается из предшественника в переносчик, который на поверхности мембраны может соединиться





с другим ионом. При введении в среду вещества, способного образовать прочный комплекс с переносчиком, перенос вещества блокируется. Опыты, проведенные на искусственных липидных мембранах, показали, что перенос ионов может проходить под влиянием некоторых антибиотиков, вырабатываемых бактериями и грибами, — ионофоров (рис. 30).

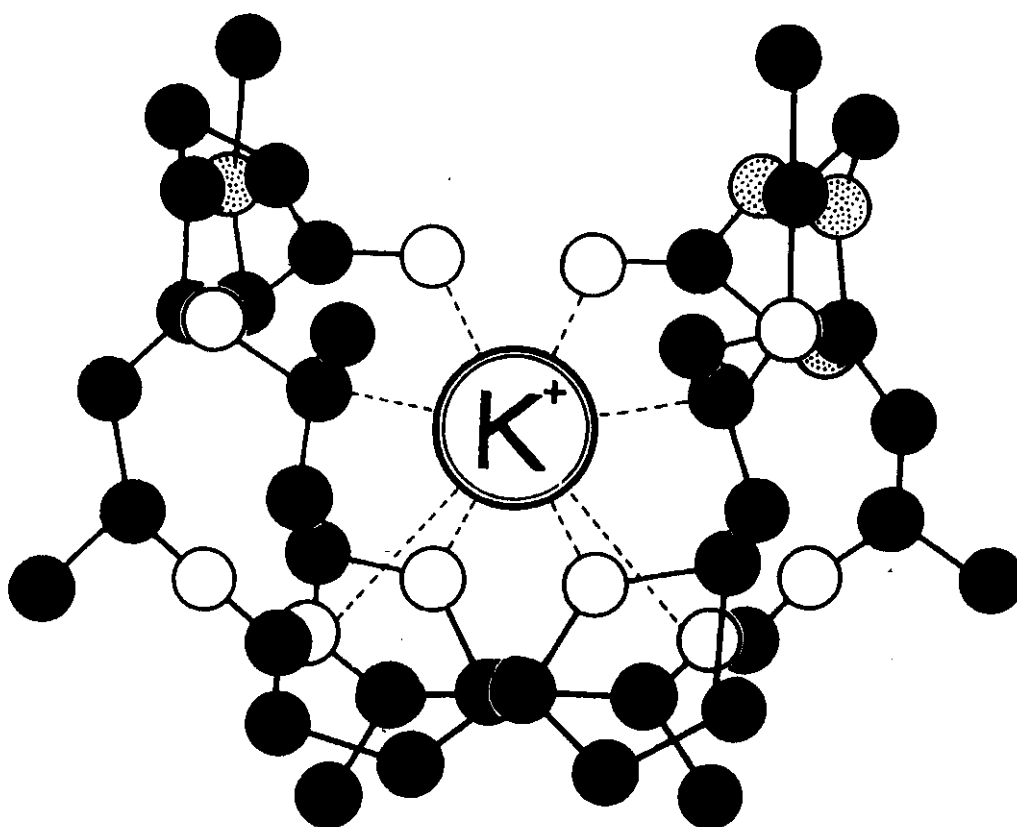


рис. 30

Комплекс ионофор K^+

Транспорт с участием переносчиков обладает свойством насыщения, т. е. при увеличении концентрации веществ в окружающем растворе скорость поступления сначала возрастает, а затем остается постоянной. Это объясняется ограниченным количеством переносчиков. Переносчики специфичны, т. е. участвуют





в переносе только определенных веществ и, тем самым, обеспечивают избирательность поступления. Это не исключает того, что один и тот же переносчик может обеспечивать перенос нескольких ионов. Например, переносчик K^+ , обладающий специфичностью для этого иона, также переносит Rb^+ и Na^+ , но не транспортирует Cl^- или незаряженные молекулы сахарозы. Транспортный белок, специфичный для нейтральных кислот, хорошо переносит аминокислоты глицин, валин, но не аспарагин или лизин. Благодаря разнообразию и специфичности белков осуществляется избирательная их реакция с веществами, находящимися в среде, и, как следствие, их избирательный перенос.

Насосы (помпы) — интегральные транспортные белки, осуществляющие активное поступление ионов. Термин «насос» показывает, что поступление идет с потреблением свободной энергии и против электрохимического градиента. Энергия, используемая для активного поступления ионов, поставляется процессами дыхания и фотосинтеза и в основном аккумулирована в АТФ.

Как известно, для использования энергии, заключенной в АТФ, это соединение должно быть гидролизировано по уравнению $АТФ + НОН \rightarrow АДФ + Ф_{н.}$. Ферменты, осуществляющие гидролиз АТФ, называются аденозинтрифосфатазы (АТФазы). В мембранах клеток обнаружены различные АТФазы: $K^+ - Na^+ - АТФаза$; $Ca^{2+} - АТФаза$; $H^+ - АТФаза$.

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

Расчет показывает, что для того, чтобы 1 моль соли диффундировал против градиента концентрации, необходимо затратить около 4600 Дж. Вместе с тем при гидролизе АТФ выделяется 30660 Дж/моль. Следовательно, этой энергии АТФ должно хватить для транспорта нескольких моль соли. Имеются данные, показывающие прямо пропорциональную зависимость, существующую между активностью АТФазы и поступлением ионов. Необходимость молекул АТФ для осуществления переноса подтверждается еще и тем, что ингибиторы, нарушающие аккумуляцию энергии дыхания в АТФ (нарушение сопряжения окисления и фосфорилирования), в частности динитрофенол, тормозят поступление ионов.

Насосы делят на две группы:

1. *Электрогенные*, которые осуществляют активный транспорт иона какого-либо одного заряда только в одном направлении. Этот процесс ведет к накоплению заряда одного типа на одной стороне мембраны.

2. *Электронейтральные*, при которых перенос иона в одном направлении сопровождается перемещением иона такого же знака в противоположном либо перенос двух ионов с одинаковыми по величине, но разными по знаку зарядами в одинаковом направлении.





Рассмотрим механизм работы насоса на примере $K^+ - Na^+ - \text{АТФазы}$. Это электрогенный насос, поскольку переносит из клетки три иона натрия, а в клетку два иона калия. Это приводит к возникновению положительного заряда на мембране. Предполагается, что АТФаза располагается поперек мембраны и происходит образование комплекса фермента с АТФ на внутренней поверхности мембраны, а также связывание ионов натрия. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФазы, благодаря чему участок фермента, связывающий Na^+ , поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны (рис. 31, 32). На внешней поверхности мембраны происходит реакция ионного обмена Na^+ на K^+ и обратный поворот ферментного комплекса. Возвращение фермента в исходное состояние сопровождается освобождением ионов калия и неорганического фосфата. В этом случае АТФаза осуществляет гидролиз АТФ и использует выделяющуюся энергию для переноса ионов, непосредственно являясь переносчиком. Поэтому такой тип транспорта получил название *первично-активный*. Первично-активный транспорт связан с гидролизом АТФ или окислительно-восстановительными реакциями в электронтранспортной цепи хлоропластов и митохондрий. Примером последнего служит непосредственное использование энергии дыхания на перенос ионов против градиента концентрации без предварительного накопления в АТФ. Механизм этого явления заключается в том, что в результате процесса дыхания на одной стороне мембраны (наружной) накапливаются ионы водорода, при этом внутренняя сторона мембраны заряжается отрицательно. Катионы поступают внутрь, притягиваясь к отрицательно заряженной внутренней стороне мембраны.

Однако существует и другой механизм активного транспорта веществ, который называют *вторично-активным*. При этом переносчиками являются специальные белки, а энергия АТФ, высвобождаемая с помощью АТФазы, затрачивается на их перемещение в мембране. Благодаря работе $H^+ - \text{АТФазы}$ происходит выход протонов из клетки и на мембране возникает разность электрохимических потенциалов ($\Delta\mu_{H^+}$). Это и используется для транспорта других ионов (веществ) при участии переносчиков. Так как первично-активный транспорт H^+ против градиента электрохимического потенциала опосредует транспорт другого иона (или молекулы) по градиенту электрохимического потенциала, поэтому такой тип транспорта называют *вторично-активным*. Схемы вторично-активного транспорта приведены на рисунке 33.

Если переносчик транспортирует два вещества в противоположном направлении, то такой встречный перенос получил название *антипорт*. Примером является поступление Na^+ , Mg^{+2} , Mn^{+2} в антипорте с протонами при работе $H^+ - \text{АТФазы}$. Вещества могут поступать и в одном направлении с выкачиваемым ионом. При этом переносчик осуществляет совместный односторонний перенос веществ или ионов, т. е. *симпорт*. Экспериментальные данные позволяют заключить, что в симпорте с протонами в растительную клетку поступают



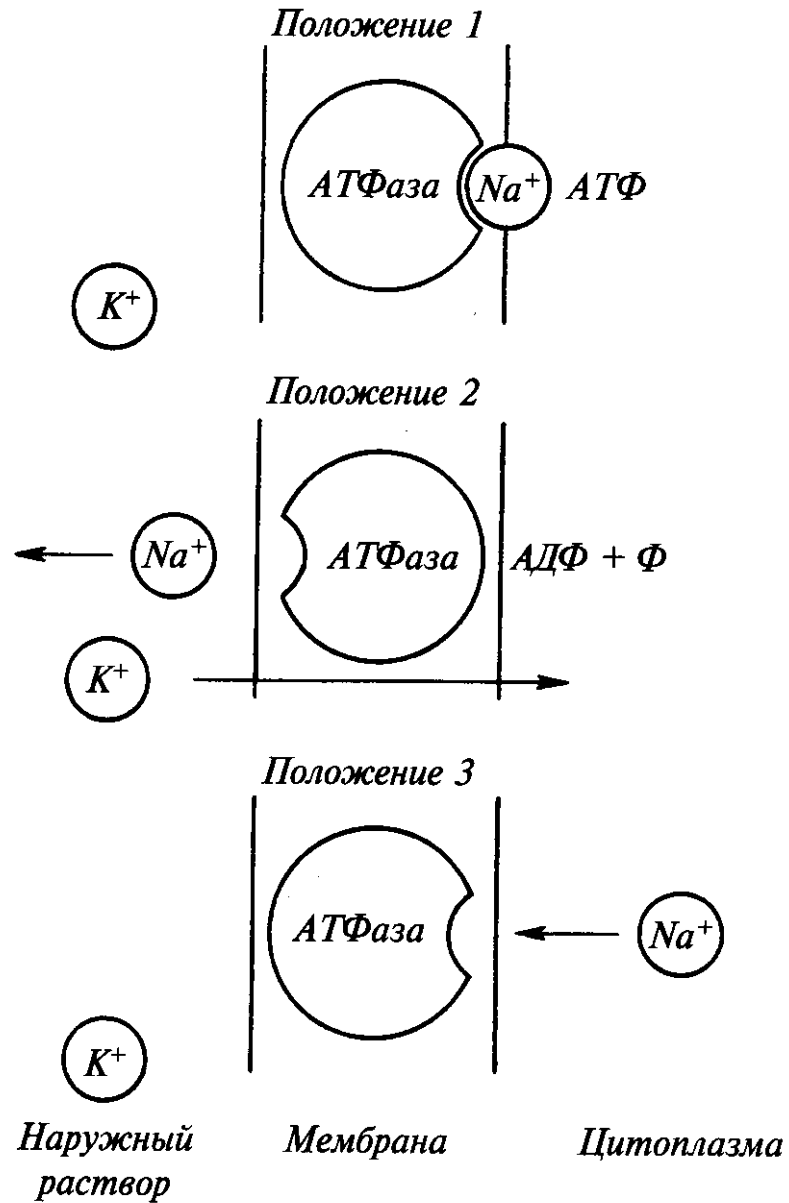


рис. 31

Действие АТФ-азного насоса цитоплазматической мембраны (по Д.А. Вахмистрову)



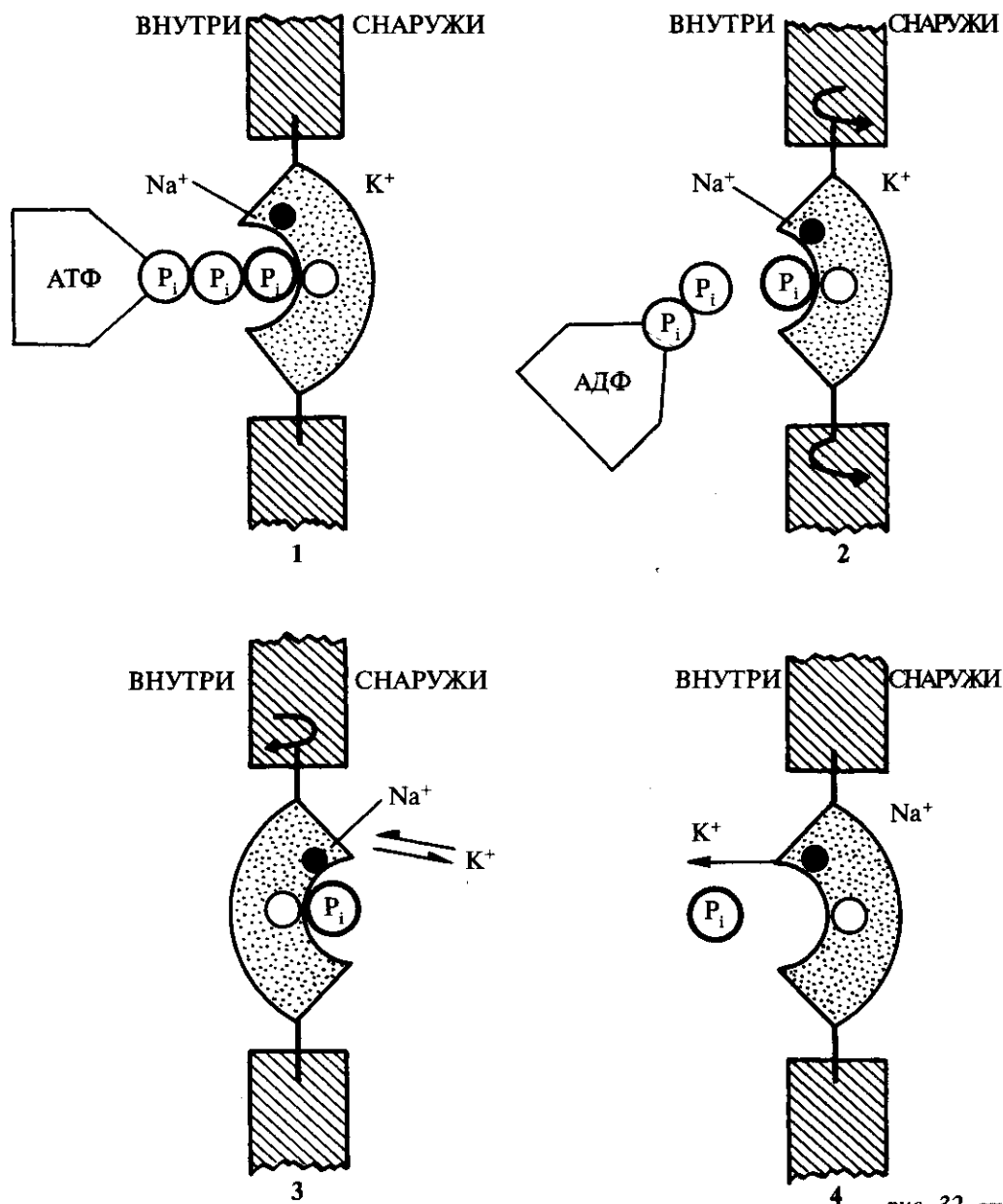
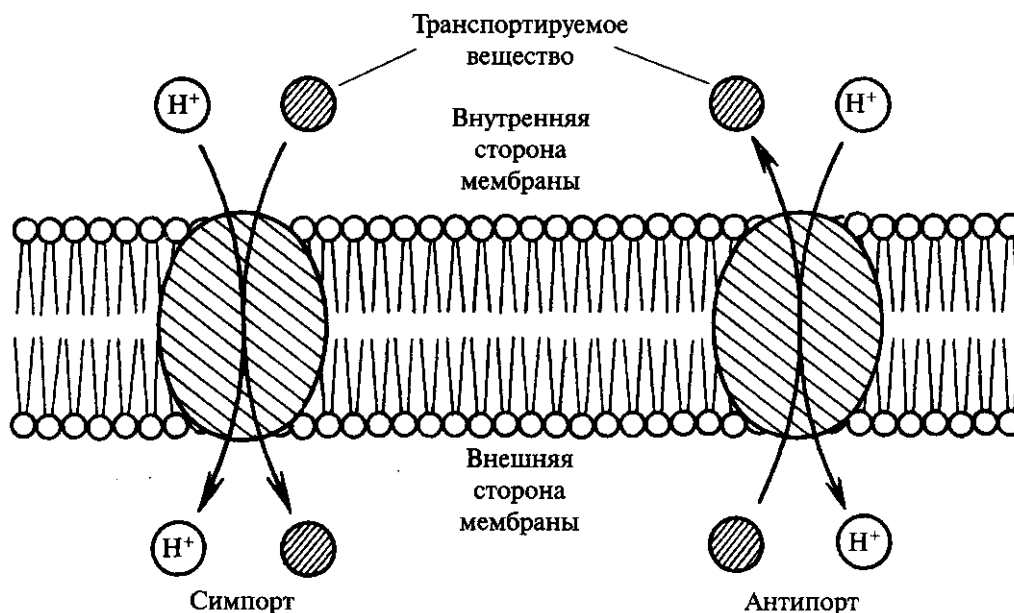


рис. 32

Механизм действия транспортной АТФазы. P_i — неорганический фосфат



■ рис. 33

Схемы вторичноактивного транспорта

аминокислоты, сахара, Cl^- , NO_3^- и другие анионы. Перенос ионов калия при низких концентрациях происходит благодаря симпорту с протонами, а при высоких идет через специальные калиевые каналы.

Таким образом, перенос ионов через мембрану может осуществляться активным и пассивным путем. В обеспечении транспортной функции мембран и избирательности поглощения большую роль играют транспортные белки: каналы, переносчики и помпы. В настоящее время для многих транспортных белков гены клонированы. Идентифицированы гены, кодирующие калиевые каналы. На арабидопсисе получены мутации генов, которые влияют на транспорт и восстановление нитратов. Показано, что в геноме растений за транспорт веществ через мембраны отвечает не один ген, а несколько. Такая множественность обеспечивает выполнение функции в различных частях растений, что позволяет транспортировать вещества из одной ткани в другую.

Наконец, клетка может «заглатывать» питательные вещества вместе с водой (пиноцитоз). *Пиноцитоз* — это впячивание поверхностной мембраны, благодаря которому происходит заглатывание капелек жидкости с растворенными веществами. Явление пиноцитоза известно для клеток животных. Сейчас доказано, что оно характерно и для клеток растений. Процесс этот можно подразделить на





несколько фаз: 1) адсорбция ионов на определенном участке плазмалеммы; 2) впячивание, которое происходит под влиянием заряженных ионов; 3) образование пузырьков с жидкостью, которые могут мигрировать по цитоплазме; 4) слияние мембраны, окружающей пиноцитозный пузырек, с мембранами лизосом, эндоплазматической сети или вакуоли и включение веществ в метаболизм. С помощью пиноцитоза в клетки могут попадать не только ионы, но и различные растворимые органические вещества.

Транспорт веществ в цитоплазме (3-й этап) и поступление в вакуоль (4-й этап). Пройдя через мембрану, ионы поступают в цитоплазму, где включаются в метаболизм клетки. Существенная роль в процессе связывания ионов цитоплазмой принадлежит клеточным органеллам. Митохондрии, хлоропласты, по-видимому, конкурируют между собой, поглощая катионы и анионы, поступившие через плазмалемму в цитоплазму. В процессе аккумуляции ионов в разных органеллах цитоплазмы и включения в метаболизм большое значение имеет их внутриклеточный транспорт. Этот процесс осуществляется, по-видимому, по каналам ЭПР.

В вакуоль попадают ионы в случае, если цитоплазма уже насыщена ими. Это как бы излишки питательных веществ, не включенные в реакции метаболизма. Для того, чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть еще один барьер — тонопласт. Если в плазмалемме механизм переноса ионов действует в пределах относительно низких концентраций, то в тонопласте — при более высоких концентрациях, когда цитоплазма уже насыщена данным ионом. В мембранах вакуоли были обнаружены вакуолярные каналы, которые отличаются по времени открывания (быстрые и медленные). Перенос ионов через тонопласт совершается также с помощью переносчиков и требует затраты энергии, что обеспечивается работой H^+ — АТФазы тонопласта. Потенциал вакуоли по сравнению с цитоплазмой положителен, поэтому анионы поступают по градиенту электрического потенциала, а катионы и сахара — в антипорте с протонами. Низкая проницаемость тонопласта для протонов позволяет снизить затраты энергии для поступления веществ. Вакуолярная мембрана имеет и вторую протонную помпу, связанную с H^+ — пиррофосфатазой. Этот фермент состоит из единственной полипептидной цепи. Источником энергии для потока протонов является гидролиз неорганического пиррофосфата. В тонопласте обнаружены транспортные белки, которые позволяют проникать в вакуоль большим органическим молекулам непосредственно за счет энергии гидролиза АТФ. Это играет роль в аккумуляции пигментов в вакуоли, в образовании антимикробных веществ, а также при обезвреживании гербицидов.

Поступившие в вакуоль вещества обеспечивают осмотические свойства клетки. Таким образом, проникающие через плазмалемму ионы накапливаются и связываются цитоплазмой, и только их избыток десорбируется в вакуоль. Именно поэтому между содержанием ионов во внешнем растворе и клеточном соке нет и не может быть равновесия.





■ ■ ■ ■ *глава I.* ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Необходимо еще раз подчеркнуть, что большое значение для жизнедеятельности клетки имеет активное поступление. Именно оно ответственно за избирательное накопление ионов в цитоплазме. Поглощение питательных веществ клеткой тесно связано с обменом веществ. Эти связи многосторонни. Для активного переноса необходимы синтез белков — переносчиков, энергия, поставляемая в процессе дыхания, эффективная работа транспортных АТФаз. Надо учитывать также, что, чем быстрее поступающие ионы включаются в метаболизм, тем интенсивнее идет их поглощение. Для многоклеточного высшего растения не меньшее значение имеет и передвижение питательных веществ из клетки в клетку. Чем быстрее проходит этот процесс, тем быстрее соли будут при прочих равных условиях поступать в клетку.



Вопросы к главе I

1. Каковы структурные особенности растительной клетки? Чем клетки животных отличаются от растительных клеток?
2. Какие экспериментальные методы, появившиеся в XX в., способствовали расширению знаний о структуре и функциях клетки? Каковы особенности этих методов?
3. Охарактеризуйте главные компоненты, входящие в состав клеточной оболочки, их химическую структуру, характер связей, возникающих между ними.
4. Как образуется клеточная оболочка? Каковы ее основные функции? Объясните, что такое эластическая и пластическая растяжимость.
5. Охарактеризуйте ультраструктуру и функции мембранных и немембранных органелл клетки.
6. Отметьте особенности жидкостно-мозаичной модели структуры мембран. Почему она имеет такое название? Как особенности структуры мембраны связаны с выполняемыми функциями?
7. Опишите физиологические процессы и структуру ядра.
8. Как можно доказать роль ДНК как носителя наследственной информации? Какие структурные особенности ДНК определяют ее роль?
9. Какие главные различия в структуре и функциях ДНК и РНК? Какие типы РНК вам известны?
10. Объясните термины: транскрипция, процессинг, сплайсинг, трансляция, элонгация, терминация.
11. В чем особенности регуляции транскрипции у эукариот?
12. Каким образом ферменты ускоряют химические реакции? От чего зависит скорость и направленность ферментативных реакций?
13. Как осуществляется регуляция активности белков-ферментов?
14. Каковы пути регуляции биосинтеза белков ферментов?
15. Что такое сигнальные цепи? Какова их роль в передаче информации?
16. Что такое трансгенные растения? Как их получают и какое значение они имеют?
17. Дайте определения понятиям «диффузия» и «осмос». Чем определяется направление диффузии? Что такое химический потенциал?
18. От чего зависит поступление воды в клетку? Что такое водный потенциал клетки? Каковы его составляющие?
19. В каком состоянии клетки водный потенциал равен: а) осмотическому потенциалу; б) нулю?
20. Допустим, что осмотический потенциал клеточного сока равен -15 бар. Рассчитайте, каков будет водный потенциал и потенциал давления этой клетки: а) при начинающемся плазмолизе; б) при полном тургоре.





21. Допустим, что клетка А имеет осмотический потенциал -10 и потенциал давления $+3$. Каков будет ее водный потенциал? Клетка Б имеет осмотический потенциал -15 , а потенциал давления $+10$. Каков будет ее водный потенциал? Если эта клетка расположена рядом, куда будет поступать вода?
22. Что является движущей силой пассивного транспорта ионов? Каковы причины возникновения электрического трансмембранного потенциала?
23. Может ли только пассивный транспорт объяснить избирательное накопление ионов? Почему?
24. Каковы критерии активного транспорта ионов? Как можно доказать его наличие? В чем отличие между электрогенным и электронеутральным насосами?
25. Охарактеризуйте этапы поступления ионов в клетку. Каково их значение?
26. Отметьте роль транспортных белков и их типы.
27. В чем состоит концепция транспорта ионов через мембрану с помощью переносчиков? Каковы доказательства этого? Что такое облегченная диффузия?
28. Чем первично-активный транспорт веществ отличается от вторично-активного? Что такое симпорт и антипорт?
29. Что является источником энергии для процессов активного транспорта? Какова в этом роль транспортных АТФаз?





глава II

ВОДНЫЙ

СЕМЕН

РАСТЕНИЙ



глава II.....

ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Вода является основной составной частью растительных организмов. Ее содержание доходит до 95% от массы организма, и она участвует прямо или косвенно во всех жизненных процессах. **Вода** — это та внутренняя среда, в которой протекает обмен веществ. Она осуществляет связь органов, координирует их деятельность в целостном растении. Вода входит в состав мембран и клеточных стенок, составляет основную часть цитоплазмы, поддерживает ее структуру, устойчивость входящих в состав цитоплазмы коллоидов, обуславливает определенную конформацию молекул белка. Высокое содержание воды придает содержимому клетки (цитоплазме) подвижный характер. Являясь растворителем, вода обеспечивает транспорт веществ по растению и циркуляцию растворов. Вода — непосредственный участник многих химических реакций. Все реакции гидролиза, многочисленные окислительно-восстановительные реакции (фотосинтез, дыхание) идут с участием воды. Вода защищает растительные ткани от резких колебаний температуры. Обеспечивает упругое тургесцентное состояние растений, с чем связано поддержание формы травянистых растений, ориентация органов в пространстве.

■ ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ВОДНОГО ОБМЕНА

РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

■ ФИЗИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВОДЫ

Вода играет важную роль в жизнедеятельности организма благодаря своим уникальным физическим и химическим свойствам. Молекула воды состоит из двух атомов водорода, присоединенных к одному атому кислорода. Атом кислорода оттягивает электроны от водорода, благодаря этому заряды в молекулах воды распределены неравномерно. Один полюс приобретает положительный заряд, а другой — отрицательный (в целом молекула воды электронейтральна). Иначе говоря, вода представляет собой диполь. Благодаря этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом. Положительный заряд атома водорода одной молекулы притягивается к отрицательному заряду другой. Это приводит к возникновению водородных связей. Благодаря наличию водородных связей





вода имеет определенную упорядоченную структуру. Каждая молекула воды притягивает к себе еще четыре молекулы. Число ассоциированных молекул может быть неопределенно большим.

В твердом состоянии (лед) все молекулы воды соединены водородными связями и организованы в правильные гексагональные структуры. При нагревании лед плавится, и частично эти связи разрываются. При 0°C разрывается примерно 15% водородных связей. Даже при нагревании до 20°C остаются ненарушенными 80% водородных связей. В жидкой воде упорядоченные участки чередуются с неупорядоченными — хаотически распределенными молекулами. Благодаря этому плотность воды больше плотности льда. Кроме того, при плавлении льда плотность увеличивается. Сцепление молекул воды между собой (когезия), а также с другими веществами (адгезия) имеет большое значение в процессе передвижения воды по растению. Высокая скрытая теплота испарения воды (при 20°C она составляет 586 кал/град) также обуславливается наличием водородных связей. Для того чтобы в процессе испарения произошел отрыв молекул от водной поверхности, необходимо затратить дополнительное количество энергии для разрыва водородных связей. Поэтому испарение воды растением (транспирация) сопровождается охлаждением транспирирующих органов. Понижение температуры листьев при транспирации имеет важное физиологическое значение.

Вода обладает очень высокой теплоемкостью — 1 кал/град, поэтому поглощение или потеря значительного количества тепла тканями растений сопровождается сравнительно небольшими колебаниями их температуры. Это позволяет растительному организму воспринимать колебания температуры окружающей среды как бы в «смягченном виде».

Вода обладает высокой растворяющей способностью. В воде анионы и катионы какой-либо соли оказываются разбединенными. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие. Положительно заряженные ионы притягивают полюс молекулы воды с отрицательно заряженными атомами кислорода, тогда как ионы, несущие отрицательный заряд, притягивают полюс с положительно заряженными атомами водорода. Одновременно нарушается и структура самой воды. При этом чем крупнее ион, тем это нарушение сильнее.

Согласно современным представлениям, вода в клетке представляет собой сложную гетерогенную систему, состоящую из: 1) жидкой фазы; 2) гидратно-связанной; 3) гидрофобно-стабилизированной (главным образом в мембранах); 4) пространственно стабилизированной (в капиллярных промежутках). Что касается гидратной воды, то различают два типа гидратации: 1) притяжение диполей воды к заряженным частицам (как к ионам минеральных солей, так и к заряженным группам белка COO^- и NH_2^+); 2) образование водородных связей с полярными группами органических веществ — между атомом водорода воды и атомами O или N.





Вода в растении находится как в свободном, так и в связанном состоянии. *Свободной* называют воду, сохранившую все или почти все свойства чистой воды. Свободная вода легко передвигается, вступает в различные биохимические реакции, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах. *Связанная* вода имеет измененные физические свойства главным образом в результате взаимодействия с неводными компонентами.

Воду, гидратирующую коллоидные частицы (прежде всего белки), называют коллоидно-связанной, а растворенные вещества (минеральные соли, сахара, органические кислоты и др.) — осмотически-связанной. Некоторые исследователи считают, что вся вода в клетке в той или иной степени связана. Физиологи условно понимают под связанной водой ту, которая не замерзает при понижении температуры до -10°C . Важно отметить, что всякое связывание молекул воды (добавление растворенных веществ, гидрофобные взаимодействия и др.) уменьшает их энергию. Именно это лежит в основе снижения водного потенциала клетки по сравнению с чистой водой.

■ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДЫ В КЛЕТКЕ И В ОРГАНИЗМЕ

Содержание воды в различных органах растений колеблется в довольно широких пределах. Оно изменяется в зависимости от условий внешней среды, возраста и вида растений. Так, содержание воды в листьях салата составляет 93—95%, кукурузы — 75—77%. Количество воды неодинаково в разных органах растений: в листьях подсолнечника воды содержится 80—83%, в стеблях — 87—89%, в корнях — 73—75%. Содержание воды, равное 6—11%, характерно главным образом для воздушно-сухих семян, в которых процессы жизнедеятельности заторможены.

Вода содержится в живых клетках, в мертвых элементах ксилемы и в межклетниках. В межклетниках вода находится в парообразном состоянии. Основными испаряющими органами растения являются листья. В связи с этим естественно, что наибольшее количество воды заполняет межклетники листьев. В жидком состоянии вода находится в различных частях клетки: клеточной оболочке, вакуоли, цитоплазме. Вакуоли — наиболее богатая водой часть клетки, где содержание ее достигает 98%. При наибольшей оводненности содержание воды в цитоплазме составляет 95%. Наименьшее содержание воды характерно для клеточных оболочек. Количественное определение содержания воды в клеточных оболочках затруднено; по-видимому, оно колеблется от 30 до 50%.

Формы воды в разных частях растительной клетки также различны. В вакуолярном клеточном соке преобладает вода, удерживаемая сравнительно низкомолекулярными соединениями (осмотически-связанная) и свободная вода. В оболочке растительной клетки вода связана, главным образом, высокополимерными соединениями (целлюлозой, гемицеллюлозой, пектиновыми веществами),





т. е. коллоидно-связанная вода. В самой цитоплазме имеется вода свободная, коллоидно- и осмотически-связанная. Вода, находящаяся на расстоянии до 1 нм от поверхности белковой молекулы, связана прочно и не имеет правильной гексагональной структуры (коллоидно-связанная вода). Кроме того, в цитоплазме имеется определенное количество ионов, а, следовательно, часть воды осмотически связана.

Физиологическое значение свободной и связанной воды различно. Как считает большинство исследователей, интенсивность физиологических процессов, в том числе и темпов роста, зависит в первую очередь от содержания свободной воды. Имеется прямая корреляция между содержанием связанной воды и устойчивостью растений против неблагоприятных внешних условий. Указанные физиологические корреляции наблюдаются не всегда.

■ ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЙ

Для своего нормального существования клетки и растительный организм в целом должны содержать определенное количество воды. Однако это легко осуществимо лишь для растений, произрастающих в воде. Для сухопутных растений эта задача осложняется тем, что вода в растительном организме непрерывно теряется в процессе испарения. Испарение воды растением достигает огромных размеров. Можно привести такой пример: одно растение кукурузы испаряет за вегетационный период до 180 кг воды, а 1 га леса в Южной Америке испаряет в среднем за сутки 75 тыс. кг воды. Огромный расход воды связан с тем, что большинство растений обладает значительной листовой поверхностью, находящейся в атмосфере, не насыщенной парами воды. Вместе с тем развитие обширной поверхности листьев необходимо и выработалось в процессе длительной эволюции для обеспечения нормального питания углекислым газом, содержащимся в воздухе в ничтожной концентрации (0,03%). В своей знаменитой книге «Борьба растений с засухой» К.А. Тимирязев указывал, что противоречие между необходимостью улавливать углекислый газ и сокращать расходование воды наложило отпечаток на строение всего растительного организма.

Для того чтобы возместить потери воды при испарении, в растение должно непрерывно поступать большое ее количество. Непрерывно идущие в растении два процесса — поступление и испарение воды — называют *водным балансом растений*. Для нормального роста и развития растений необходимо, чтобы расход воды примерно соответствовал приходу, или, иначе говоря, чтобы растение сводило свой водный баланс без большого дефицита. Для этого в растении в процессе естественного отбора выработались приспособления к поглощению воды (колоссально развитая корневая система), к передвижению воды (специальная проводящая система), к сокращению испарения (система покровных тканей и система автоматически закрывающихся устьичных отверстий).





Несмотря на все указанные приспособления, в растениях часто наблюдается водный дефицит, т. е. поступление воды не уравнивается ее расходом в процессе транспирации.

Физиологические нарушения наступают у разных растений при разной степени водного дефицита. Есть растения, выработавшие в процессе эволюции разнообразные приспособления к перенесению обезвоживания (засухоустойчивые растения). Выяснение физиологических особенностей, определяющих устойчивость растений к недостатку воды, — важнейшая задача, разрешение которой имеет большое не только теоретическое, но и сельскохозяйственное практическое значение. Вместе с тем, для того чтобы ее решить, необходимо знание всех сторон водообмена растительного организма.

■ РАСХОДОВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ — ТРАНСПИРАЦИЯ.....

В основе расходования воды растительным организмом лежит процесс испарения — переход воды из жидкого в парообразное состояние, происходящий при соприкосновении органов растения с ненасыщенной водой атмосферой. Однако этот процесс осложнен физиологическими и анатомическими особенностями растения, и его называют *транспирацией*.

■ ЗНАЧЕНИЕ ТРАНСПИРАЦИИ

Количество воды, испаряемой растением, во много раз превосходит объем содержащейся в нем воды. Экономный расход воды составляет одну из важнейших проблем сельскохозяйственной практики. К.А. Тимирязев назвал транспирацию в том объеме, в каком она идет, «необходимым физиологическим злом». Действительно, в обычно протекающих размерах транспирация не является необходимой. Так, если выращивать растения в условиях высокой и низкой влажности воздуха, то, естественно, в первом случае транспирация будет идти со значительно меньшей интенсивностью. Однако рост растений будет одинаков или даже лучше там, где влажность воздуха выше, а транспирация меньше. Вместе с тем транспирация в определенном объеме полезна растительному организму:

1. Транспирация спасает растение от перегрева, который ему грозит на прямом солнечном свете. Температура сильно транспирирующего листа может примерно на 7°C быть ниже температуры листа завядающего, нетранспирирующего. Это особенно важно в связи с тем, что перегрев, разрушая хлоропласты, резко снижает процесс фотосинтеза (оптимальная температура для процесса фотосинтеза 20—25°C). Именно благодаря высокой транспирирующей способности многие растения хорошо переносят повышенную температуру.





2. Транспирация создает непрерывный ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое.

3. С транспирационным током передвигаются растворимые минеральные и частично органические питательные вещества, при этом чем интенсивнее транспирация, тем быстрее идет этот процесс.

Как уже говорилось, механизм поступления ионов и воды в клетку различен. Однако некоторое количество питательных веществ может поступать пассивно, и этот процесс может ускориться с увеличением транспирации.

■ ЛИСТ КАК ОРГАН ТРАНСПИРАЦИИ

Строение листа. Устьица. Основным транспирирующим органом является лист. Средняя толщина листа составляет 100—200 мкм. Паренхимные клетки листа расположены рыхло, между ними имеется система межклетников, которые занимают от 15 до 25% объема листа. Эпидермис — покровная ткань листа, состоит из компактно расположенных клеток, наружные стенки которых утолщены. Кроме того, листья большинства растений покрыты кутикулой, в состав которой входят оксимонокарбоновые кислоты, содержащие по 16—28 атомов углерода и по 2—3 гидроксильные группы. Эти кислоты соединены друг с другом в цепочки с помощью эфирных связей. Кутикула варьирует как по составу, так и по толщине. Более развитой кутикулой характеризуются листья светолюбивых растений по сравнению с теневыносливыми и засухоустойчивых по сравнению с влаголюбивыми. Кутикула вместе с клетками эпидермиса образует как бы барьер на пути испарения паров воды. Удаление кутикулы во много раз повышает интенсивность испарения. Все эти особенности выработались в процессе эволюции как приспособление к сокращению испарения. Для соприкосновения листа с атмосферой имеются поры — устьица. Устьице — это отверстие (щель), ограниченная двумя замыкающими клетками. Устьица встречаются у всех наземных органов растения, но больше всего у листьев. Каждая замыкающая клетка устьица в отличие от клеток эпидермиса имеет хлоропласты. В них происходит фотосинтез, хотя с меньшей интенсивностью, чем в клетках мезофилла. Устьица — одно из оригинальных приспособлений, обладающих способностью открываться и закрываться в зависимости от насыщенности замыкающих клеток водой. Обычно устьичные отверстия ограничены двумя замыкающими клетками, стенки которых неравномерно утолщены. У двудольных растений замыкающие клетки бобовидной, или полулунной, формы, при этом их внутренние прилегающие друг к другу клеточные стенки более толстые, а внешние — более тонкие. Протопласты замыкающих клеток связаны в единое целое перфорациями в основании граничащих общих стенок. Когда воды мало, замыкающие клетки плотно прилегают друг к другу и устьичная щель закрыта. Когда воды в замыкающих клетках много, то она давит на клеточные стенки, и более тонкие

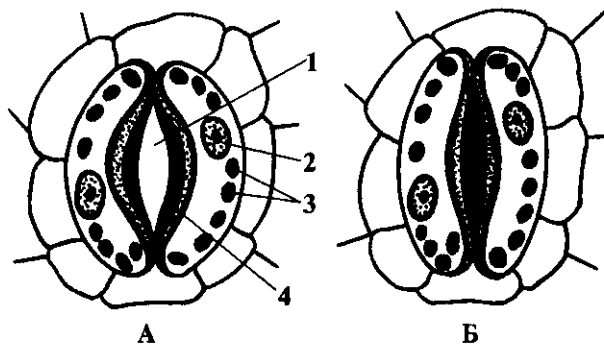




■ ■ ■ ■ глава II. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

стенки растягиваются сильнее, а более толстые втягиваются внутрь, между замыкающими клетками появляется щель (рис. 34).

- А — открытое устьице;
- Б — закрытое устьице;
- 1 — устьичная щель;
- 2 — ядро;
- 3 — хлоропласты;
- 4 — толстая клеточная оболочка



■ рис. 34

Структура устьиц у двудольных растений

В последнее время доказано, что для движения устьиц большое значение имеет также расположение микрофибрилл целлюлозы. Если обычно в клетках листьев целлюлозные фибриллы ориентированы в длину и в этом направлении утолщены, то в замыкающих клетках устьиц микрофибриллы организованы радиально, что усиливает устойчивость к процессу растяжения.

У злаков строение замыкающих клеток несколько иное. Они представлены двумя удлинёнными клетками, на концах которых стенки более тонкие. При насыщении водой более тонкие стенки на концах растягиваются и раздвигают замыкающие клетки, благодаря чему образуется щель (рис. 35).

Число устьичных отверстий колеблется в зависимости от вида растений от 10 до 600 на 1 мм² листа. У многих растений (75% видов), в том числе для большинства древесных, устьица расположены на нижней стороне листа. Диаметр устьичных щелей составляет всего 3—12 мкм. Устьица соединяют внутреннее пространства листа с внешней средой. Вода поступает в лист через сеть жилок, в которых расположены сосудистые элементы. Возможны три пути испарения: через устьица — устьичная, кутикулу — кутикулярная и через чечевички — лентиккулярная транспирация. Впервые разграничение на кутикулярную и устьичную транспирацию было введено в 1877 г.

Кутикулярная транспирация. В том, что действительно испарение идет не только через устьица, но и через кутикулу, легко убедиться. Так если взять листья, у которых устьица расположены только с нижней стороны (например, листья яблони), и замазать эту сторону вазелином, то испарение воды будет продолжаться, хотя и в значительно меньших размерах. Следовательно, определенное



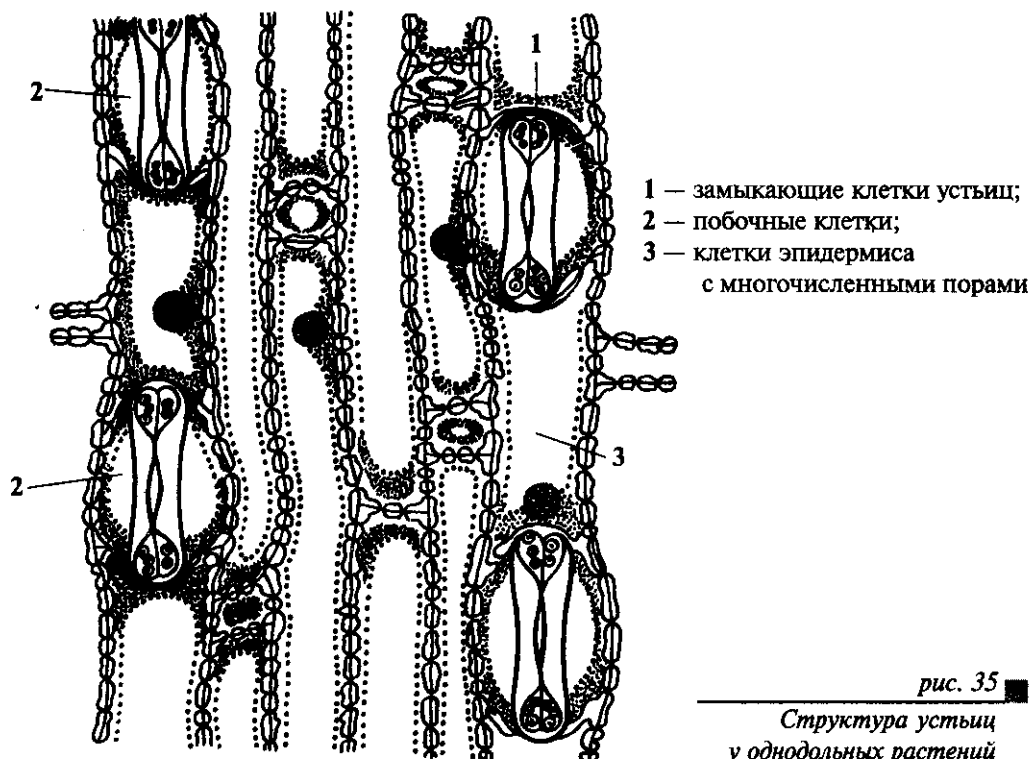


рис. 35

Структура устьиц у однодольных растений

количество воды испаряется через кутикулу. Интенсивность этого процесса прежде всего определяется толщиной слоя кутикулы. Кутикулярная транспирация обычно составляет около 10% от общей потери воды листом. Однако у растений, листья которых характеризуются слабым развитием кутикулы, доля этого вида транспирации может повышаться до 30%. Имеет значение также возраст листа. Молодые листья, как правило, имеют слабо развитую кутикулу и, следовательно, более интенсивную кутикулярную транспирацию. У старых листьев доля кутикулярной транспирации снова возрастает, так как, хотя кутикула и сохраняет достаточную толщину, в ней появляются трещины, через которые легко проходят пары воды.

Трещины в кутикуле могут появляться и после временного завядания листьев, благодаря чему транспирация усиливается. Кутикулярная транспирация зависит от оводненности листа. При насыщении кутикулы водой испарение идет интенсивнее, а при подсыхании кутикулы — снижается. Имеются данные, что кутикулярная транспирация меньше зависит от условий внешней среды по сравнению с устьичной (Н.И. Антипов).



Устьичная транспирация. Основная часть воды испаряется через устьица. Процесс транспирации можно разделить на ряд этапов.

Первый этап — это переход воды из клеточных оболочек, где она находится в капельно-жидком состоянии, в межклетники (парообразное состояние). Это собственно процесс испарения, отрыв молекул воды с поверхности клеточных стенок. Важно подчеркнуть, что уже на этом этапе растение обладает способностью регулировать процесс транспирации (внеустьичная регулировка). Так, если в растении недостаток воды, то в сосудах корня и стебля создается сильное натяжение, которое делает их водный потенциал более отрицательным, что оказывает сопротивление передвижению воды в клетку и уменьшает интенсивность испарения. Надо учитывать также, что между всеми частями клетки существует водное равновесие. Чем меньше воды в клетке, тем выше становится концентрация клеточного сока. А это, в свою очередь, уменьшает содержание свободной воды в протопласте и клеточной оболочке. Соотношение свободной воды к связанной падает, водоудерживающая сила растет, интенсивность испарения уменьшается. Кроме того, снижение оводненности клеточных стенок приводит к изменению формы менисков в капиллярах на вогнутую. Это увеличивает поверхностное натяжение, затрудняет переход воды в парообразное состояние и снижает количество водяного пара в межклетниках.

Второй этап — это выход паров воды из межклетников или через кутикулу, или, главным образом, через устьичные щели. Поверхность всех клеточных стенок, соприкасающихся с межклетными пространствами, превышает поверхность листа примерно в 10—30 раз. Все же если устьица закрыты, то все это пространство быстро насыщается парами воды и переход воды из жидкого в парообразное состояние прекращается. Иная картина наблюдается при открытых устьицах. Как только часть паров воды выйдет из межклетников через устьичные щели, так сейчас же этот недостаток восполняется за счет испарения воды с поверхности клеток. Поскольку устьичная транспирация составляет 80—90% от всего испарения листа, то степень открытости устьиц является основным механизмом, регулирующим интенсивность транспирации. При открытых устьицах общая поверхность устьичных щелей составляет всего 1—2% от площади листа. Казалось бы, это должно очень сильно уменьшать испарение по сравнению с испарением со свободной водной поверхности той же площади, что и лист. Однако это не так. Сравнение испарения листа с испарением со свободной водной поверхности той же площади показало, что оно идет не в 100 раз, как это следовало бы, исходя из размеров открытой площади (1%), а всего в 2 раза медленнее. Объяснение этому явлению было дано в исследованиях английских ученых Г. Броуна и Ф. Эскомба, которые установили, что испарение из ряда мелких отверстий идет быстрее, чем из одного крупного той же площади. Это связано с явлением краевой диффузии. При диффузии из отверстий, отстоящих друг от друга на некотором расстоянии, молекулы воды, расположенные по краям,





рассеиваются быстрее. Естественно, что таких краевых молекул значительно больше в ряде мелких отверстий по сравнению с одним крупным (рис. 36). Для малых отверстий интенсивность испарения пропорциональна их диаметру, а не площади (закон Й. Стефана). Это видно из данных таблицы 2.

Указанная закономерность проявляется в том случае, если мелкие поры расположены достаточно далеко друг от друга. Структура листа удовлетворяет указанным требованиям. Поры (устьица) имеют малый диаметр и достаточно удалены друг от друга. При открытых устьицах выход паров воды идет достаточно

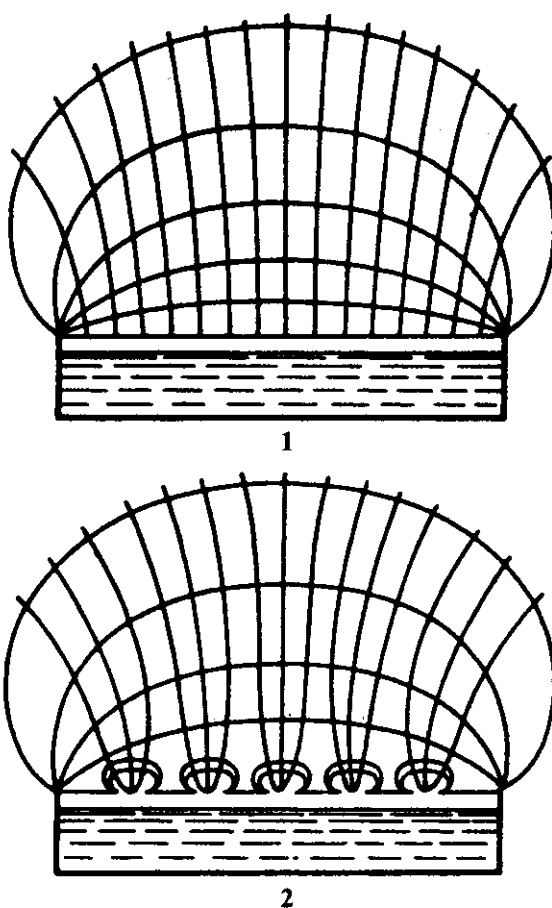


рис. 36

Схема испарения водяного пара из открытого сосуда (1) и через мелко продырявленную оболочку (2)





Взаимосвязь между испарением воды и размерами пор

Диаметр пор, мм (d)	Площадь пор, отн. ед. (πr^2)	Периметр, отн. ед. ($2\pi r$)	Испарение воды, отн. ед.
2,64	100	100	100
0,35	1	13	
		14	

интенсивно, закрытие устьиц резко тормозит испарение. Именно на этом этапе вступает в действие устьичная регулировка транспирации. При недостатке воды в листе устьица автоматически закрываются. Полное закрывание устьиц сокращает транспирацию на 90%. Вместе с тем уменьшение размеров устьиц всегда приводит к соответственному сокращению транспирационного процесса. Определения показали, что устьица должны закрыться больше чем на $\frac{1}{2}$, чтобы это сказалось на уменьшении интенсивности транспирации.

Третий этап транспирации — это диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы. Этот этап регулируется лишь условиями внешней среды.

■ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА СТЕПЕНЬ ОТКРЫТОСТИ УСТЬИЦ

Различают три типа реакций устьичного аппарата на условия среды: 1. *Гидропассивная реакция* — это закрывание устьичных щелей, вызванное тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. В результате сдавливания устьица не могут открыться и устьичная щель не образуется. Гидропассивные движения обычно наблюдаются после сильных поливов и могут служить причиной торможения процесса фотосинтеза. 2. *Гидроактивная реакция* открывания и закрывания — это движения, вызванные изменением в содержании воды в замыкающих клетках устьиц. Механизм этих движений рассмотрен выше (с. 89). 3. *Фотоактивная реакция*. Фотоактивные движения проявляются в открывании устьиц на свету и закрывании в темноте. Особенное значение имеют красные и синие лучи, которые наиболее эффективны в процессе фотосинтеза. Это имеет большое приспособительное значение, т. к. благодаря открытию устьиц на свету к хлоропластам диффундирует CO_2 , необходимый для фотосинтеза.

Механизм фотоактивных движений устьиц не является вполне ясным. Свет оказывает косвенное влияние через изменение концентрации CO_2 в замыкающих клетках устьиц. Если концентрация CO_2 в межклетниках падает ниже





определенной величины (эта величина зависит от вида растений), устьица открываются. При повышении концентрации CO_2 устьица закрываются. В замыкающих клетках устьиц всегда имеются хлоропласты и происходит фотосинтез. На свету CO_2 ассимилируется в процессе фотосинтеза, содержание ее падает. Согласно гипотезе канадского физиолога У. Скарса, CO_2 оказывает влияние на степень открытости устьиц через изменение рН в замыкающих клетках. Уменьшение содержания CO_2 приводит к повышению значения рН (сдвигу в щелочную сторону). Напротив, темнота вызывает повышение содержания CO_2 (вследствие того, что CO_2 выделяется при дыхании и не используется в процессе фотосинтеза) и снижение значения рН (сдвиг в кислую сторону). Изменение значения рН приводит к изменению активности ферментных систем. В частности, смещение значения рН в щелочную сторону увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как сдвиг в кислую сторону повышает активность ферментов, участвующих в синтезе крахмала. Распад крахмала на сахара вызывает увеличение концентрации растворенных веществ, в связи с этим осмотический потенциал и, как следствие, водный потенциал становятся более отрицательными. В замыкающие клетки начинает интенсивно поступать вода из окружающих паренхимных клеток. Устьица открываются. Противоположные изменения происходят, когда процессы сдвигаются в сторону синтеза крахмала.

Однако это не единственное объяснение. Показано, что замыкающие клетки устьиц содержат значительно больше калия на свету по сравнению с темнотой. Установлено, что количество калия в замыкающих клетках при открытии устьиц повышается в 4–20 раз при одновременном уменьшении этого показателя в сопутствующих клетках. Происходит как бы перераспределение калия. При открытии устьиц возникает значительный градиент мембранного потенциала между замыкающими и сопутствующими клетками (И.И. Гунар, Л.А. Паничкин). Добавление АТФ к эпидермису, плавающему на растворе KCl , увеличивает скорость открытия устьиц на свету. Показано также возрастание содержания АТФ в замыкающих клетках устьиц в процессе их открывания (С.А. Кубичик). Можно полагать, что АТФ, образованная в процессе фотосинтетического фосфорилирования в замыкающих клетках, используется для усиления поступления калия. Это связано с деятельностью H^+ -АТФазы. Активизация H^+ -насоса способствует выходу H^+ из замыкающих клеток. Это приводит к транспорту по электрическому градиенту K^+ в цитоплазму, а затем в вакуоль. Усиленное поступление K^+ , в свою очередь, способствует транспорту Cl^- по электрохимическому градиенту. Осмотическая концентрация возрастает. В других случаях поступление K^+ уравнивается не Cl^- , а солями яблочной кислоты (малатами), которые образуются в клетке в ответ на снижение значения рН в результате выхода H^+ . Накопление осмотически активных веществ в вакуоли (K^+ , Cl^- , малаты) снижает осмотический, а затем и водный потенциал замыкающих клеток устьиц. Вода поступает в вакуоль, и устьица открываются. В темноте K^+ транспортируется из





определенной величины (эта величина зависит от вида растений), устьица открываются. При повышении концентрации CO_2 устьица закрываются. В замыкающих клетках устьиц всегда имеются хлоропласты и происходит фотосинтез. На свету CO_2 ассимилируется в процессе фотосинтеза, содержание ее падает. Согласно гипотезе канадского физиолога У. Скарса, CO_2 оказывает влияние на степень открытости устьиц через изменение рН в замыкающих клетках. Уменьшение содержания CO_2 приводит к повышению значения рН (сдвигу в щелочную сторону). Напротив, темнота вызывает повышение содержания CO_2 (вследствие того, что CO_2 выделяется при дыхании и не используется в процессе фотосинтеза) и снижение значения рН (сдвиг в кислую сторону). Изменение значения рН приводит к изменению активности ферментных систем. В частности, смещение значения рН в щелочную сторону увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как сдвиг в кислую сторону повышает активность ферментов, участвующих в синтезе крахмала. Распад крахмала на сахара вызывает увеличение концентрации растворенных веществ, в связи с этим осмотический потенциал и, как следствие, водный потенциал становятся более отрицательными. В замыкающие клетки начинает интенсивно поступать вода из окружающих паренхимных клеток. Устьица открываются. Противоположные изменения происходят, когда процессы сдвигаются в сторону синтеза крахмала.

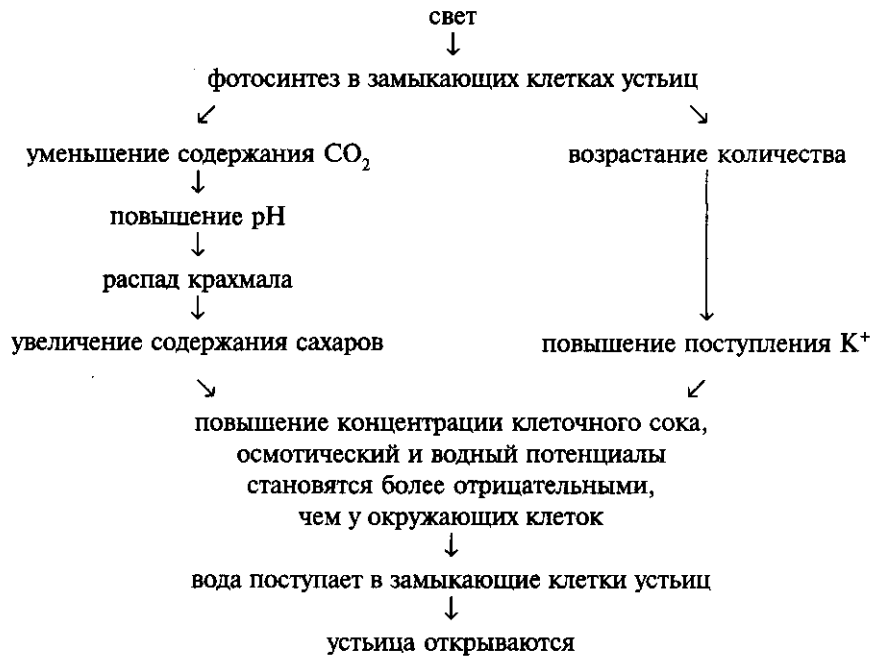
Однако это не единственное объяснение. Показано, что замыкающие клетки устьиц содержат значительно больше калия на свету по сравнению с темнотой. Установлено, что количество калия в замыкающих клетках при открытии устьиц повышается в 4—20 раз при одновременном уменьшении этого показателя в сопутствующих клетках. Происходит как бы перераспределение калия. При открытии устьиц возникает значительный градиент мембранного потенциала между замыкающими и сопутствующими клетками (И.И. Гунар, Л.А. Паничкин). Добавление АТФ к эпидермису, плавающему на растворе KCl , увеличивает скорость открытия устьиц на свету. Показано также возрастание содержания АТФ в замыкающих клетках устьиц в процессе их открывания (С.А. Кубичик). Можно полагать, что АТФ, образованная в процессе фотосинтетического фосфорилирования в замыкающих клетках, используется для усиления поступления калия. Это связано с деятельностью H^+ -АТФазы. Активизация H^+ -насоса способствует выходу H^+ из замыкающих клеток. Это приводит к транспорту по электрическому градиенту K^+ в цитоплазму, а затем в вакуоль. Усиленное поступление K^+ , в свою очередь, способствует транспорту Cl^- по электрохимическому градиенту. Осмотическая концентрация возрастает. В других случаях поступление K^+ уравнивается не Cl^- , а солями яблочной кислоты (малатами), которые образуются в клетке в ответ на снижение значения рН в результате выхода H^+ . Накопление осмотически активных веществ в вакуоли (K^+ , Cl^- , малаты) снижает осмотический, а затем и водный потенциал замыкающих клеток устьиц. Вода поступает в вакуоль, и устьица открываются. В темноте K^+ транспортируется из





■ ■ ■ ■ глава II. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

закрывающихся в окружающие клетки и устьица закрываются. Указанные процессы представлены в виде схемы:



Движения устьиц регулируются гормонами растений (фитогормонами). Открывание устьиц предупреждается, а закрывание стимулируется фитогормоном — абсцизовой кислотой (АБК). Интересно в связи с этим, что АБК тормозит синтез ферментов, участвующих в распаде крахмала. Имеются данные, что под влиянием абсцизовой кислоты содержание АТФ падает. Вместе с тем АБК уменьшает поступление K^+ , возможно, за счет уменьшения выхода ионов H^+ (торможение H^+ -помпы). Обсуждается роль других фитогормонов — цитокининов в регуляции открывания устьиц путем усиления транспорта K^+ в замыкающие клетки устьиц и активизации H^+ -АТФазы.

Движение устьичных клеток оказалось зависимым от температуры. При исследовании ряда растений показано, что при температуре ниже $0^\circ C$ устьица не открываются. Повышение температуры выше $30^\circ C$ вызывает закрытие устьиц. Возможно, это связано с повышением концентрации CO_2 в результате увеличения интенсивности дыхания. Вместе с тем имеются наблюдения, что у разных сортов пшеницы реакция устьиц на повышенную температуру различна. Длительное воздействие высокой температуры повреждает устьица, в некоторых



случаях настолько сильно, что они теряют способность открываться и закрываться.

Наблюдения за степенью открытости устьиц имеют большое значение в физиологической и агрономической практике. Они помогают установить необходимость снабжения растения водой. Закрытие устьиц говорит уже о неблагоприятных сдвигах в водном обмене и, как следствие, о затруднениях в питании растений углекислым газом.

■ ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕСС ТРАНСПИРАЦИИ

Внешние условия не только регулируют степень открытости устьиц, но и оказывают влияние непосредственно на процесс транспирации. Зависимость интенсивности испарения от условий среды подчиняется уравнению Дальтона. Транспирация также подчиняется этой формуле, правда, с отклонениями. Согласно формуле Дальтона:

$$V = K(F - f) \frac{760}{p},$$

где V — интенсивность испарения, количество воды, испарившейся с единицы поверхности; K — коэффициент диффузии; F — упругость паров воды, насыщающих данное пространство; f — упругость паров воды в окружающем пространстве при температуре испаряющей поверхности; p — атмосферное давление в момент опыта.

Из приведенного уравнения видно, что испарение пропорционально разности $(F - f)$, т. е. *ненасыщенности атмосферы парами воды, или дефициту влажности*. Чем больше дефицит влажности воздуха, тем ниже (более отрицателен) его водный потенциал и тем быстрее идет испарение. Это в целом справедливо и для транспирации. Однако надо учесть, что при недостатке воды в листе вступает в силу устьичная и внеустьичная регулировка, благодаря чему влияние внешних условий сказывается в смягченном виде и транспирация начинает возрастать медленнее, чем это следовало бы, исходя из формулы Дальтона. Несмотря на это, общая закономерность зависимости транспирации от насыщенности водой атмосферы остается справедливой. Чем меньше относительная влажность воздуха, тем выше интенсивность транспирации.

Следующим фактором среды, оказывающим влияние на процесс транспирации, является *температура*. Влияние температуры можно проследить также исходя из уравнения Дальтона. С повышением температуры значительно увеличивается количество паров воды, которое насыщает данное пространство (F) (табл. 3). Возрастание F приводит к повышению дефицита влажности. В связи с этим с повышением температуры транспирация увеличивается.





Зависимость насыщающего давления пара от температуры

Температура, °С	Насыщающее давление пара, мм рт. ст. (F)
10	9,21
20	17,54
30	31,82

Сильное влияние на транспирацию оказывает *свет*. Если влияние влажности атмосферы и температуры с большей силой сказывается на испарении со свободной водной поверхности, то свет сильнее влияет именно на транспирацию. Это связано с несколькими причинами:

1. На свету, благодаря тому, что зеленые листья поглощают определенные участки солнечного спектра, повышается температура листа, и это вызывает усиление процесса транспирации. В связи с этим действие света на транспирацию проявляется тем сильнее, чем выше содержание хлорофилла. У зеленых растений даже рассеянный свет повышает транспирацию на 30—40%.

2. Под влиянием света устьица раскрываются.

3. Увеличивается проницаемость цитоплазмы для воды, что также, естественно, увеличивает скорость ее испарения. Все это в целом приводит к тому, что на свету транспирация идет во много раз интенсивнее, чем в темноте.

На интенсивность процесса транспирации оказывает влияние *влажность почвы*. С уменьшением влажности почвы транспирация уменьшается. Чем меньше воды в почве, тем меньше ее в растении. Уменьшение содержания воды в растительном организме автоматически снижает процесс транспирации в силу устьичной и внеустьичной регулировки. В этой связи имеет значение и *величина осмотического потенциала почвенного раствора*. Чем более отрицателен $\Psi_{\text{осм.}}$, тем ниже при прочих равных условиях интенсивность транспирации.

Формула Дальтона выведена для спокойной погоды. Однако *ветер*, перемешивая слои воздуха, очень сильно увеличивает скорость испарения. Ветер оказывает влияние и на транспирацию, правда, по сравнению с испарением в несколько ослабленной форме. Поскольку обычно ветер не проникает внутрь листа, то под его влиянием возрастает в основном третий этап транспирации, т. е. перенос насыщенного водой воздуха от поверхности листа. В силу этого при ветре усиливается, прежде всего, кутикулярная транспирация. Большее действие ветер оказывает на транспирацию тех растений, где кутикула развита слабее. Сильнее на интенсивность транспирации сказываются суховеи. В этом случае ветер





сгибает и разгибает листья и горячий воздух врывается в межклетники. Этим вызывается усиление транспирации уже на первом ее этапе.

Транспирация зависит и от ряда *внутренних факторов*, прежде всего от содержания воды в листьях. Всякое уменьшение содержания воды уменьшает интенсивность транспирации. Транспирация изменяется в зависимости от концентрации клеточного сока. Молекулы воды удерживаются осмотическими силами. Чем концентрированнее клеточный сок, тем слабее транспирация. Интенсивность транспирации зависит от эластичности (способности к обратимому растяжению) клеточных стенок. Если клеточные стенки малоэластичны, то уже небольшая потеря воды приводит к сокращению объема клетки до минимума. В этот период клеточные оболочки не растянуты и не оказывают сопротивления, водный потенциал становится равным всей величине осмотического потенциала. Увеличение отрицательной величины водного потенциала клетки приводит к уменьшению интенсивности транспирации.

Транспирация изменяется в зависимости от величины листовой поверхности, а также при изменении соотношения корня/побеги. Чем больше развита листовая поверхность, больше побеги, тем значительнее общая потеря воды. Однако в процессе естественного отбора у растений выработалась компенсирующая способность к меньшему испарению с единицы поверхности листа (меньшая интенсивность транспирации) при увеличении листовой поверхности. Так, в опытах с сахарной свеклой было показано, что при возрастании поверхности листьев в 5 раз потеря воды в процессе транспирации увеличилась всего в 3 раза. Эти наблюдения имеют большое значение при расчетах потребности растений в воде, в частности при орошении. Вместе с тем с увеличением отношения корня/побеги интенсивность транспирации возрастает.

Интенсивность транспирации зависит и от фазы развития. С увеличением возраста растений транспирация, как правило, падает. Так, в опытах с пшеницей оказалось, что в фазу колошения интенсивность транспирации снижается. Высокая интенсивность испарения у молодых листьев может происходить за счет усиления кутикулярной транспирации, кутикула в этот период еще слабо развита. Так, по данным проф. П.А. Генкеля, у молодых листьев березы кутикулярная транспирация составляет около 50%, а у старых только 20% от общего испарения. Нельзя также не учитывать, что молодые листья более оводнены. При этом интересно, что на интенсивности испарения сказывается не только собственный возраст листа, но и общий возраст всего растительного организма.

П.А. Генкель и Н.И. Антипов считают, что постепенное снижение интенсивности транспирации в процессе онтогенеза как органа, так и растения в целом может служить подтверждением биогенетического закона (онтогенез повторяет филогенез). Действительно, имеется соответствие между тем, как шло приспособление растений к наземному образу жизни в филогенезе и к лучшему сохранению влаги в онтогенезе (рекапитуляция).





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

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

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

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

Что касается *суточного хода транспирации*, то в ночной период суток транспирация резко сокращается. Это связано как с изменением внешних факторов (повышение влажности воздуха, снижение температуры, отсутствие света), так и с внутренними особенностями (закрытие устьиц). Измерения показывают, что ночная транспирация составляет всего 3—5% от дневной.

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

При частом измерении транспирации можно заметить, что этому процессу свойственно ритмичное увеличение и уменьшение интенсивности. По-видимому, это связано главным образом с колебанием содержания воды в растении. Увеличение транспирации приводит к уменьшению содержания воды, что, в свою очередь, сокращает интенсивность транспирации. Как следствие, содержание воды растет, и транспирация также возрастает, и так непрерывно. Напряженность транспирации, а также ее связь с другими процессами, в частности с фотосинтезом, принято выражать в следующих единицах.





Интенсивность транспирации — это количество воды, испаряемой растением (в г) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в дм^2). Эта величина колеблется в пределах 0,15—1,47 г/ $\text{дм}^2\cdot\text{ч}$.

Транспирационный коэффициент—количество воды (в г), испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества. Транспирационные коэффициенты заметно колеблются у одного и того же растения в зависимости от условий среды. Все же в некоторой степени они могут служить показателем требований растений к влаге. Так, если транспирационный коэффициент пшеницы, в зависимости от условий, колеблется от 217 до 755 г H_2O /г сухого вещества, то для проса эти величины значительно ниже и составляют 162—447. Значительно более экономное расходование воды растениями проса является одной из причин большой устойчивости этого растения к засухе. Особенно важно подчеркнуть, что транспирационный коэффициент резко падает на фоне достаточного снабжения питательными элементами. Так, по данным И.С. Шатилова, транспирационные коэффициенты на фоне удобрений снизились для озимой пшеницы с 417 до 241, для овса с 257 до 177. Эти данные хорошо подчеркивают значение удобрений как фактора, влияющего на более экономное расходование растениями воды.

Продуктивность транспирации — величина, обратная транспирационному коэффициенту,— это количество сухого вещества (в г), накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды. **Относительная транспирация** — отношение воды, испаряемой листом, к воде, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени. **Экономность транспирации** — количество испаряемой воды (в мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении. Тонколистные растения расходуют за час больше воды по сравнению с растениями с мясистыми листьями, которые испаряют 8—20% от общего количества содержащейся в них воды.

■ ПОСТУПЛЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ



У вышедших на сушу растений должны были выработаться приспособления, позволяющие им обеспечить насыщенность клеток водой, восполнить ее потерю, вызванную испарением. Это было достигнуто различными путями. Такие растения, как лишайники, сохранили способность поглощать воду всей своей поверхностью, а при недостатке влаги впадать в состояние анабиоза. У высших растений в процессе эволюции появились специальные приспособления к поглощению воды. Наземные растения в основном поглощают воду из почвы. Однако некоторое количество воды может поступать из атмосферы. Есть даже растения, для которых атмосферная влага является основным источником. К таким растениям относят, прежде всего, эпифиты, живущие на поверхности





других растений, но не являющиеся паразитами. Эпифиты принадлежат к различным семействам, особенно много их в тропической флоре. Они обладают воздушными корнями, в которых имеется многослойная ткань, состоящая из полых клеток с тонкими стенками. Такое строение позволяет им поглощать как парообразную влагу, так и воду осадков, подобно губке. У некоторых эпифитов дождевая вода собирается листьями и затем поглощается с помощью волосков. Приспособления к сбору дождевой воды листьями имеются и у ряда других растений. Например, у некоторых представителей сем. Зонтичные вода собирается в листовых влагалищах. Сбор воды листьями имеет большое значение для растений засоленных почв, когда поступление воды из почвы затруднено. Так, у солянок на листьях имеются волоски, а стенки клеток листовой паренхимы очень тонкие — все это помогает поглощать влагу атмосферы. В определенных условиях способность использовать парообразную влагу проявляется у листьев всех растений. Так, в опытах с томатами было показано, что если корневая система растений находится в сухой почве, а листья соприкасаются с атмосферой, насыщенной парами воды, то вода будет поступать через листья, передвигаться по направлению к клеткам корня и даже выделяться в почву.

■ ■ ■ ■ КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ ВОДЫ

Основной источник влаги для растений — вода, находящаяся в почве, и основным органом поглощения воды является корневая система. Роль этого органа прежде всего заключается в том, что благодаря огромной поверхности обеспечивается поступление воды в растение из почвы. Сформировавшаяся корневая система представляет собой сложный орган с хорошо дифференцированной внешней и внутренней структурой.

Определение размеров корневых систем требует специальных методов. Очень много в этом отношении достигнуто благодаря работам русских физиологов В.Г. Ротмистрова, А.П. Модестова, И.В. Красовской. Оказалось, что общая поверхность корней обычно превышает поверхность надземных органов в 140—150 раз. Подсчитано, что число корней у однолетних сеянцев яблони достигает 45 тыс. Корневые системы даже однолетних хлебных злаков проникают в почву на глубину 1,5—2 м. При выращивании одиночного растения ржи было установлено, что общая длина его корней может достигать 600 км, при этом на них образуется 15 млрд корневых волосков. Эти данные говорят об огромной потенциальной способности к росту корневых систем. Однако при росте растений в фитоценозах, размеры их корневых систем заметно уменьшаются. Рост корня, его ветвление продолжают в течение всей жизни растительного организма, т. е. практически он не ограничен. Меристемы — образовательные ткани — расположены на вершукке каждого корня. Доля меристематических клеток





сравнительно велика (10% по массе против 1% у стебля). В зависимости от типа растений распределение корневой системы в почве различно. У некоторых растений корневая система проникает на большую глубину, у других, главным образом, распространяется в ширину.

Рост корней отличается большой скоростью. Считается, что одно растение риса в благоприятных условиях может образовать до 5 км новых корней в сутки. За счет этого прироста корневой системы в растение может дополнительно поступать 1,5 л воды. Только благодаря такому интенсивному росту корневые системы растений могут использовать скудно рассеянную в почве воду, поскольку скорость передвижения воды в почве за счет диффузии крайне мала — 1 см/сут. Важное значение имеет явление гидротропизма, при котором рост корневой системы как бы идет из более иссушенных слоев почвы к более влажным.

С физиологической точки зрения корневая система неоднородна. Далеко не вся поверхность корня участвует в поглощении воды. В каждом корне различают несколько зон (*рис. 37 А*), правда, не всегда все зоны выражены одинаково четко. Окончание корня снаружи защищено корневым чехликом, напоминающим округлый колпачок, состоящий из живых тонкостенных продолговатых клеток. Корневой чехлик служит защитой для точки роста. Клетки корневого чехлика сдвигаются, что уменьшает трение и способствует проникновению корня в глубь почвы. Под корневым чехликом расположена меристематическая зона. Меристема состоит из многочисленных мелких, усиленно делящихся, плотно упакованных клеток, почти целиком заполненных цитоплазмой. Следующая зона — зона растяжения. Здесь клетки увеличиваются в объеме (растягиваются). Затем следует зона корневых волосков. При дальнейшем увеличении возраста клеток, а также расстояния от кончика корня, корневые волоски исчезают, начинается кутинизация и опробкование клеточных оболочек. Поглощение воды происходит главным образом клетками зоны растяжения и зоны корневых волосков. Некоторое количество воды может поступать и через опробковевшую зону корня. Это главным образом наблюдается у деревьев. В этом случае вода проникает через чечевички.

Рассмотрим несколько подробнее поперечное строение корня в зоне корневых волосков (*рис. 37 Б*). Поверхность корня в этой зоне покрыта ризодермой. Это однослойная ткань с двумя видами клеток, формирующими и не формирующими корневые волоски. В настоящее время показано, что клетки, формирующие корневые волоски, отличаются особым типом обмена веществ. Корневые волоски растут путем растяжения клеточной оболочки, которое происходит с большой скоростью (0,1 мм/ч). Для их роста очень важно присутствие кальция. У большинства растений клетки ризодермы обладают тонкими стенками. Вслед за ризодермой до перикарпа идут клетки коры. Кора состоит из нескольких слоев паренхимных клеток. Важной особенностью коры является развитие системы крупных межклетников.



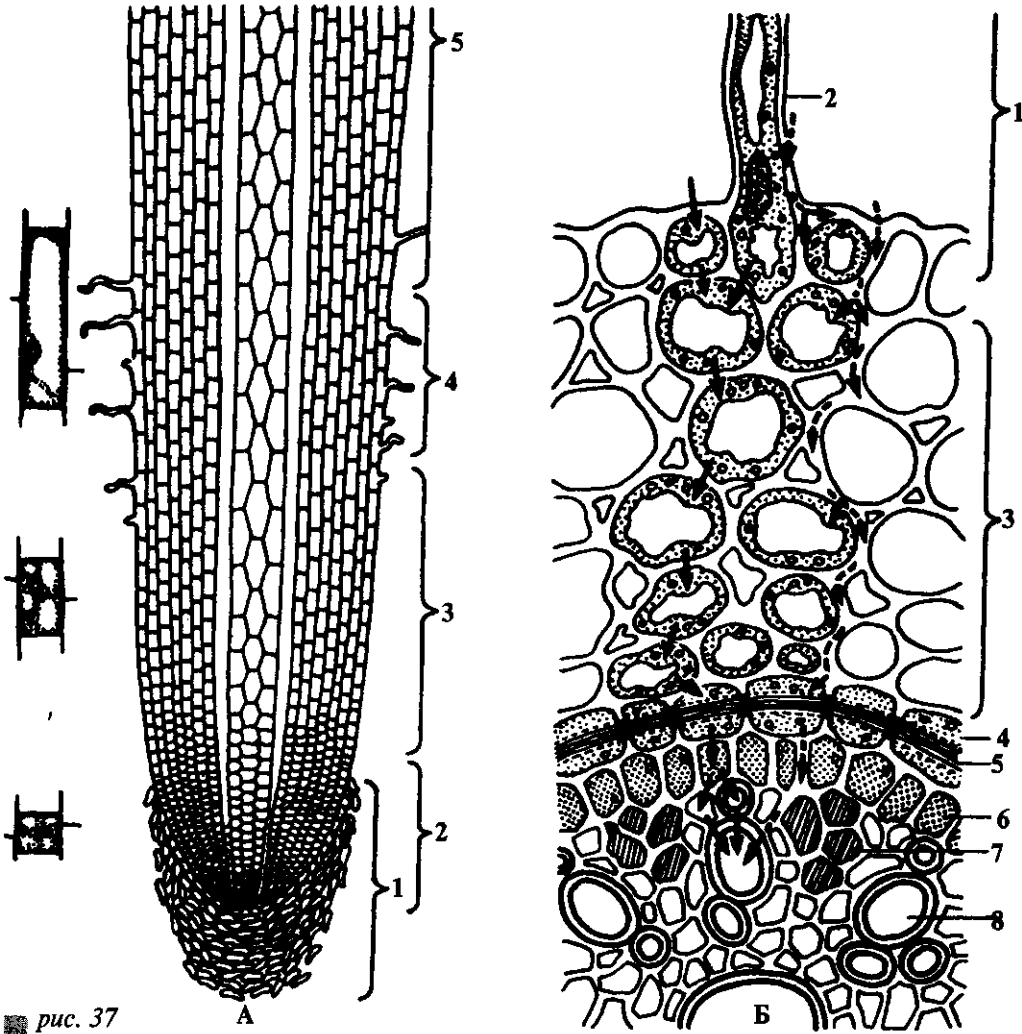


рис. 37

Схема строения корня:

- А — продольный разрез: 1 — корневой чехлик; 2 — меристема; 3 — зона растяжения; 4 — зона корневых волосков; 5 — зона ветвления;
- Б — поперечный разрез (по М.Ф. Даниловой): 1 — ризодерма; 2 — корневой волосок; 3 — паренхима; 4 — эндодерма; 5 — пояски Каспари; 6 — перицикл; 7 — флоэма; 8 — ксилема.

Стрелки — пути передвижения веществ, поглощаемых из наружного раствора. Сплошные стрелки — путь раствора по симпласту; прерывистые — по апопласту





На границе коры и центрального цилиндра развивается один слой плотно прилегающих друг к другу клеток — эндодерма, для которой характерно наличие поясков Каспари. Цитоплазма в клетках эндодермы плотно прилегает к клеточным оболочкам. По мере старения вся внутренняя поверхность клеток эндодермы, за исключением пропускных клеток, пропитывается суберином, что не позволяет передвигаться воде и растворенным в ней веществам. При дальнейшем старении сверху могут накладываться еще слои. По-видимому, именно клетки эндодермы служат основным физиологическим барьером для передвижения как воды, так и питательных веществ по свободному пространству (межклетникам и клеточным оболочкам).

В центральном цилиндре расположены проводящие ткани корня. При рассмотрении структуры корня в продольном направлении важно отметить, что начало роста корневых волосков, появление поясков Каспари в стенках эндодермы и дифференциация сосудов ксилемы происходят на одном и том же расстоянии от апикальной меристемы. Именно эта зона является зоной снабжения растений питательными веществами. Обычно поглощающая зона составляет около 5 см в длину. Величина ее зависит от скорости роста корня в целом. Чем медленнее растет корень, тем зона поглощения короче.

Надо отметить, что в целом корневые системы значительно менее разнообразны по сравнению с надземными органами, в связи с тем, что среда их обитания более однородна. Это не исключает того, что корневые системы изменяются под влиянием тех или иных условий. Хорошо показано влияние температуры на формирование корневых систем. Как правило, оптимальная температура для роста корневых систем несколько ниже по сравнению с ростом надземных органов того же растения. Все же сильное понижение температуры заметно тормозит рост корней и способствует образованию толстых, мясистых, мало ветвящихся корневых систем.

Большое значение для формирования корневых систем имеет влажность почвы. Распределение корней по горизонтам почвы часто определяется распределением воды в почве. Обычно в первый период жизни растительного организма корневая система растет чрезвычайно интенсивно и, как следствие, скорее достигает более влажных слоев почвы. Некоторые растения развивают поверхностную корневую систему. Располагаясь близко к поверхности, сильно ветвящиеся корни перехватывают атмосферные осадки. В засушливых районах часто глубоко и мелко укореняющиеся виды растений растут рядом. Первые обеспечивают себя влагой за счет глубоких слоев почвы, вторые за счет усвоения выпадающих осадков. Развитие корневых систем зависит от аэрации. Именно недостаток кислорода является причиной плохого развития корневых систем на заболоченных почвах. Растения, приспособленные к росту на плохо аэрируемых почвах, имеют в корнях систему межклетников, которые вместе с межклетниками в стеблях и листьях составляют единую вентиляционную систему.





Значение имеют и условия питания. Показано, что внесение фосфорных удобрений способствует углублению корневых систем, а внесение азотных удобрений — их усиленному ветвлению.

■ ОСНОВНЫЕ ДВИГАТЕЛИ ВОДНОГО ТОКА

Основной силой, вызывающей поступление и передвижение воды в растении, является процесс транспирации, в результате которого возникает градиент водного потенциала. Как уже упоминалось, водный потенциал — это мера энергии, используемой водой для передвижения. Чем меньше насыщенность водой данной системы, тем меньше (более отрицателен) ее водный потенциал. При потере воды растением в процессе транспирации создается ненасыщенность клеток листа водой, как следствие, водный потенциал становится более отрицательным. Поступление воды идет в сторону более отрицательного водного потенциала.

Так называемый верхний концевой двигатель водного тока в растении — это транспирация листьев. Однако опыты показали, что вода может поступать в побеги и через мертвую корневую систему, причем в этом случае поглощение воды даже ускоряется.

Кроме верхнего концевого двигателя водного тока, в растениях существует нижний концевой двигатель. Это хорошо доказывается на примере таких явлений, как *гуттация* и плач. Листья растений, клетки которых насыщены водой, в условиях высокой влажности воздуха, препятствующей испарению, выделяют капельно-жидкую воду с небольшим количеством растворенных веществ — гуттируют. Выделение жидкости идет через специальные водные устья — *гидатоды*. Выделяющаяся жидкость — *гутта*. Таким образом, процесс гуттации является результатом одностороннего тока воды, происходящего в отсутствие транспирации, и, следовательно, вызывается какой-то иной причиной.

К такому же выводу можно прийти и при рассмотрении явления плача растений. Если срезать побеги растения и к срезанному концу присоединить стеклянную трубку, то по ней будет подниматься жидкость. Анализ показывает, что это — вода с растворенными веществами, получившая название пасоки. В некоторых случаях, особенно в весенний период, плач наблюдается и при надрезе веток растений. Именно на этом основано вытекание сока при надрезе ствола березы весной. Определения показали, что объем выделяющейся жидкости (пасоки) во много раз превышает объем корневой системы. Таким образом, плач — это не просто вытекание жидкости в результате пореза. Это приводит к выводу, что плач, как и гуттация, связан с наличием одностороннего тока воды через корневые системы, не зависящего от транспирации.

Силу, вызывающую в растении односторонний ток воды с растворенными веществами, не зависящую от процесса транспирации, называют *корневым*





давлением. Наличие корневого давления позволяет говорить о нижнем концевом двигателе водного тока. Корневое давление можно измерить, присоединив манометр к концу, оставшемуся после срезания надземных органов растения, или поместив корневую систему в серию растворов различной концентрации и подобрав такую, при которой плач прекращается. Оказалось, что величина корневого давления равна примерно 1–1,5 бара (Д.А. Сабинин). Было показано также, что плач осуществляется только в тех условиях, в которых нормально протекают все процессы жизнедеятельности клеток корня. Не только умерщвление клеток корня, но и снижение интенсивности их жизнедеятельности, в первую очередь интенсивности дыхания, прекращает плач. В отсутствие кислорода, под влиянием дыхательных ядов, при пониженной температуре плач приостанавливается. Все сказанное позволило Д.А. Сабинину дать следующее определение: плач растений — это прижизненный односторонний ток воды и питательных веществ, связанный с затратой энергии. Однако механизм этого явления до настоящего времени не получил достаточного объяснения.

Существуют две основные точки зрения. Ряд исследователей (А. Крафтс, Т. Бройер и др.) полагают, что вода передвигается пассивно, осмотическим путем по градиенту водного потенциала. Согласно этой гипотезе низкий (более отрицательный) водный потенциал создается в сосудах ксилемы благодаря поступлению туда из почвы растворимых солей, а также из-за слабого противодействия малоэластичных стенок сосудов. Соли поступают активно, для чего и требуется затрата энергии. Таким образом, поступление воды связано в этом случае с энергетическими затратами и с активной жизнедеятельностью клеток корня не прямо, а косвенно. В этой связи корневое давление можно определить как давление, развивающееся в проводящих элементах ксилемы благодаря метаболической активности корней. Поскольку активное поступление зависит от энергии, выделяемой при дыхании, работа нижнего концевого двигателя — корневого давления зависит от присутствия кислорода, ингибиторов и активаторов дыхательного обмена.

Вместе с тем существует и другая точка зрения (В.Н. Жолкевич, Л.В. Можеева, Н.В. Пильщикова), согласно которой корневое давление складывается из двух составляющих: осмотической и метаболической. Работа последней требует непосредственной затраты энергии АТФ. Высказывается предположение, что при этом большая роль принадлежит сократительным актиноподобным белкам, энергозависимое сокращение и расслабление которых вызывает изменения гидростатического давления в клетках. В результате на пути водного тока в направлении сосудов ксилемы создаются локальные градиенты водного потенциала, что и способствует проталкиванию воды в сосуды. Вопрос этот требует дальнейшей экспериментальной разработки.

Сила, развиваемая нижним концевым двигателем водного тока, во много раз меньше той, которая обуславливается транспирацией. Это проявляется и в том,





что скорость вытекания воды из ксилемы значительно уступает скорости транспирации, поэтому в обычных условиях вода в сосудах находится не под положительным, а под отрицательным давлением. Однако все же нижний концевой двигатель способствует подаче воды. Большинство исследователей считает, что прекращение работы нижнего концевого двигателя является показателем начала страдания растений от недостатка воды (засухи). Особенное значение этот двигатель водного тока приобретает в отсутствие транспирации. Так, это может иметь место ранней весной, когда воздух насыщен водой и транспирация ослаблена. У некоторых многолетних растений в зимний период сосуды ксилемы заполнены воздухом и весной поступление воды идет за счет работы только нижнего концевого двигателя.

■ ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ

Вода, поступившая в клетки корня под влиянием разности водных потенциалов, которые возникают благодаря транспирации и корневого давления, передвигается до проводящих элементов ксилемы. Согласно современным представлениям, вода в корневой системе может перемещаться в радиальном направлении тремя путями: *апопластическим*, *симпластическим*, *трансмембранным*. Еще в 1932 г. немецкий физиолог Э. Мюнх высказал мнение о существовании в корневой системе двух относительно независимых друг от друга объемов, по которым передвигается вода, — апопласта и симпласта. При транспорте по апопласту вода передвигается по клеточным стенкам, не проходя через мембраны. При симпластном транспорте вода проникает в клетку через полупроницаемую мембрану и далее перемещается по протопластам клеток, которые соединены между собой многочисленными плазмодесмами. При трансмембранном транспорте вода перетекает через клетки и при этом проходит, по крайней мере, две плазматические мембраны. Уже обсуждалось, что в последнее время много внимания уделяется аквапоринам — мембранным белкам, образующим в мембранах специализированные водные каналы и определяющим проницаемость для воды.

Эксперименты показали, что передвижение воды по коре корня идет главным образом по апопласту, где она встречает меньшее сопротивление, и лишь частично по симпласту (С. Френч). Апопластный путь прерывается в эндодерме в связи с наличием поясков Каспари. Вместе с тем в апикальной части суберинизация отсутствует, поэтому вода легко проникает через эндодерму. Кроме того, в суберинизированных частях корня вода может проходить через пропускные клетки.

Сказанное показывает, что для транспорта в сосуды ксилемы, вода должна пройти через полупроницаемую мембрану клеток эндодермы. Таким образом, мы имеем дело как бы с осмометром, у которого полупроницаемая мембрана расположена в клетках эндодермы. Вода устремляется через эту мембрану





в сторону меньшего (более отрицательного) водного потенциала. Далее вода поступает в сосуды ксилемы. По вопросу о причинах, вызывающих секрецию воды в сосуды ксилемы, имеются различные суждения. Согласно гипотезе Крафтса, это следствие выброса солей в сосуды ксилемы, в результате чего там создается повышенная их концентрация, и водный потенциал становится более отрицательным. Предполагается, что в результате активного поступления соли накапливаются в клетках корня. Однако интенсивность дыхания в клетках, окружающих сосуды ксилемы (перицикл), очень низкая, и они не удерживают соли, которые благодаря этому десорбируются в сосуды.

Транспорт воды в корне зависит от интенсивности процесса дыхания. При помещении растений в условия, тормозящие дыхание корней (низкая температура, анаэробизм или наличие дыхательных ядов), они транспортируют меньше воды. Предполагают, что это может быть связано с инактивированием аквапоринов. Торможение транспорта воды в корнях в аэробных условиях, возможно, объясняет факт завядания растений в переувлажненной почве.

Дальнейшее передвижение воды идет по сосудистой системе корня, стебля и листа. Проводящие элементы ксилемы состоят из сосудов и трахейд (рис. 37 Б).

Опыты с кольцеванием показали, что восходящий ток воды по растению движется в основном по ксилеме. В проводящих элементах ксилемы вода встречает незначительное сопротивление, что, естественно, облегчает передвижение воды на большие расстояния. Правда, некоторое количество воды передвигается и вне сосудистой системы. Однако по сравнению с ксилемой сопротивление движению воды других тканей значительно больше. Это приводит к тому, что вне ксилемы движется всего от 1 до 10% общего потока воды.

Из сосудов стебля вода попадает в сосуды листа. Вода движется из стебля через черешок или листовое влагалище в лист. В листовой пластинке водопроводящие сосуды расположены в жилках. Жилки, постепенно разветвляясь, становятся все более мелкими. Чем гуще сеть жилок, тем меньшее сопротивление встречает вода при передвижении к клеткам мезофилла листа. Именно поэтому густота жилкования листа считается одним из важнейших признаков ксероморфной структуры — отличительной чертой растений, устойчивых к засухе.

Иногда мелких ответвлений жилок листа так много, что они подводят воду почти к каждой клетке. Вся вода в клетке находится в равновесном состоянии. Иначе говоря, в смысле насыщенности водой имеется равновесие между вакуолью, цитоплазмой и клеточной оболочкой, их водные потенциалы равны. В связи с этим, как только в силу процесса транспирации возникает ненасыщенность водой клеточных стенок паренхимных клеток, она сейчас же передается внутрь клетки, водный потенциал которой падает. Вода передвигается от клетки к клетке благодаря градиенту водного потенциала. По-видимому, передвижение воды от клетки к клетке в листовой паренхиме идет не по симпласту, а в основном по клеточным стенкам, где сопротивление значительно меньше.





По сосудам вода движется благодаря создающемуся в силу транспирации градиенту водного потенциала, градиенту свободной энергии (от системы с большей свободой энергии к системе с меньшей). Можно привести примерное распределение водных потенциалов, которое и вызывает передвижение воды: водный потенциал почвы ($-0,5$ бар), корня (-2 бар), стебля (-5 бар), листьев (-15 бар), воздуха при относительной влажности 50% (-1000 бар).

Однако получены экспериментальные данные, которые не позволяют рассматривать силу транспирации как единственную, обуславливающую восходящий ток воды по растению. Так, показано, что восходящий ток воды может осуществляться и при отсутствии транспирации. К этому же выводу приводят опыты, показывающие ритмическое секретирование устьичными клетками жидкой воды, а также зависимость передвижения воды от эндогенной энергии, поставляемых процессом дыхания. Это позволяет считать, что движущая сила транспорта воды в растении является суммой двух весьма различных по своей природе составляющих, условно названных метаболической и осмотической. Об этом уже упоминалось при рассмотрении вопроса о корневом давлении. Осмотическая составляющая представлена в корнях сугубо осмотическими явлениями, в стебле и листьях — гидростатической тягой, создаваемой градиентом водного потенциала в системе почва — растение — атмосфера. Температурный коэффициент Q_{10} этой составляющей близок к единице. Именно такая величина Q_{10} характерна для простых физических процессов. В то же время Q_{10} процесса транспорта воды значительно выше. Столь высокий температурный коэффициент свойственен сложным процессам цепного характера. Очевидно, транспорт воды за счет метаболической составляющей относится к разряду именно таких процессов. Согласно имеющимся экспериментальным данным, в формировании метаболической составляющей непосредственное участие принимают контракильные системы паренхимных клеток (т. е. белки цитоскелета). Они могут играть роль сфинктеров, регулирующих просветы водных каналов (открытие—закрывание) в плазмодесмах. Благодаря их работе индуцируются ритмические микроколебания внутриклеточного (внутрисимпластного) гидростатического давления, которые внешне выражаются в короткопериодных (1—3 мин) автоколебаниях поступления воды в клетку (симпласт, ткань, орган) и водоотдачи (т. е. микропульсациях). Принципиально важное значение имеет факт противофазности автоколебаний водопоглощения и водоотдачи. Это свидетельствует о том, что процесс транспорта воды состоит из двух последовательных, ритмично чередующихся, относительно самостоятельных, хотя и тесно взаимосвязанных фаз: фазы сокращения, во время которой вода выделяется (выталкивается, секретировается) и последующей фазы расслабления, во время которой вода поглощается. Выделение воды вызывает падение тургора и водного потенциала в целом, создавая предпосылку для поглощения следующей порции воды, вновь приводящего к возрастанию водного потенциала вплоть до того,





что он из отрицательного становится положительным. После этого происходит новое сокращение. Именно фаза сокращения происходит с участием контрактных систем и требует затраты энергии. Таким образом, вода поглощается и выделяется по градиенту водного потенциала, а не против него, т. е. согласно данной схеме, транспорт воды в термодинамическом понимании является пассивным. Возникающие за счет ритмической деятельности внутриклеточного сократительного аппарата микроколебания гидростатического давления паренхимных клеток являются механизмом, создающим локальные градиенты водного потенциала на пути водного тока, и тем самым регулирующим скорость этого тока. Именно благодаря этому формируется метаболическая составляющая движущей силы транспорта воды в растении, играющая решающую роль в общей системе эндогенной регуляции. Под влиянием ингибиторов контрактных систем или окислительного фосфорилирования (т. е. при нарушении энергоснабжения) противофазность исчезает, автоколебания затухают и транспорт воды тормозится (В.Н. Жолкевич).

Необходимо также отметить роль сил сцепления для обеспечения поднятия воды в растении на высоту более 100 м. Теория сцепления была выдвинута русским ученым Е.Ф. Вотчалом и английским физиологом Е. Диксоном. Для лучшего понимания рассмотрим следующий опыт. В чашку с ртутью помещают заполненную водой трубку, которая заканчивается воронкой из пористого фарфора. Вся система лишена пузырьков воздуха. По мере испарения воды ртуть поднимается по трубке. При этом высота подъема ртути превышает 760 мм. Это объясняется наличием сил сцепления между молекулами воды и ртути, которые в полной мере проявляются при отсутствии воздуха. Сходное положение, только еще более ярко выраженное, имеется в сосудах у растений.

Вся вода в растении представляет единую взаимосвязанную систему. Поскольку между молекулами воды имеются *силы сцепления (когезия)*, вода поднимается на высоту, значительно большую 10 м. Расчеты показали, что благодаря наличию сродства между молекулами воды силы сцепления достигают величины — 30 бар. Это такая сила, которая позволяет поднять воду на высоту, равную 120 м, без разрыва водных нитей, что примерно составляет максимальную высоту деревьев. Силы сцепления существуют и между водой и стенками сосудов — *адгезия*. Стенки проводящих элементов ксилемы эластичны. В силу этих двух обстоятельств даже при недостатке воды связь между молекулами воды и стенками сосудов не нарушается. Это подтверждается исследованиями по изменению толщины стебля травянистых растений. Определения показали, что в полуденные часы толщина стебля растений уменьшается. Если перерезать стебель, то сосуды сразу расширяются и воздух поступает в них. Из этого опыта видно, что при сильном испарении сосуды сужаются и это приводит к появлению отрицательного давления.

Степень натяжения водных нитей в сосудах зависит от соотношения процессов поглощения и испарения воды. Все это позволяет растительному организму





поддерживать единую водную систему и не обязательно восполнять каждую каплю испаряемой воды. Таким образом, при нормальном водоснабжении создается непрерывность воды в системе почва — растение — атмосфера. В том случае, если в отдельные членики сосудов попадает воздух (эмболия), они, по-видимому, выключаются из общего тока проведения воды. Таков путь воды по растению и его основные движущие силы.

Современные методы исследования позволяют определить скорость передвижения воды по растению. Скорость передвижения воды определяется разностью водных потенциалов в начале и конце пути, а также сопротивлением, которое она встречает. Было предложено распространить на этот процесс закон Ома, тогда

$$V = \frac{\Psi_{в1} - \Psi_{в2}}{r_1 + r_2},$$

где V — скорость движения воды, $\Psi_{в1}$ и $\Psi_{в2}$ — водные потенциалы, r_1 и r_2 — сопротивления. Согласно полученным данным, скорость движения воды в течение суток изменяется и в дневные часы она значительно больше. При этом разные виды растений отличаются по скорости передвижения воды. Если скорость передвижения у хвойных пород обычно 0,5—1,2 м/ч, то у лиственных она значительно выше. У дуба, например, скорость передвижения составляет 27—40 м/ч. Скорость передвижения воды мало зависит от напряженности обмена веществ. Изменение температуры, введение метаболических ингибиторов не влияют на передвижение воды. Вместе с тем этот процесс, как и следовало ожидать, очень сильно зависит от скорости транспирации и от диаметра водопроводящих сосудов. В более широких сосудах вода встречает меньшее сопротивление. Однако надо учитывать, что в более широкие сосуды скорее могут попасть пузырьки воздуха или произойти какие-либо иные нарушения тока воды.

■ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ

Еще в 1864 г. Ю. Сакс установил, что поступление воды через корневые системы зависит от температуры. С понижением температуры скорость поступления воды резко сокращается. Это может оказать заметное влияние на растительный организм, особенно в осенний период, когда испарение идет еще достаточно интенсивно, а поступление воды задерживается из-за пониженной температуры почвы. В результате растения завядают и даже могут погибнуть от обезвоживания. Причин, по которым понижение температуры вызывает уменьшение поступления воды, по-видимому, несколько: 1) повышается вязкость воды и, как следствие, снижается ее подвижность; 2) уменьшается проницаемость цитоплазмы для





воды; 3) тормозится рост корней; 4) уменьшается скорость всех метаболических процессов. Последнее обстоятельство, по-видимому, должно сказаться косвенно, через уменьшение поступления солей и, как следствие, торможение работы нижнего концевой двигателя (корневого давления). Торможение поступления воды в корневую систему при действии пониженной температуры можно легко продемонстрировать в простом опыте. Так, если положить кусок льда на поверхность почвы в сосуде с растением, то в условиях интенсивной транспирации растение через два часа обнаружит признаки завядания. Если затем удалить лед, то растение снова приобретет тургор.

Снижение аэрации почвы также тормозит поступление воды. Это можно наблюдать, когда после сильного дождя все промежутки почвы заполнены водой и вместе с тем на солнце при сильном испарении растения завядают. Это связано с тем, что все условия, снижающие метаболизм (недостаток кислорода, избыток CO_2 , дыхательные яды) снижают поступление ионов и, как следствие, уменьшают поступление воды. Вместе с тем исследования показали, что особенно резкое подавление поступления воды происходит при увеличении содержания CO_2 . Возможно, избыток углекислого газа помимо ингибирования дыхания, повышает вязкость воды, снижает проницаемость цитоплазмы.

Большое значение имеет содержание воды в почве, а также концентрация почвенного раствора. Естественно, вода поступает в корень только тогда, когда водный потенциал корня ниже (более отрицателен) водного потенциала почвы. В том случае, если почвенный раствор имеет более отрицательный осмотический потенциал, вода не только не будет поступать в корень, но будет выделяться из него. Особенное значение это имеет для засоленных почв. Именно поэтому растения, растущие на этих почвах (галофиты), имеют резко отрицательный осмотический потенциал.

Всякое уменьшение влажности почвы снижает поступление воды. Чем меньше воды в почве, тем с большей силой она удерживается и тем меньше ее водный потенциал. Для того чтобы в растение поступила вода, должен существовать градиент водного потенциала в системе почва — растение — атмосфера. Надо также учитывать, что уменьшение содержания воды в корне затрудняет ее дальнейшее продвижение к сосудам ксилемы. Это объясняется тем, что при уменьшении содержания воды сопротивление ее передвижению по клеткам корня растет. Подсыхающие клеточные оболочки оказывают значительное сопротивление передвижению воды. Сопротивление корневой системы передвижению воды при ее недостатке настолько велико, что, по мнению Н.А. Максимова, это может снижать транспирацию, т. е. являться средством для ее регуляции.

С физиологической точки зрения удобно выделить следующие формы почвенной влаги, различающиеся по степени доступности для растений. *Гравитационная вода* заполняет крупные промежутки между частицами почвы, она хорошо доступна растениям. Водный потенциал этой формы воды зависит от осмотической



концентрации и составляет $-0,1$ бар. Однако, как правило, она легко стекает в нижние горизонты под влиянием силы тяжести, вследствие чего бывает в почве лишь после дождей. *Капиллярная вода* заполняет капиллярные поры в почве. Эта вода также хорошо доступна для растений, удерживается в капиллярах силами поверхностного натяжения и поэтому не только не стекает вниз, но и поднимается вверх от грунтовых вод (Ψ_v не более -1 бар). *Пленочная вода* окружает коллоидные частицы почвы. Вода из периферических слоев гидратационных оболочек может поглощаться клетками корня. Вместе с тем чем ближе к коллоидным частицам располагаются молекулы воды, тем с большей силой они удерживаются и, как следствие, менее доступны для растений. *Гигроскопическая вода* адсорбируется сухой почвой при помещении ее в атмосферу с относительной влажностью воздуха 95%. Этот тонкий слой молекул воды удерживается с такой силой, что их $\Psi_v = -1000$ бар. Эта форма воды полностью недоступна для растений.

Количество воды (в %), при котором растение впадает в устойчивое завядание, называют *коэффициентом завядания* или *влажностью завядания*. Влажность, при которой наступает завядание на данной почве, зависит от ряда причин. Считается, что растения завядают в тот момент, когда вода в почве перестает передвигаться. Однако было показано, что если завядание начинается при одной и той же влажности, то промежуток времени от завядания до гибели (интервал завядания) у растений может быть резко различным. Так, для растений бобов интервал завядания составляет несколько суток, тогда как для проса — несколько недель. Это, естественно, сказывается на устойчивости растений к засухе. Вместе с тем влажность, при которой наступает завядание, в большой степени зависит от скорости транспирации, а также от осмотического потенциала клеток растения. Так, при одной и той же влажности почвы завядание начинается позднее у растений с меньшим (более отрицательным) осмотическим потенциалом.

Большое значение при определении показателя влажности завядания также имеет тип почвы. Одно и то же растение завядает на черноземе при значительно более высокой влажности, чем на подзоле. Это связано с тем, что черноземные почвы характеризуются более тонким механическим составом. Влажность завядания еще не дает представления о количестве воды, полностью недоступной растению, поскольку при завядании какое-то количество воды продолжает поступать в растительный организм. В связи с этим было введено понятие «мертвый запас» влаги в почве — это количество воды, полностью недоступное растению. Мертвый запас зависит исключительно от типа почвы, ее механического состава, что видно из следующей формулы: $q = \% \text{песка} (0,01) + \% \text{пыли} (0,12) + \% \text{глины} (0,57)$, где q — мертвый запас. Чем больше глинистых частиц в почве, тем больше мертвый запас влаги. Количество доступной для растительного организма воды представляет разность между полевой влагоемкостью (максимальное количество воды, удерживаемое почвой в капиллярах) и мертвым





запасом. В связи со сказанным перегнойные суглинистые почвы обладают не только наибольшим мертвым запасом, но и наибольшим запасом доступной влаги. Так, если полевая влагоемкость черноземных почв составляет 40%, мертвый запас—25%, то количество доступной воды равно 25%, тогда как у песка полевая влагоемкость — 15%, мертвый запас—5%, количество доступной воды всего 10%.





Вопросы к главе II ■ ■ ■ ■

1. Какие особенности структуры молекул воды определяют ее физические и химические свойства?
2. Объясните, почему К.А. Тимирязев называл транспирацию «необходимым физиологическим злом»?
3. Почему устьица считаются одним из замечательных приспособлений зеленого растения, выработанных в процессе эволюции?
4. Каково соотношение количества воды, испаряемой через устьица и со свободной водной поверхности той же площади? Чем это объясняется?
5. Какие типы движения устьиц вам известны? Каков их механизм? Каково значение K^+ и фитогормонов в процессе открывания устьиц?
6. Какие выводы важно сделать об изменении интенсивности транспирации в различных условиях среды, исходя из формулы Дальтона?
7. Почему ветер усиливает транспирацию, а опушенность листьев уменьшает транспирацию?
8. Охарактеризуйте основные силы, вызывающие поступление воды в клетки корня. В чем роль процессов метаболизма?
9. Что такое плач растений? Каков механизм этого процесса?
10. Является ли транспирация абсолютно необходимой для поступления воды? Как клетки корня получают воду, если транспирация минимальна?
11. Как свойства почвы влияют на поступление воды в клетки корня? Какие силы препятствуют поступлению воды из почвы?
12. Объясните следующие термины: «полевая влагоемкость», «влажность завядания», «мертвый запас». Почему вносимые удобрения при засухе могут нанести вред растению?
13. Опишите путь воды от корня через ткани стебля, листа до ее потери в атмосфере. Как при этом изменяется водный потенциал? Объясните значение градиента водного потенциала для осуществления тока воды в растениях.
14. Объясните сущность теории сцепления.
15. Каковы движущие силы водного тока? Охарактеризуйте разные точки зрения.

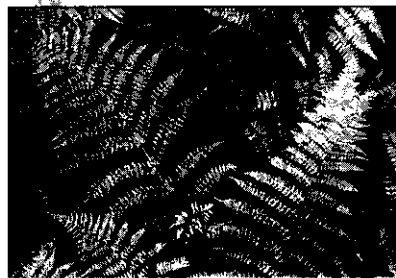
глава III



ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

УГЛЕРОДОМ

(ФОТОСИНТЕЗ)





глава III

ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ УГЛЕРОДОМ (ФОТОСИНТЕЗ)

Анализ органического вещества показывает, что оно состоит на 45% из углерода. Именно поэтому вопрос об источнике питания организмов углеродом чрезвычайно важен. Все организмы можно разделить на автотрофные и гетеротрофные. *Автотрофные организмы* характеризуются способностью синтезировать органическое вещество из неорганических соединений. *Гетеротрофные организмы* строят органическое вещество своего тела из уже имеющихся готовых органических соединений, только перестраивая их. Иначе говоря, гетеротрофные организмы живут за счет автотрофных. Для того чтобы осуществить синтез органического вещества, необходима энергия. В зависимости от используемого соединения, а также от источников энергии, различают следующие основные типы питания углеродом и построения органических веществ (табл. 4).

Таблица 4

Основные типы углеродного питания

Тип питания	Источник углерода	Источник водорода	Источник энергии
I. Гетеротрофный	Органическое вещество	Органическое вещество	Энергия окисления органических веществ
II. Автотрофный			
1. Фотосинтез	CO ₂	H ₂ O	Энергия света
2. Бактериальный фотосинтез	CO ₂	H ₂ S, H ₂ и др.	Энергия света
3. Хемосинтез	CO ₂	H ₂ O, H ₂ S, H ₂ , NH ₃	Энергия окисления неорганических веществ

■ ЗНАЧЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА И ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Из всех перечисленных типов питания углеродом фотосинтез зеленых растений, при котором построение органических соединений идет за счет простых



неорганических веществ (CO_2 и H_2O) с использованием энергии солнечного света, занимает совершенно особое место. Общее уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез — это процесс, при котором энергия солнечного света превращается в химическую энергию. В самом общем виде это можно представить следующим образом: квант света ($h\nu$) поглощается хлорофиллом, молекула которого переходит в возбужденное состояние, при этом электрон переходит на более высокий энергетический уровень. В клетках зеленых растений в процессе эволюции выработался механизм, при котором энергия электрона, возвращающегося на основной энергетический уровень, превращается в химическую энергию. Только с помощью зеленых растений энергия Солнца может накапливаться в виде энергии химических связей. Большая часть энергии, используемой человеком на заводах и фабриках, т. е. энергия, благодаря которой происходит движение различных механизмов, машин и самолетов, — это все энергия Солнца, преобразованная в зеленом листе. Запасание энергии в результате фотосинтеза происходит на различные промежутки времени: от минут, часов до сотен миллионов лет (достаточно вспомнить образование торфа и каменного угля в результате разложения растений).

В процессе фотосинтеза из простых неорганических соединений (CO_2 , H_2O) строятся различные органические вещества. В результате происходит перестройка химических связей: вместо связей C—O и H—O возникают связи C—C и C—H , в которых электроны занимают более высокий энергетический уровень. Таким образом, богатые энергией органические вещества, которыми питаются и за счет которых получают энергию (в процессе дыхания) животные и человек, первоначально создаются в зеленом листе. Можно сказать, что практически вся живая материя на Земле является результатом фотосинтетической деятельности.

Исследования показали также, что почти весь кислород атмосферы фотосинтетического происхождения. Следовательно, процессы дыхания и горения стали возможны только после того, как возник фотосинтез. Все это и позволяет говорить о космическом значении фотосинтеза. Появление свободного кислорода в атмосфере Земли вызвало значительные изменения во всей живой природе. Возникли аэробные организмы, способные усваивать кислород. На поверхности Земли процессы приняли биогеохимический характер, произошло окисление соединений железа, серы, марганца и др. Изменился состав атмосферы: содержание CO_2 и аммиака снизилось, а кислорода и азота возросло. Возникновение озонового экрана, который задерживает опасную для живых организмов ультрафиолетовую радиацию, также является следствием появления кислорода. Озон (O_3) образуется из O_2 в верхних слоях атмосферы под действием солнечной радиации. В настоящее время существует опасность частичного разрушения озонового экрана вследствие загрязнения атмосферы промышленными и другими отходами.





Фотосинтез имеет важнейшее значение и в жизни самого растительного организма, являясь процессом воздушного питания растений. Согласно расчетам А.А. Ничипоровича, в период наиболее активного роста растений суточные приросты сухого вещества достигают 300 и даже 500 кг/га. При этом в течение суток растение усваивает 1—2 кг N, 0,1—0,2 кг P, 0,8—1,7 кг K и до 1000 кг CO₂. Чтобы лучше представить себе масштабы процесса фотосинтеза, приведем несколько цифр. Согласно данным французского исследователя Дювиньо (1972), ежегодно в процессе фотосинтеза растениями суши образуется 30 млрд т органического вещества, в том числе на долю лесов приходится 20,4 млрд т, лугов, степей — 3 млрд т, пустынь — 1,1 млрд т, культурных полей — 5,6 млрд т. Энергия, накапливаемая в процессе фотосинтеза за один год, приблизительно в 100 раз больше энергии сгорания всего добываемого в мире за этот же период угля. Казалось бы, что при таком колоссальном годовом потреблении углерода весь CO₂ воздуха должен быть израсходован в течение немногих лет. Однако содержание CO₂ в атмосфере непрерывно пополняется за счет растворенных в воде карбонатов и бикарбонатов. Кроме того, углекислый газ выделяется из почвы в результате различных микробиологических процессов, связанных с окислением органических веществ (до 25—30 кг CO₂ на 1 га в сутки) и др. Учитывая значение процесса фотосинтеза, раскрытие его механизма является одной из наиболее важных и интересных задач, стоящих перед физиологией растений.

Датой открытия процесса фотосинтеза можно считать 1771 г. Английский ученый Дж. Пристли обратил внимание на изменение состава воздуха вследствие жизнедеятельности животных. В присутствии зеленых растений воздух вновь становился пригодным как для дыхания, так и для горения. В дальнейшем работами ряда ученых (Я. Ингенгауз, Ж. Сенебье, Т. Соссюр, Ж.Б. Буссенго) было установлено, что зеленые растения из воздуха поглощают CO₂, из которого при участии воды на свету образуется органическое вещество. Именно этот процесс в 1877 г. немецкий ученый В. Пфедфер назвал фотосинтезом. Большое значение для раскрытия сущности фотосинтеза имел закон сохранения энергии, сформулированный Р. Майером. В 1845 г. Р. Майер выдвинул предположение, что энергия, используемая растениями, — это энергия Солнца, которую растения в процессе фотосинтеза превращают в химическую энергию. Это положение было развито и экспериментально подтверждено в исследованиях замечательного русского ученого К.А. Тимирязева.

■ ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА.

ОСОБЕННОСТИ ДИФФУЗИИ CO₂ В ЛИСТЕ

Фотосинтез может протекать в различных органах растений (стебли, плоды и др.), имеющих зеленую окраску, но основным органом фотосинтеза является лист. Анатомическое строение листа приспособлено к тому, чтобы обеспечить





поступление CO_2 к клеткам, содержащим зеленые пластиды, и достигнуть максимального поглощения энергии света. Листья в большинстве случаев тонкие и обладают максимальной поверхностью на единицу массы. Наличие межклетников облегчает доступ CO_2 ко всем клеткам. К эпидермису, расположенному на верхней стороне листа, примыкает палисадная паренхима, клетки которой вытянуты перпендикулярно поверхности листа. *Палисадная паренхима* — это основная ассимиляционная ткань листа, особенно богатая хлоропластами. Густая сеть жилок в листе не только облегчает снабжение клеток паренхимы водой, но и способствует быстрому оттоку из листа углеводов, образующихся в процессе фотосинтеза.

Для того чтобы процесс фотосинтеза протекал нормально, в клетки к зеленым пластидам должен непрерывно поступать CO_2 . Основным поставщиком CO_2 служит атмосфера. Количество CO_2 в атмосфере составляет около 0,03%. В течение дня растения усваивают количество CO_2 , содержащееся в 30–60-метровом слое воздуха. Для образования 1 г сахара необходимо 1,47 г CO_2 , содержащегося в 2500 л воздуха. Это возможно благодаря непрерывному турбулентному движению воздушных масс вокруг листьев, вызываемому ветром и неравномерным нагреванием их солнечными лучами. Углекислый газ, потребляемый при фотосинтезе, возвращается в атмосферу за счет процессов дыхания и гниения. Особенности значения имеет при этом деятельность почвенных микроорганизмов. Определенное количество CO_2 выделяется при разложении карбонатов, растворенных в морской воде. В результате поглощения листом CO_2 возникает градиент концентрации этого газа, что и вызывает непрерывную диффузию CO_2 в направлении фотосинтезирующих органов растения. Диффузия возникает вследствие хаотического теплового движения молекул и представляет спонтанный процесс, приводящий к перемещению вещества от его большей концентрации к меньшей. Согласно закону Фика скорость диффузии прямо пропорциональна разности концентраций и обратно пропорциональна сопротивлению. CO_2 диффундирует из более дальних слоев атмосферы в близлежащие к листу и далее в межклетные пространства, из межклетников в клетки и далее к хлоропластам. Чем быстрее используется CO_2 в процессе фотосинтеза, тем больше падает ее парциальное давление в межклетниках и тем быстрее поступает в них CO_2 . Всякое перемешивание среды (воздуха или воды) способствует более быстрой диффузии CO_2 к листу. В процессе диффузии ток CO_2 встречает сопротивление. Оно особенно велико при диффузии CO_2 к листьям водных растений. Исследования показали, что в воде сопротивление диффузионному току CO_2 примерно в 1000 раз больше, чем в воздухе. Кроме внешнего сопротивления, которое встречает CO_2 при диффузии до поверхности листа, существует еще внутреннее сопротивление (в самом листе).

Углекислый газ поступает в лист растения через устьица. Некоторое количество CO_2 поступает непосредственно через кутикулу. В последнем случае диффузия





CO₂ происходит через клетки эпидермиса к хлоропластам клеток паренхимы листа. При прохождении через устьичные щели CO₂ может диффундировать в виде газа к любой части листа по межклеточным пространствам. Расстояние, которое должны преодолеть молекулы CO₂ по системе межклетников до клетки, составляет около 1000 мкм. Время прохождения этого расстояния — 10—16 микро-секунд. В этом случае водный диффузионный путь минимальный — лишь внутри клетки, а следовательно, сопротивление будет меньшим. Несмотря на то, что при полностью открытых устьицах площадь устьичных щелей составляет всего $\frac{1}{100}$ поверхности листа, диффузия CO₂ внутрь листа идет через них сравнительно быстро. Опытным путем установлено, что свободная поверхность щелочи площадью 1 см² поглощает за 1 ч 0,12—0,15 см³ CO₂. 1 см² поверхности листа поглощает всего в два раза меньше — 0,07 см³ CO₂, в то же время его открытая площадь меньше в 100 раз. Такая высокая скорость связана с тем, что диффузия газов через мелкие отверстия идет пропорционально не их площади, а диаметру (с. 93). Естественно, что это положение правильно лишь при условии, что устьица открыты. При закрытых устьицах диффузия CO₂ в лист резко сокращается. При ветре внешнее сопротивление падает. Основное значение приобретает сопротивление при диффузии через устьица, поэтому их закрытие оказывает еще большее относительное влияние и еще сильнее снижает диффузию CO₂.

Закрытие устьиц сильнее уменьшает потерю паров воды из листа (транспирацию) по сравнению с диффузией CO₂ внутрь листа. Это связано с тем, что скорость диффузии паров воды в первую очередь зависит от размера устьичных щелей, тогда как для диффузии CO₂ большее значение имеет интенсивность его использования в процессе фотосинтеза. Это представляет значительное приспособление для выживания растений в неблагоприятных условиях существования, например при засухе. Так, уменьшение диаметра устьиц с 10 до 3 мкм уменьшает транспирацию на 38%, тогда как поглощение CO₂ — всего на 29%.

■ ХЛОРОПЛАСТЫ, ИХ СТРОЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ



Весь процесс фотосинтеза протекает в зеленых пластидах — хлоропластах. Различают три вида пластид: лейкопласты — бесцветные, хромопласты — оранжевые, хлоропласты — зеленые. В лейкопластах синтезируется и отлагается в запас крахмал, в хромопластах накапливаются каротиноиды, в хлоропластах сосредоточен зеленый пигмент хлорофилл и происходит фотосинтез.

Незеленые организмы, например грибы, лишены пластид. Эти растения не обладают способностью к фотосинтезу. В процессе эволюции дифференциация пластид произошла очень рано. Правда, у фотосинтезирующих бактерий пластид еще нет, их роль выполняют внутрицитоплазматические мембраны (пурпурные бактерии) или особые структуры — хлоросомы, локализованные на мембранах





(зеленые бактерии). Это наиболее примитивная организация фотосинтетического аппарата. Однако уже у водорослей имеются специальные образования (хроматофоры), в которых сосредоточены пигменты, они разнообразны по форме (спиральные, ленточные, в виде пластинок или звезд). Высшие растения характеризуются вполне сформировавшимся типом пластид в форме диска или двояковыпуклой линзы. Приняв форму диска, хлоропласты становятся универсальным аппаратом фотосинтеза.

■ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРОЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ

Размер хлоропластов колеблется от 4 до 10 мкм. Число хлоропластов обычно составляет от 20 до 100 на клетку. Химический состав хлоропластов достаточно сложен и может быть охарактеризован следующими средними данными (% на сухую массу): белок — 35—55; липиды — 20—30; углеводы — 10; РНК — 2—3; ДНК — до 0,5; хлорофилл — 9; каротиноиды — 4,5.

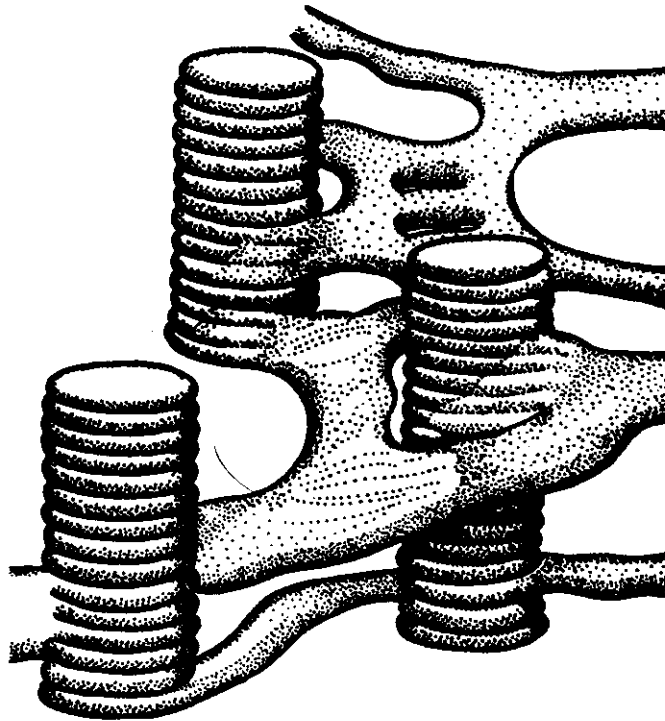
Важно отметить, что многие белки хлоропластов обладают ферментативной активностью. Действительно, в хлоропластах сосредоточены все ферменты, принимающие участие в процессе фотосинтеза (окислительно-восстановительные, синтетазы, гидролазы). В настоящее время доказано, что в хлоропластах, так же как и в митохондриях, имеется своя белоксинтезирующая система. Многие из ферментов, локализованных в хлоропластах, являются двухкомпонентными. Во многих случаях простетическая группа ферментов — это различные витамины. В хлоропластах сосредоточены многие витамины и их производные (витамины группы В, К, Е, D). В хлоропластах находится 80% Fe, 70% Zn, около 50% Cu от всего количества этих элементов в листе.

Внутреннее строение хлоропластов, их ультраструктура были раскрыты с использованием электронного микроскопа. Оказалось, что хлоропласты окружены двойной мембраной. Толщина каждой мембраны 7,5—10 нм, расстояние между ними 10—30 нм. Внутреннее пространство хлоропластов заполнено бесцветным содержимым — стромой и пронизано мембранами (ламеллами). Ламеллы, соединенные друг с другом, образуют как бы пузырьки — тилакоиды (греч. «тилакоидес» — мешковидный). В хлоропластах содержатся тилакоиды двух типов. Короткие тилакоиды собраны в пачки и расположены друг над другом, напоминая стопку монет. Эти стопки называются гранами, а составляющие их тилакоиды — тилакоидами гран. Между гранами параллельно друг другу располагаются длинные тилакоиды. Составляющие их ламеллы получили название — тилакоиды стромы. Между отдельными тилакоидами в стопках гран имеются узкие щели. Тилакоидные мембраны содержат большое количество белков, участвующих в фотосинтезе. В составе интегральных мембранных белков имеется много гидрофобных аминокислот. Это создает безводную среду и делает мембраны



стабильнее. Многие белки тилакоидных мембран построены в виде векторов и граничат с одной стороны со стромой, а с другой контактируют с внутренним пространством тилакоида.

Относительно связи между ламеллами гран и ламеллами стромы имеются разные точки зрения. Т. Вейер предложил гранулярно-решетчатую модель, согласно которой внутренние пространства всех тилакоидов соединены между собой (рис. 38). Таким образом, в хлоропластах имеется как бы два отдельных пространства — внутреннее (внутри тилакоидов) и внешнее (вне тилакоидов). У большинства водорослей гран нет, а ламеллы собраны в группы (пачки) по 2—8 штук. Не во всех случаях и у высших растений хлоропласты имеют гранальную структуру. Так, в листьях кукурузы имеются два вида хлоропластов. В клетках мезофилла содержатся мелкие хлоропласты гранального строения (рис. 39). В клетках обкладки, окружающих листовые сосудистые пучки, хлоропласты крупные и гран не содержат.



■ рис. 38

Схема гранулярно-сетчатой структуры хлоропластов





рис. 39

Электронно-микроскопическая фотография хлоропласта в клетке мезофилла листа кукурузы (по Н.В. Парамоновой)

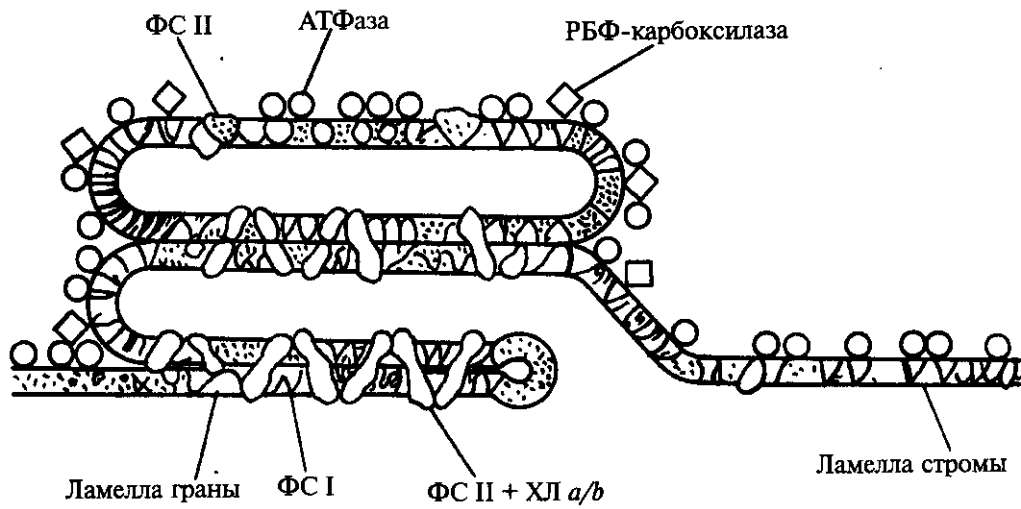


рис. 40

Поверхность ламелл хлоропластов





В строме хлоропластов находятся нити ДНК, рибосомы, крахмальные зерна. Основной фермент, обеспечивающий усвоение углекислого газа, — рибулозобифосфаткарбоксилазаоксигеназа (сокращенно РБФ — карбоксилаза /оксигеназа) также расположен в строме. Зеленый пигмент хлорофилл в виде комплекса с белками (пигмент-белковые комплексы) сосредоточен главным образом в тилакоидах гран и частично в тилакоидах стромы. В мембранах тилакоидов гран локализован фермент, катализирующий синтез АТФ (АТФ-синтаза). Этот фермент связан с белком, расположенным в самой мембране (рис. 40).

■ ОНТОГЕНЕЗ ПЛАСТИД

Пластиды, так же как и митохондрии, не возникают вновь, а размножаются путем деления. В яйцеклетке имеются так называемые инициальные частицы, из которых в дальнейшем и развиваются как митохондрии, так и пластиды. Эта точка зрения подтверждается явлением так называемой цитоплазматической или пластидной (внехромосомной) наследственности. Как известно, у раздельнополых организмов женские и мужские гаметы вносят в зиготу одинаковый вклад в отношении генов. Однако женская гамета содержит во много раз больше цитоплазмы и инициальных частиц. Корренс показал, что окраска листьев у пестролистных растений наследуется исключительно по материнской линии. Так, оказалось, что цветки, развившиеся на зеленых побегах, дают семена, из которых вырастают растения с зелеными листьями. Цветки на ветвях с пестрыми листьями дают семена, из которых вырастают пестролистные растения. Окраска листьев растений, с цветков которых собиралась пыльца для опыления, не имеет значения для потомства. Эти опыты и привели к предположению, что хлоропласты представляют собой генетически автономные образования и их свойства наследуются по материнской линии.

Так же как и для митохондрии, начальной стадией роста хлоропластов являются инициальные частицы (рис. 41). Эти частицы — глобулярные образования, окруженные двойной мембраной значительно более плотной консистенции по сравнению с окружающей гиалоплазмой. Инициальные частицы увеличиваются в размере и приобретают форму двояковыпуклой линзы. Одновременно их внутренняя мембрана начинает разрастаться, образуя складки. От складок отшнуровываются пузырьки (тилакоиды), которые располагаются параллельно и пронизывают всю строму. На этой стадии развития частицы становятся видимыми в световой микроскоп (0,3—0,5 мкм) — это уже пропластиды.

Для дальнейшего развития структуры пропластид необходим свет. На свету образуется хлорофилл. Молекулы хлорофилла локализуются в мембранах. Именно на свету образуются два типа тилакоидов. Длинные тилакоиды тянутся через все продольное сечение пластид и образуют тилакоиды стромы. Короткие тилакоиды располагаются стопкой друг над другом и образуют тилакоиды гран.



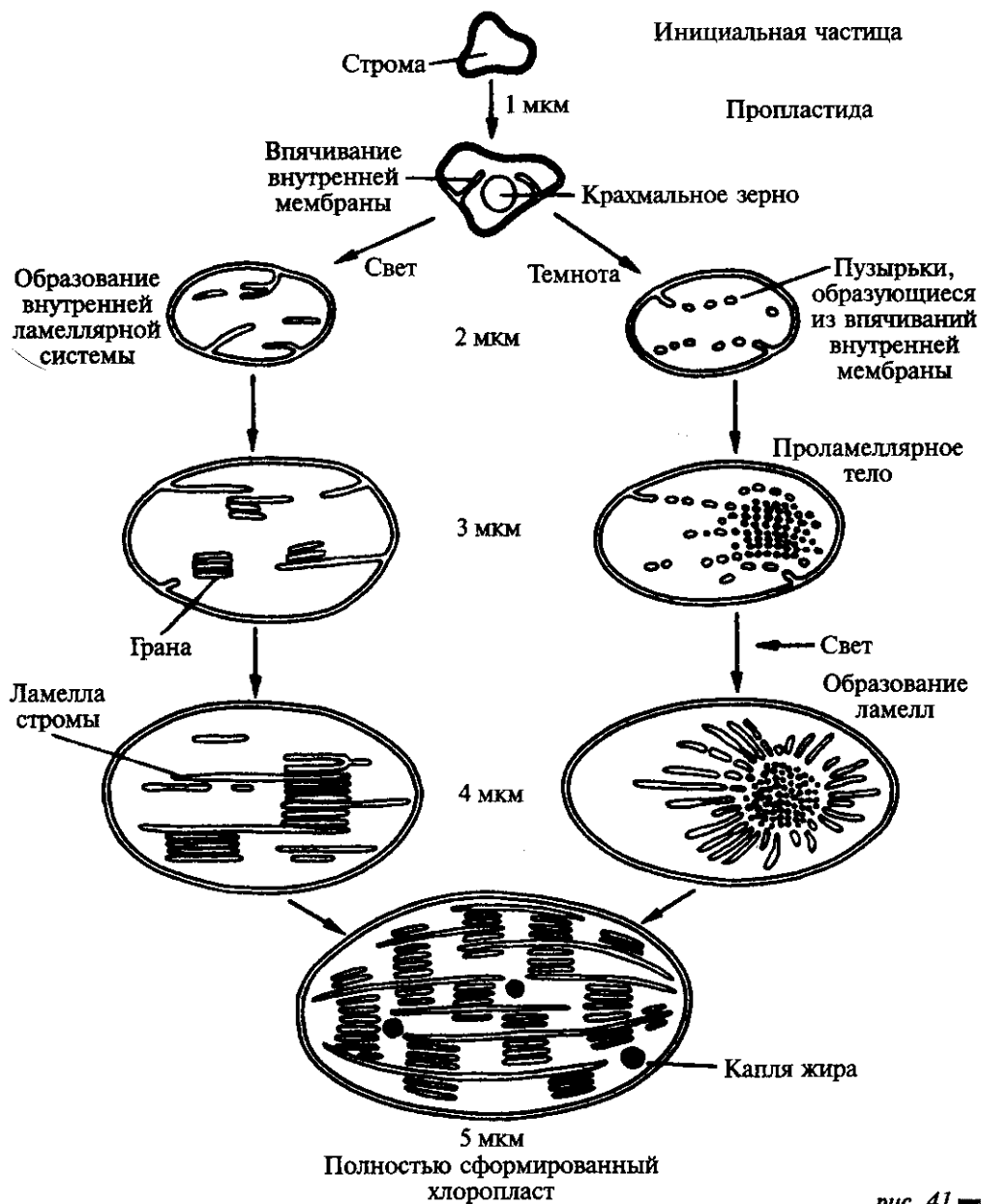


рис. 41

Онтогенез хлоропластов





Пластиды достигают окончательного размера. Непосредственно из пропластид могут образовываться и бесцветные пластиды (лейкопласты-амилопласты). **Лейкопласты** чаще всего локализованы в клетках запасющих тканей. Подобно пропластидам они характеризуются слабо развитой ламеллярной структурой. Во многих случаях в лейкопластах ламеллы сохраняют связь с внутренней оболочкой. В строме лейкопластов располагаются крахмальные зерна, осмиофильные глобулы, белковые включения. Амилопласты могут превращаться в хлоропласты, например, как это происходит при позеленении клубней картофеля на свету. **Хромопласты** — это, по-видимому, результат деградации хлоропластов, при которой ламеллярная структура частично разрушается. Одновременно происходит образование осмиофильных глобул, содержащих каротиноиды. Эти глобулы располагаются сплошным слоем под оболочкой пластид.

В клетках растущих листьев пластиды размножаются путем деления. В листьях шпината при увеличении листа с 1 см до полного размера количество пластид на клетку возрастает с 50 до 500 штук. Процесс деления пластид ускоряется на свету. Особое значение имеют красные и синие участки спектра, которые поглощаются хлорофиллом. Деление может происходить или на стадии пропластид (у высших растений), или на стадии уже сформировавшихся хлоропластов (у водорослей и папоротников). Пластиды делятся или путем возникновения поперечных перегородок, или, реже, путем почкования. Поперечные перегородки образуются за счет образования складок на внутренней мембране. До тех пор, пока складка внутренней мембраны не поделила тело пластид, наружная мембрана сохраняется и объединяет обе дочерние пластиды. Дальнейшее поведение наружной мембраны неясно. Она либо разрывается, либо образует складки. Таким образом, пластиды — самоудваивающиеся органеллы.

ПОЛУАВТОНОМНОСТЬ ХЛОРОПЛАСТОВ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Хлоропласты содержат специфические молекулы ДНК и обладают белоксинтезирующей системой. Однако хлоропласты нельзя отнести к полностью автономным образованиям. В самом деле, количество находящейся в пластидах ДНК не может обеспечить все разнообразие пластидных белков. Частично белки хлоропластов образуются под контролем ядра (Ю.С. Насыров).

Хлоропластная ДНК представляет собой кольцевую двуспиральную молекулу и отличается от линейных молекул ДНК в хромосомах ядра. В ней зашифрована информация о рРНК и тРНК хлоропластов, 50% белков тилакоидной мембраны, рибосомальных белков, а также ферменте РНК-полимеразе, который осуществляет синтез мРНК на хлоропластной ДНК. ДНК хлоропластов содержит гены больших субъединиц ключевого фермента фотосинтеза РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. Остальные структурные белки и белки-ферменты кодируются





в ядре. Собственный генетический аппарат имеют и митохондрии. Об этом уже говорилось выше (с. 32). Геном хлоропластов меньше, чем митохондрий. Молодые митохондриальные клетки обычно полиплоидны и содержат много хромосом. Хлоропласты становятся полиплоидны только в зрелой клетке и при этом количество ДНК больше чем в митохондриях. В целом сумма генома хлоропластов и митохондрий составляет около трети генома ядра.

В организации генетического аппарата хлоропластов имеются сходные черты с генетическим аппаратом, как бактерий, так и эукариот. По прокариотическому типу организованы промоторы и терминаторы. Однако в ДНК хлоропластов обнаружены интроны, характерные для генов эукариот. Белоксинтезирующая система хлоропласта также имеет специфические черты и отличается от белоксинтезирующей системы цитоплазмы. Хлоропластные рибосомы мельче цитоплазматических и относятся к 70 S типу, свойственному для прокариот. В цитоплазме содержатся рибосомы 80 S, т. е. эукариотического типа. Как уже рассматривалось, синтез белка в хлоропластах и цитоплазме подавляется разными антибиотиками. Использование ингибиторов белкового синтеза позволило ученым точно установить, где в клетке (в хлоропласте или цитоплазме) синтезируется тот или иной белок.

Таким образом, полуавтономность хлоропласта проявляется в том, что его рост, деление и развитие находятся под контролем как генома ядра, так и хлоропласта. Интеграция работы двух геномов проявляется на уровне формирования сложных пептидных комплексов. Каждый такой комплекс состоит из белков, часть которых кодируется и синтезируется в хлоропласте, а часть кодируется в ядре, синтезируется на 80 S рибосомах цитоплазмы, а затем проникает в хлоропласт и участвует в построении комплексов. Например, большие субъединицы РБФ-карбоксилазы/оксигеназы кодируются и синтезируются в хлоропласте, а малые кодируются в ядре, синтезируются в цитоплазме в виде предшественника и проникают в хлоропласт. Для образования правильной структуры фермента необходим еще дополнительный белок — шаперон, который обеспечивает правильную укладку цепей субъединиц. Этот белок также кодируется в ядре и синтезируется в цитоплазме, проникая затем в хлоропласт. Установление зависимости формирования важнейших структур хлоропласта от ядра и цитоплазмы помогло объяснить невыполнимость идеи создания культуры изолированных хлоропластов, где бы они самостоятельно размножались на питательной среде.

Большой интерес имеет вопрос о возникновении хлоропластов в клетке в процессе эволюции. Поскольку хлоропласты представляют собой относительно независимое от ядра образование, способное к делению, росту, дифференциации, возникла гипотеза о том, что на заре эволюции хлоропласты, так же как и митохондрии, являлись самостоятельными организмами. Согласно этой симбиотрофной гипотезе хлоропласты возникли в результате симбиоза какого-то автотрофного организма (возможно, цианобактерии),





способного трансформировать энергию солнечного света, с гетеротрофной клеткой. Пластиды и фотосинтезирующие прокариоты очень сходны между собой (кольцевая структура ДНК, размеры рибосом и др.). Согласно гипотезе, развиваемой рядом исследователей, способность к фотосинтезу возникла у прокариотов. Впоследствии гетеротрофные эукариотические клетки приобрели способность к фотосинтезу благодаря заглатыванию микробов-фотосинтетиков. Это событие (около 400 млн лет назад) и привело к возникновению фотосинтезирующих водорослей (Л. Маргелис, 1983). В этой связи интересно, что в 1969 г. было показано, что изолированные клетки млекопитающих способны заглатывать путем фагоцитоза выделенные из листьев хлоропласты. Захваченные клетками хлоропласты выживали на протяжении шести клеточных делений. При этом они сохраняли структуру и делились. Вновь выделенные из этих клеток хлоропласты не потеряли способности к фотосинтезу.

● ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХЛОРОПЛАСТОВ

Важным свойством хлоропластов является их способность к движению. Хлоропласты передвигаются не только вместе с цитоплазмой, но способны и самопроизвольно изменять свое положение в клетке. Скорость движения хлоропластов составляет около 0,12 мкм/с. Хлоропласты могут быть распределены в клетке равномерно, однако чаще они скапливаются около ядра и вблизи клеточных стенок. Большое значение для расположения хлоропластов в клетке имеют направление и интенсивность освещения. При малой интенсивности освещения хлоропласты становятся перпендикулярно к падающим лучам, что является приспособлением к лучшему их улавливанию. При высокой освещенности хлоропласты передвигаются к боковым стенкам и поворачиваются ребром к падающим лучам. Получены данные, что движение хлоропластов регулируется синим светом. В зависимости от освещения может также меняться и форма хлоропластов. При более высокой интенсивности света их форма становится ближе к сферической.

Основная функция хлоропластов — это фотосинтез. В 1955 г. Д. Арнон показал, что в изолированных хлоропластах может быть осуществлен весь процесс фотосинтеза. Важно отметить, что хлоропласты имеются не только в клетках листа. Они встречаются в клетках не специализирующихся на фотосинтезе органов: в стеблях, колосковых чешуйках и остях колосьев, корнеплодах, клубнях картофеля и т. д. В ряде случаев зеленые пластиды обнаруживаются в тканях, расположенных не в наружных, освещенных частях растений, а в слоях, удаленных от света: в тканях центрального цилиндра стебля, в средней части луковицы лилейных, а также в клетках зародыша семени многих покрытосеменных растений. Последнее явление (хлорофиллоносность зародыша) привлекает внимание





систематиков растений. Имеются предложения разделить все покрытосеменные растения на две большие группы: хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты, содержащие и не содержащие хлоропласты в зародыше (М.С. Яковлев).

Исследования показали, что структура хлоропластов, расположенных в других органах растения, так же как и состав пигментов, сходны с хлоропластами листа. Это дает основания считать, что они способны к фотосинтезу. В том случае, если они подвергаются освещению, по-видимому, в них действительно происходит фотосинтез. Так, фотосинтез хлоропластов, расположенных в осях колоса, может составлять около 30% от общего фотосинтеза растения. Позеленевшие на свету корни способны к фотосинтезу. В хлоропластах, находящихся в кожуре плода до определенного этапа его развития, также может идти фотосинтез. Согласно предположению А.Л. Курсанова, хлоропласты, расположенные вблизи проводящих путей, выделяя кислород, способствуют повышению интенсивности обмена веществ ситовидных трубок.

Вместе с тем роль хлоропластов не ограничивается их способностью к фотосинтезу. В определенных случаях они могут служить источником питательных веществ (Е.Р. Губбенет). Хлоропласты содержат большое количество витаминов, ферментов и даже фитогормонов (в частности, гиббереллина и абсцизовой кислоты). В условиях, при которых ассимиляция исключена, зеленые пластиды могут играть активную роль в процессах обмена веществ. Известно, что присутствие листьев, находящихся в условиях, исключающих фотосинтез (закрывание земель), улучшает рост растений. Также доказано благоприятное влияние листьев на процесс сращивания привоя и подвоя.

Все сказанное еще раз подчеркивает многообразную роль, которую играют зеленые пластиды в жизни растительного организма.

■ ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА.....

Для того чтобы свет мог оказывать влияние на растительный организм и, в частности, быть использованным в процессе фотосинтеза, необходимо его поглощение фоторецепторами-пигментами. **Пигменты** — это окрашенные вещества. Пигменты поглощают свет определенной длины волны. Непоглощенные участки солнечного спектра отражаются, что и обуславливает окраску пигментов. Так, зеленый пигмент хлорофилл поглощает красные и синие лучи, тогда как зеленые лучи в основном отражаются. Видимая часть солнечного спектра включает длины волн от 400 до 700 нм. Вещества, поглощающие весь видимый участок спектра, кажутся черными.

Состав пигментов зависит от систематического положения группы организмов. У фотосинтезирующих бактерий и водорослей пигментный состав очень разнообразен (хлорофиллы, бактериохлорофиллы, бактериородопсин, каротиноиды, фикобилины). Их набор и соотношение специфичны для различных





групп и во многом зависят от среды обитания организмов. Пигменты фотосинтеза у высших растений значительно менее разнообразны. Пигменты, сконцентрированные в пластидах, можно разделить на три группы: *хлорофиллы*, *каротиноиды*, *фикобилины*.

■ ХЛОРОФИЛЛЫ

Важнейшую роль в процессе фотосинтеза играют зеленые пигменты — хлорофиллы. Французские ученые П. Ж. Пелетье и Ж. Кавенту (1818) выделили из листьев зеленое вещество и назвали его *хлорофиллом* (от греч. «хлорос» — зеленый и «филлон» — лист). В настоящее время известно около десяти хлорофиллов. Они отличаются по химическому строению, окраске, распространению среди живых организмов. У всех высших растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*. Хлорофилл *c* обнаружен в диатомовых водорослях, хлорофилл *d* — в красных водорослях. Кроме того, известны четыре бактериохлорофилла (*a*, *b*, *c* и *d*), содержащиеся в клетках фотосинтезирующих бактерий. В клетках зеленых бактерий имеются бактериохлорофиллы *c* и *d*, в клетках пурпурных бактерий — бактериохлорофиллы *a* и *b*. Основными пигментами, без которых фотосинтез не идет, являются хлорофилл *a* для зеленых растений и бактериохлорофиллы для бактерий.

Впервые точное представление о пигментах зеленого листа высших растений было получено благодаря работам крупнейшего русского ботаника М. С. Цвета (1872—1919). Он разработал новый хроматографический метод разделения веществ и выделил пигменты листа в чистом виде. Хроматографический метод разделения веществ основан на их различной способности к адсорбции. Метод этот получил широкое применение. М. С. Цвет пропускал вытяжку из листа через стеклянную трубку, заполненную порошком — мелом или сахарозой (хроматографическую колонку). Отдельные компоненты смеси пигментов различались по степени адсорбируемости и передвигались с разной скоростью, в результате чего они концентрировались в разных зонах колонки. Разделяя колонку на отдельные части (зоны) и используя соответствующую систему растворителей, можно было выделить каждый пигмент. Оказалось, что листья высших растений содержат хлорофилл *a* и хлорофилл *b*, а также каротиноиды (каротин, ксантофилл и др.). Хлорофиллы, так же как и каротиноиды, нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях. Хлорофиллы *a* и *b* различаются по цвету: хлорофилл *a* имеет сине-зеленый оттенок, а хлорофилл *b* — желто-зеленый. Содержание хлорофилла *a* в листе примерно в три раза больше по сравнению с хлорофиллом *b*.

$$\frac{a}{b} = \frac{3}{1}$$

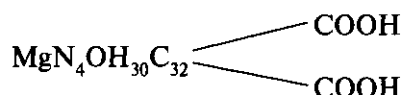
■ Химические свойства хлорофилла

По химическому строению хлорофиллы — сложные эфиры дикарбоновой органической кислоты — хлорофиллина и двух остатков спиртов — *фитола*





и метилового. Эмпирическая формула — $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$. Хлорофиллин представляет собой азотсодержащее металлоорганическое соединение, относящееся к магнипорфиринам.



В хлорофилле водород карбоксильных групп замещен остатками двух спиртов — метилового CH_3OH и фитола $C_{20}H_{39}OH$, поэтому хлорофилл является сложным эфиром. На рисунке 42, А дана структурная формула хлорофилла *a*. Хлорофилл *b* отличается тем, что содержит на два атома водорода меньше и на один атом кислорода больше (вместо группы CH_3 группа CHO (рис. 42, Б). В связи с этим молекулярная масса хлорофилла *a* — 893 и хлорофилла *b* — 907. В 1960 г. Р.Б. Вудворд осуществил полный синтез хлорофилла.

В центре молекулы хлорофилла расположен атом магния, который соединен с четырьмя атомами азота пиррольных группировок. В пиррольных группировках хлорофилла имеется система чередующихся двойных и простых связей. Это и есть хромофорная группа хлорофилла, обуславливающая поглощение определенных лучей солнечного спектра и его окраску. Диаметр порфиринового ядра составляет 10 нм, а длина фитольного остатка — 2 нм.

Расстояние между атомами азота пиррольных группировок в ядре хлорофилла составляет 0,25 нм. Интересно, что диаметр атома магния равен 0,24 нм. Таким образом, магний почти полностью заполняет пространство между атомами азота пиррольных группировок. Это придает ядру молекулы хлорофилла дополнительную прочность. Еще К.А. Тимирязев обратил внимание на близость химического строения двух важнейших пигментов: зеленого — хлорофилла листьев и красного — гемина крови. Действительно, если хлорофилл относится к магнипорфиринам, то гемин — к железопорфиринам. Сходство это не случайно и служит еще одним доказательством единства всего органического мира.

Одной из специфических черт строения хлорофилла является наличие в его молекуле помимо четырех гетероциклов еще одной циклической группировки из пяти углеродных атомов — циклопентанона. В циклопентановом кольце содержится кетогруппа, обладающая большой реакционной способностью. Есть данные, что в результате процесса энолизации по месту этой кетогруппы к молекуле хлорофилла присоединяется вода.

Молекула хлорофилла полярна, ее порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный конец — гидрофобными. Это свойство молекулы хлорофилла обуславливает определенное расположение ее в мембранах хлоропластов. Порфириновая часть молекулы связана с белком, а фитольная цепь погружена в липидный слой.

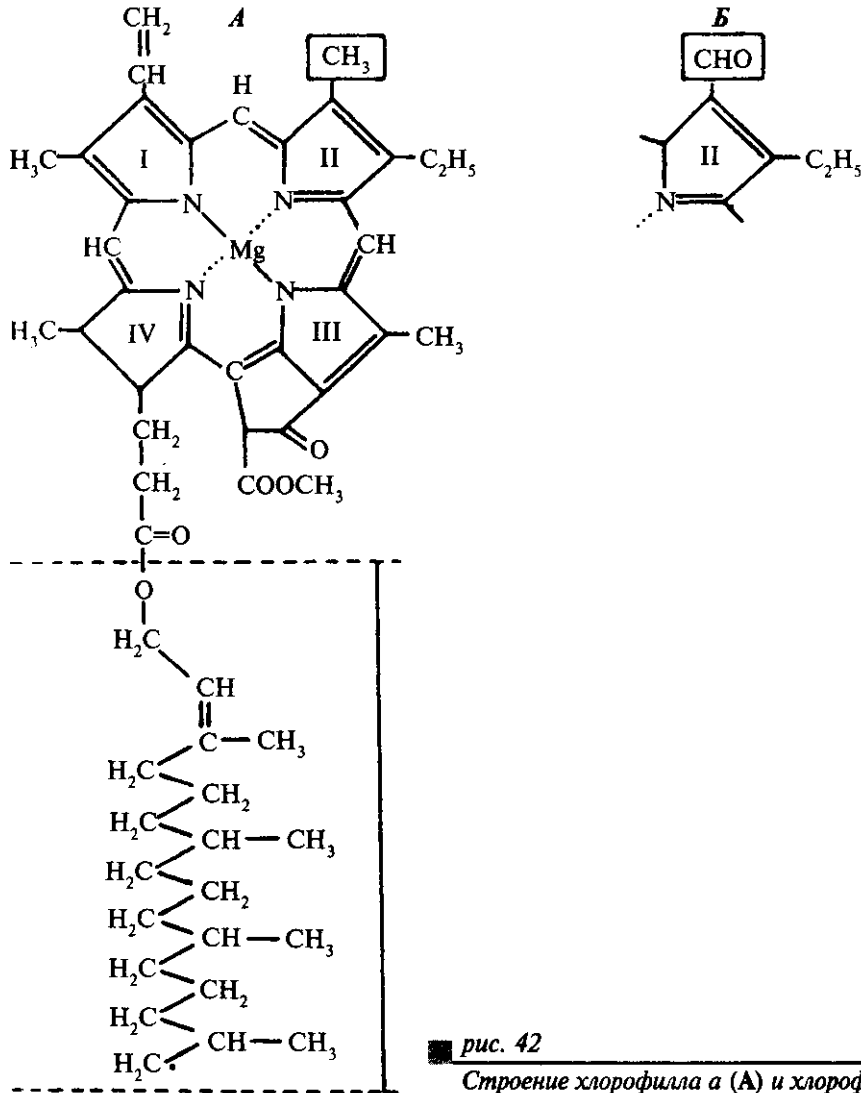


рис. 42

Строение хлорофилла а (А) и хлорофилла в (Б)

Извлеченный из листа хлорофилл легко реагирует как с кислотами, так и со щелочами. При взаимодействии со щелочью происходит омыление хлорофилла, в результате чего образуются два спирта и щелочная соль кислоты хлорофиллина. В интактном живом листе от хлорофилла может отщепляться фитол под воздействием фермента хлорофиллазы. При взаимодействии со слабой





кислотой извлеченный хлорофилл теряет зеленый цвет, образуется соединение феофитин, у которого атом магния в центре молекулы замещен на два атома водорода.

Хлорофилл в живой интактной клетке обладает способностью к обратимому фотоокислению и фотовосстановлению. Способность к окислительно-восстановительным реакциям связана с наличием в молекуле хлорофилла сопряженных двойных связей с подвижными π -электронами и атомов азота с неподеленными электронами. Азот пиррольных ядер может окисляться (отдавать электрон) или восстанавливаться (присоединять электрон).

Исследования показали, что свойства хлорофилла, находящегося в листе и извлеченного из листа, различны, так как в листе он находится в комплексном соединении с белком. Это доказывается следующими данными:

1. Спектр поглощения хлорофилла, находящегося в листе, иной по сравнению с извлеченным хлорофиллом.

2. Хлорофилл невозможно извлечь абсолютным спиртом из сухих листьев. Экстракция протекает успешно, только если листья увлажнить или к спирту добавить воды, которая разрушает связь между хлорофиллом и белком.

3. Выделенный из листа хлорофилл легко подвергается разрушению под влиянием самых разнообразных воздействий (повышенная кислотность, кислород и даже свет).

— Между тем в листе хлорофилл достаточно устойчив ко всем перечисленным факторам. Следует отметить, что хотя крупный русский ученый В. Н. Любименко и предлагал этот комплекс назвать хлороглобином, по аналогии с гемоглобином, связь между хлорофиллом и белком иного характера, чем между геминном и белком. Для гемоглобина характерно постоянное соотношение — на 1 молекулу белка приходится 4 молекулы гемина. Между тем соотношение между хлорофиллом и белком различно и претерпевает изменения в зависимости от типа растений, фазы их развития, условий среды (от 3 до 10 молекул хлорофилла на 1 молекулу белка). Связь между молекулами белка и хлорофиллом осуществляется путем нестойких комплексов, образующихся при взаимодействии кислотных групп белковых молекул и азота пиррольных колец. Чем выше содержание дикарбоновых аминокислот в белке, тем лучше идет их комплексообразование с хлорофиллом (Т.Н. Годнев). Белки, связанные с хлорофиллом, характеризуются низкой изоэлектрической точкой (3,7—4,9). Молекулярная масса этих белков порядка 68 кДа. Вместе с тем хлорофилл может взаимодействовать и с липидами мембран.

Важным свойством молекул хлорофилла является их способность к взаимодействию друг с другом. Переход из мономерной в агрегированную форму возникает в результате взаимодействия двух и более молекул при их близком расположении друг к другу. В процессе образования хлорофилла его состояние в живой клетке закономерно меняется. При этом и происходит его агрегация (А.А. Красновский). В настоящее время показано, что хлорофилл в мембранах пластид





находится в виде пигмент-липопротеидных комплексов с различной степенью агрегации.

■ Физические свойства хлорофилла

Как уже отмечалось, хлорофилл способен к избирательному поглощению света. Спектр поглощения данного соединения определяется его способностью поглощать свет определенной длины волны (определенного цвета). Для того чтобы получить спектр поглощения, К.А. Тимирязев пропускал луч света через раствор хлорофилла. Часть лучей поглощалась хлорофиллом, и при последующем пропускании через призму в спектре обнаруживались черные полосы. Было показано, что хлорофилл в той же концентрации, как в листе, имеет две основные линии поглощения в красных и сине-фиолетовых лучах (рис. 43). При этом хлорофилл *a* в растворе имеет максимум поглощения 429 и 660 нм, тогда как хлорофилл *b* — 453 и 642 нм. Однако необходимо учитывать, что в листе спектры поглощения хлорофилла меняются в зависимости от его состояния, степени агрегации, адсорбции на определенных белках. В настоящее время показано, что

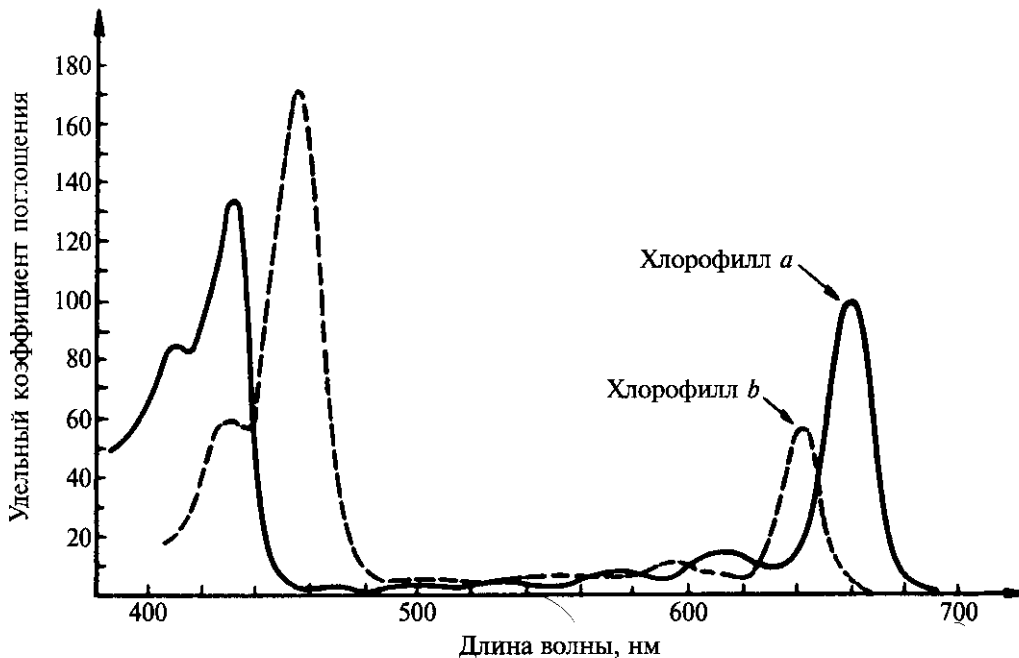


рис. 43

Спектры поглощения хлорофиллов *a* и *b*





есть формы хлорофилла, поглощающие свет с длиной волны 700, 710 и даже 720 нм. Эти формы хлорофилла, поглощающие свет с большой длиной волны, имеют особенно важное значение в процессе фотосинтеза.

Хлорофилл обладает способностью к флуоресценции. Флуоресценция представляет собой свечение тел, возбуждаемое освещением и продолжающееся очень короткий промежуток времени (10^{-8} — 10^{-9} с). Свет, испускаемый при флуоресценции, имеет всегда большую длину волны по сравнению с поглощенным. Это связано с тем, что часть поглощенной энергии выделяется в виде тепла. Хлорофилл обладает красной флуоресценцией.

■ Биосинтез хлорофилла

Синтез хлорофилла происходит в две фазы: темновую — до протохлорофиллида и световую — образование из протохлорофиллида хлорофиллида (рис. 44). Синтез начинается с превращения глутаминовой кислоты в δ -аминолевулиновую

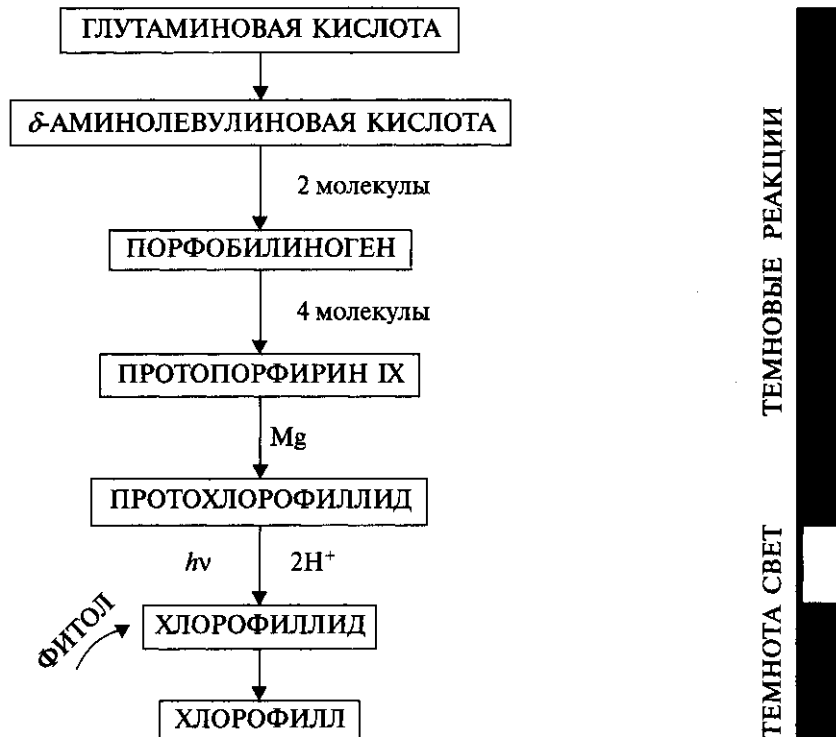


рис. 44

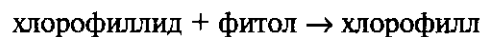
Схема биосинтеза хлорофилла. $h\nu$ — кванты света



кислоту. 2 молекулы δ-аминолевулиновой кислоты конденсируются в порфобилиноген. Далее 4 молекулы порфобилиногена превращаются в протопорфирин IX. После этого в кольцо встраивается магний и получается протохлорофиллид. На свету и в присутствии НАДН образуется хлорофиллид:



Протоны присоединяются к четвертому пиррольному кольцу в молекуле пигмента. На последнем этапе происходит взаимодействие хлорофиллида со спиртом фитолом:



Поскольку синтез хлорофилла — процесс многоэтапный, в нем участвуют различные ферменты, составляющие, по-видимому, полиферментный комплекс. Интересно заметить, что образование многих из этих белков-ферментов ускоряется на свету. Свет косвенно ускоряет образование предшественников хлорофилла. Одним из наиболее важных ферментов является фермент, катализирующий синтез δ-аминолевулиновой кислоты (аминолевулинатсинтаза). Важно отметить, что активность этого фермента также повышается на свету.

Содержание хлорофилла в листе колеблется незначительно. Это связано с тем, что идет непрерывный процесс разрушения старых молекул и образование новых молекул хлорофилла. Причем эти два процесса уравнивают друг друга. При этом предполагается, что вновь образовавшиеся молекулы хлорофилла не смешиваются со старыми и имеют несколько иные свойства.

■ Условия образования хлорофилла

Исследования влияния света на накопление хлорофилла в этиолированных проростках позволили установить, что первым в процессе зеленения появляется хлорофилл *a*. Спектрографический анализ показывает, что процесс образования хлорофилла идет очень быстро. Так, уже через 1 мин после начала освещения выделенный из этиолированных проростков пигмент имеет спектр поглощения, совпадающий со спектром поглощения хлорофилла *a*. По мнению А.А. Шлыка, хлорофилл *b* образуется из хлорофилла *a*.

При исследовании влияния качества света на образование хлорофилла в большинстве случаев проявилась положительная роль красного света. Большое значение имеет интенсивность освещения. Существование нижнего предела освещенности для образования хлорофилла было показано в опытах В.Н. Любименко для проростков ячменя и овса. Оказалось, что освещение электрической лампой мощностью 10 Вт на расстоянии 400 см было пределом, ниже которого образование хлорофилла прекращалось. Существует и верхний предел освещенности, выше которого образование хлорофилла тормозится.





Проростки, выросшие в отсутствие света, называют *этиолированными*. Такие проростки характеризуются измененной формой (вытянутые стебли, неразвившиеся листья) и слабой желтой окраской (хлорофилла в них нет). Как было сказано выше, образование хлорофилла на заключительных этапах требует света.

Еще со времен Ю. Сакса (1864) известно, что в некоторых случаях хлорофилл образуется и в отсутствие света. Способность образовывать хлорофилл в темноте характерна для организмов, стоящих на нижней ступени эволюционного процесса. Так, при благоприятных условиях питания некоторые бактерии могут синтезировать в темноте бактериохлорофилл. Цианобактерии при достаточном снабжении органическим веществом растут и образуют пигменты в темноте. Способность к образованию хлорофилла в темноте обнаружена и у таких высокоорганизованных водорослей, как харовые. Лиственные и печеночные мхи сохраняют способность образовывать хлорофилл в темноте. Почти у всех видов хвойных при прорастании семян в темноте семядоли зеленеют. Более развита эта способность у теневыносливых пород хвойных деревьев. По мере роста проростков в темноте образовавшийся хлорофилл разрушается, и на 35—40-й день проростки в отсутствие света погибают. Интересно заметить, что проростки хвойных, выращенные из изолированных зародышей в темноте, хлорофилла не образуют. Однако достаточно присутствия небольшого кусочка нераздробленного эндосперма, чтобы проростки начинали зеленеть. Зеленение происходит даже в том случае, если зародыш соприкасается с эндоспермом другого вида хвойных деревьев. При этом наблюдается прямая корреляция между величиной окислительно-восстановительного потенциала эндосперма и способностью проростков зеленеть в темноте.

Можно сделать заключение, что в эволюционном плане хлорофилл первоначально образовался как побочный продукт темнового обмена. Однако в дальнейшем на свету растения, обладающие хлорофиллом, получили большее преимущество благодаря возможности использовать энергию солнечного света, и эта особенность была закреплена естественным отбором.

Образование хлорофилла зависит от **температуры**. Оптимальная температура для накопления хлорофилла 26—30°C. От температуры зависит лишь образование предшественников хлорофилла (темновая фаза). При наличии уже образовавшихся предшественников хлорофилла процесс зеленения (световая фаза) идет с одинаковой скоростью независимо от температуры.

На скорость образования хлорофилла оказывает влияние **содержание воды**. Сильное обезвоживание проростков приводит к полному прекращению образования хлорофилла. Особенно чувствительно к обезвоживанию образование протохлорофиллида.

Еще В.И. Палладию обратил внимание на необходимость **углеводов** для протекания процесса зеленения. Именно с этим связано то, что зеленение этиолированных проростков на свету зависит от их возраста. После 7—9-дневного





возраста способность к образованию хлорофилла у таких проростков резко падает. При опрыскивании сахарозой проростки снова начинают интенсивно зеленеть.

Важнейшее значение для образования хлорофилла имеют условия **минерального питания**. Прежде всего необходимо достаточное количество железа. При недостатке железа листья даже взрослых растений теряют окраску. Это явление названо *хлорозом*. Железо — важный катализатор образования хлорофилла. Оно необходимо на этапе синтеза δ-аминолевулиновой кислоты, а также синтеза протопорфирина. Большое значение для обеспечения синтеза хлорофилла имеет нормальное снабжение растений азотом и магнием, так как оба эти элемента входят в состав хлорофилла. При недостатке меди хлорофилл легко разрушается. Это, по-видимому, связано с тем, что медь способствует образованию устойчивых комплексов между хлорофиллом и соответствующими белками.

Исследование процесса накопления хлорофилла у растений в течение вегетационного периода показало, что максимальное содержание хлорофилла приурочено к началу цветения. Есть даже мнение, что повышение образования хлорофилла может быть использовано как индикатор, указывающий на готовность растений к цветению. Синтез хлорофилла зависит от деятельности **корневой системы**. Так, при прививках содержание хлорофилла в листьях привоя зависит от свойств корневой системы подвоя. Возможно, что влияние корневой системы связано с тем, что там образуются гормоны (цитокинины). У двудомных растений большим содержанием хлорофилла характеризуются листья женских особей.



КАРОТИНОИДЫ

Наряду с зелеными пигментами в хлоропластах и хромофорах содержатся пигменты, относящиеся к группе каротиноидов. **Каротиноиды** — это желтые и оранжевые пигменты алифатического строения, производные изопрена. Каротиноиды содержатся во всех высших растениях и у многих микроорганизмов. Это самые распространенные пигменты с разнообразными функциями. Каротиноиды, содержащие кислород, получили название *ксантофиллы*. Основными представителями каротиноидов у высших растений являются два пигмента — β-каротин (оранжевый) $C_{40}H_{56}$ и ксантофилл (желтый) $C_{40}H_{56}O_2$. Каротин состоит из 8 изопреновых остатков (рис. 45). При разрыве углеродной цепочки пополам и образовании на конце спиртовой группы каротин превращается в 2 молекулы витамина А. Обращает на себя внимание сходство в структуре фитола — спирта, входящего в состав хлорофилла, и углеродной цепочки, соединяющей иононовые кольца каротина. Предполагается, что фитол возникает как продукт гидрирования этой части молекулы каротиноидов. Поглощение света каротиноидами, их окраска, а также способность к окислительно-восстановительным



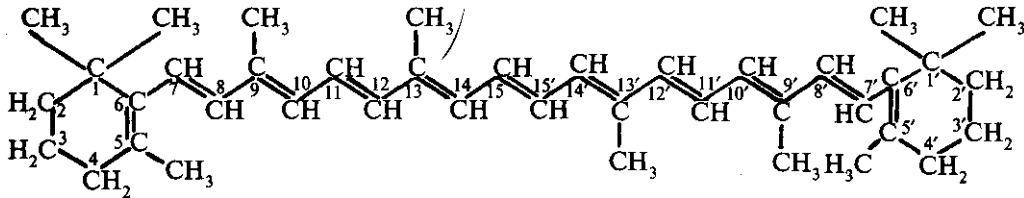


рис. 45

Структура β-каротина

реакциям обусловлены наличием конъюгированных двойных связей. β-каротин имеет два максимума поглощения, соответствующие длинам волн 482 и 452 нм. В отличие от хлорофиллов каротиноиды не поглощают красные лучи, а также не обладают способностью к флуоресценции. Подобно хлорофиллу каротиноиды в хлоропластах и хроматофорах находятся в виде нерастворимых в воде комплексов с белками.

Физиологическая роль каротиноидов. Уже тот факт, что каротиноиды всегда присутствуют в хлоропластах, позволяет считать, что они принимают участие в процессе фотосинтеза. Однако не отмечено ни одного случая, когда в отсутствие хлорофилла этот процесс осуществляется. В настоящее время установлено, что каротиноиды, поглощая определенные участки солнечного спектра, передают энергию этих лучей на молекулы хлорофилла. Тем самым они способствуют использованию лучей, которые хлорофиллом не поглощаются.

Физиологическая роль каротиноидов не ограничивается их участием в передаче энергии на молекулы хлорофилла. По данным русского исследователя Д.И. Сапожникова, на свету происходит взаимопревращение ксантофиллов (виолаксантин превращается в зеаксантин), что сопровождается выделением кислорода. Спектр действия этой реакции совпадает со спектром поглощения хлорофилла, что позволило высказать предположение об ее участии в процессе разложения воды и выделения кислорода при фотосинтезе.

Имеются данные, что каротиноиды выполняют защитную функцию, предохраняя различные органические вещества, в первую очередь молекулы хлорофилла, от разрушения на свету в процессе фотоокисления. Опыты, проведенные на мутантах кукурузы и подсолнечника, показали, что они содержат протохлорофиллид (темновой предшественник хлорофилла), который на свету переходит в хлорофилл *a*, но разрушается. Последнее связано с отсутствием способности исследованных мутантов к образованию каротиноидов.

Ряд исследователей указывают, что каротиноиды играют определенную роль в половом процессе у растений. Известно, что в период цветения высших растений содержание каротиноидов в листьях уменьшается. Одновременно оно



заметно растет в пыльниках, а также в лепестках цветков. По мнению П. М. Жуковского, микроспорогенез тесно связан с метаболизмом каротиноидов. Незрелые пыльцевые зерна имеют белую окраску, а созревшая пыльца — желто-оранжевую. В половых клетках водорослей наблюдается дифференцированное распределение пигментов. Мужские гаметы имеют желтую окраску и содержат каротиноиды. Женские гаметы содержат хлорофилл. Высказывается мнение, что именно каротин обуславливает подвижность сперматозоидов. По данным В. Мевюса, материнские клетки водоросли хламидомонады образуют половые клетки (гаметы) первоначально без жгутиков, в этот период они еще не могут передвигаться в воде. Жгутики образуются только после освещения гамет длинноволновыми лучами, которые улавливаются особым каротиноидом — кроцетином.

Образование каротиноидов. Синтез каротиноидов не требует света. При формировании листьев каротиноиды образуются и накапливаются в пластидах еще в тот период, когда зачаток листа защищен в почке от действия света. В начале освещения образование хлорофилла в этиолированных проростках сопровождается временным падением содержания каротиноидов. Однако затем содержание каротиноидов восстанавливается и даже повышается с увеличением интенсивности освещения. Установлено, что между содержанием белка и каротиноидов имеется прямая коррелятивная связь. Потеря белка и каротиноидов в срезанных листьях идет параллельно. Образование каротиноидов зависит от источника азотного питания. Более благоприятные результаты по накоплению каротиноидов получены при выращивании растений на нитратном фоне по сравнению с аммиачным. Недостаток серы резко уменьшает содержание каротиноидов. Большое значение имеет соотношение — Са/Мг в питательной среде. Относительное увеличение содержания кальция приводит к усиленному накоплению каротиноидов по сравнению с хлорофиллом. Противоположное влияние оказывает увеличение содержания магния.

ФИКОБИЛИНЫ

Фикобилины — красные и синие пигменты, содержащиеся у цианобактерий и некоторых водорослей. Исследования показали, что красные водоросли и цианобактерии наряду с хлорофиллом *a* содержат фикобилины. В основе химического строения фикобилинов лежат четыре пиррольные группировки. В отличие от хлорофилла у фикобилинов пиррольные группы расположены в виде открытой цепочки (рис. 46). Фикобилины представлены пигментами: *фикоцианином*, *фикоэритрином* и *аллофикоцианином*. Фикоэритрин — это окисленный фикоцианин. Красные водоросли в основном содержат фикоэритрин, а цианобактерии — фикоцианин. Фикобилины образуют прочные соединения с белками (*фикобилин-протеиды*). Связь между фикобилинами и белками разрушается только кислотой. Предполагается, что карбоксильные группы пигмента связываются



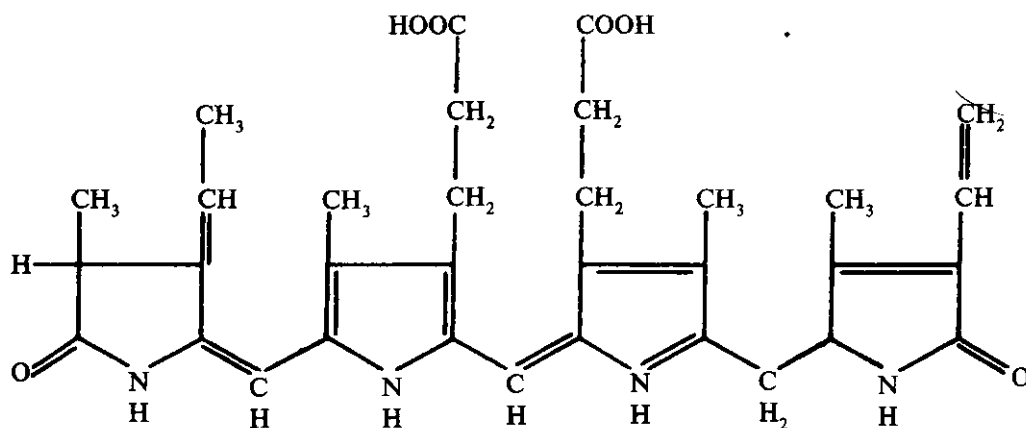


рис. 46

Хромофорная группа фикоэритринов (фикоэритробилин)

с аминогруппами белка. Необходимо отметить, что в отличие от хлорофиллов и каротиноидов, расположенных в мембранах, фикобилины концентрируются в особых гранулах (фикобилисомах), тесно связанных с мембранами тилакоидов.

Фикобилины поглощают лучи в зеленой и желтой частях солнечного спектра. Это та часть спектра, которая находится между двумя основными линиями поглощения хлорофилла. Фикоэритрин поглощает лучи с длиной волны 495—565 нм, а фикоцианин — 550—615 нм. Сравнение спектров поглощения фикобилинов со спектральным составом света, в котором проходит фотосинтез у цианобактерий и красных водорослей, показывает, что они очень близки. Это позволяет считать, что фикобилины поглощают энергию света и, подобно каротиноидам, передают ее на молекулу хлорофилла, после чего она используется в процессе фотосинтеза.

Наличие фикобилинов у водорослей является примером приспособления организмов в процессе эволюции к использованию участков солнечного спектра, которые проникают сквозь толщу морской воды (хроматическая адаптация). Как известно, красные лучи, соответствующие основной линии поглощения хлорофилла, поглощаются, проходя через толщу воды. Наиболее глубоко проникают зеленые лучи, которые поглощаются не хлорофиллом, а фикобилинами.

■ ЭНЕРГЕТИКА ФОТОСИНТЕЗА

Важнейшей особенностью процесса фотосинтеза является то, что он протекает с использованием энергии солнечного света.



Лучистая энергия — это энергия электромагнитных колебаний, которая характеризуется определенной длиной волны, частотой колебания и скоростью распространения. Эти величины связаны между собой следующим образом:

$\lambda = \frac{c}{\nu}$, где λ — длина волны, c — скорость света, величина постоянная, равная

$3 \cdot 10^{10}$ см/с, ν — частота колебаний. Длина волны измеряется в нанометрах, а частота колебаний — в герцах (длина волны — расстояние между двумя последовательными пиками одного цикла, частота колебаний — частота появления пиков). Собственно свет, или область электромагнитных колебаний, воспринимаемая человеческим глазом, лежит в пределах длины волн от 400 до 700 нм. Более короткие волны характерны для ультрафиолетовых лучей, а более длинные — для инфракрасных. Известно, что при пропускании луча света через призму он разлагается на отдельные участки, имеющие различную окраску (спектр). В пределах видимого света в зависимости от длины волны окраска лучей различна. Обладая волновыми характеристиками, свет проявляет и корпускулярные свойства. Лучистая энергия излучается и распространяется в виде отдельных дискретных единиц — квантов или фотонов. Квант света обладает энергией, которая прямо пропорциональна частоте колебаний и обратно пропорциональна

длине волны $E = h\nu = h \cdot \frac{c}{\lambda}$, где h — постоянная Планка. Из этой формулы ясно

видно, что величина энергии квантов для разных участков спектра будет различна: чем короче длина волны, тем больше энергия кванта. Энергия квантов разных областей спектра может быть вычислена в электронвольтах или в килоджоулях на моль. 1 моль квантов, или 1 эйнштейн, соответствует числу квантов, равному $6,023 \cdot 10^{23}$ (число Авогадро). Соответствующие расчеты приведены в таблице 5.

■ Значение отдельных участков солнечного спектра для фотосинтеза

Согласно первому закону фотохимии, только поглощенные лучи могут быть использованы в химических реакциях. В том случае если реагирующие молекулы бесцветны и не поглощают свет, фотохимические реакции могут идти только в присутствии специальных веществ — фотосенсибилизаторов. Фотосенсибилизаторы — вещества, поглощающие энергию света и передающие ее на ту или иную бесцветную молекулу.

Положение о том, что в процессе фотосинтеза могут быть использованы только поглощенные лучи солнечного света, впервые получило экспериментальное подтверждение в опытах К.А. Тимирязева. До этого господствовало ошибочное представление, что наибольшее значение в процессе фотосинтеза имеют желтые





Таблица 5

Характеристика отдельных участков спектра

Цвет	Длина волны, нм	Энергия квантов, кДж/ моль
Ультрафиолетовый	400	471,4
Фиолетовый	400—424	292,0
Синий	424—491	260,6
Зеленый	491—550	230,5
Желтый	550—585	206,6
Оранжевый	585—647	193,6
Красный	647—740	176,4
Инфракрасный	740	85,5

лучи солнечного спектра, которые хлорофиллом не поглощаются. К.А. Тимирязев показал, что процесс усвоения CO_2 на свету представляет собой фотохимический процесс и подчиняется законам фотохимии. В процессе фотосинтеза вместо связей, обладающих малым запасом энергии, таких, как O—H , C—O , создаются связи C—C , благодаря этому свободная энергия системы повышается. Эта энергия представляет собой трансформированную солнечную энергию.

К.А. Тимирязевым был разработан точный метод учета процесса фотосинтеза, основанный на одновременном определении объема поглощенного углекислого газа и выделенного кислорода в замкнутом сосуде (эвдиометре). Высокая чувствительность данного метода позволила определить фотосинтез в отдельных участках спектра, в которых благодаря малой их интенсивности фотосинтез шел очень слабо. Опыты К.А. Тимирязева ясно показали, что процесс фотосинтеза проходит именно в тех лучах, которые поглощаются хлорофиллом. Хлорофилл является оптическим сенсбилизатором, поглощающим энергию света.

Определяя интенсивность процесса фотосинтеза в различных лучах солнечного спектра, К.А. Тимирязев показал, что наиболее интенсивное усвоение углекислого газа наблюдается в красных лучах. Затем по направлению к зеленой части спектра процесс фотосинтеза постепенно ослабевает. В зеленых лучах фотосинтез минимальный. Это и понятно, так как именно зеленые лучи хлорофиллом почти не поглощаются. В сине-фиолетовой части спектра наблюдается второй подъем интенсивности фотосинтеза. Таким образом, если представить себе интенсивность фотосинтеза в виде кривой, то она будет иметь два максимума



соответственно двум максимумам поглощения хлорофилла. Ряд пиков интенсивности фотосинтеза соответственно отдельным линиям поглощения хлорофилла не наблюдается, так как хлорофилл в хлоропластах находится в такой концентрации, при которой линии поглощения частично сливаются и образуются два основных максимума. Интенсивность процесса фотосинтеза в различных участках спектра получила название спектра действия. Можно сделать вывод, что спектр поглощения хлорофилла и спектр его действия в процессе фотосинтеза совпадают. Дальнейшие исследования внесли определенные уточнения как в отношении лучей, поглощаемых разными формами хлорофилла, так и в отношении их влияния на процесс фотосинтеза. Однако общие закономерности, установленные К.А. Тимирязевым, остались в силе.

Важное значение имеют исследования К.А. Тимирязева по эффективности использования энергии в красном и сине-фиолетовом участках спектра. Тимирязев провел сравнение интенсивности и эффективности поглощения энергии в разных лучах солнечного спектра. Оказалось, что поглощенная энергия в красном участке спектра используется более полно. Из этого наблюдения К.А. Тимирязев сделал вывод, что поглощенная энергия лучей разного качества, разной длины волны используется в фотохимических реакциях с разной эффективностью. В процессе естественного отбора растения приспособились к поглощению именно тех лучей, энергия которых используется в процессе фотосинтеза наиболее эффективно.

Мысли К.А. Тимирязева получили блестящее подтверждение после того, как А. Эйнштейном была сформулирована теория фотоэффекта. Из теории фотоэффекта следует, что интенсивность любой фотохимической реакции определяется не количеством поглощенной энергии, а числом поглощенных квантов. Между тем, как уже упоминалось, величина квантов в разных лучах солнечного спектра различна. В красных лучах кванты мельче и характеризуются меньшей энергией. По мере того как уменьшается длина волны, растет энергия квантов. В связи с этим на одно и то же количество поглощенной энергии в красных лучах по сравнению с сине-фиолетовыми приходится большее число квантов и соответственно большее количество прореагировавших молекул в фотохимических реакциях, в том числе и при фотосинтезе. Правда, могут быть кванты, несущие так мало энергии, что ее не хватает на то, чтобы вызвать химический эффект. Иначе говоря, для фотохимических реакций существует нижний предел энергии, т. е. верхний предел длины волны, после которого они неосуществимы. Так, фотохимические реакции возможны в пределах величины квантов от 147 до 587 кДж/моль. Таким образом, в квантах красного света (176 кДж/моль $h\nu$) заключено достаточное количество энергии для осуществления фотохимической реакции. Вместе с тем при поглощении квантов синего света (261 кДж/моль $h\nu$) реагирующие молекулы будут получать избыток энергии, который выделяется в виде тепла или света.





Таблица 6

**Использование энергии света лучей различной длины
при фотосинтезе клетками водоросли хлореллы**

Длина волны, нм	Использование лучистой энергии, в относительных величинах (экспериментальные данные)	Использование лучистой энергии, в относительных величинах, исходя из величины квантов (теоретические данные)
660	100,0	100,0
580	80,0	87,5
546	76,0	82,5
436	61,5	63,0

Следовательно, использование энергии зависит от качества света. Это было подтверждено исследованиями О. Варбурга. В этих исследованиях впервые была установлена величина фотосинтетической работы, производимой за счет 1 Дж поглощенной лучистой энергии. Эта величина возрастает по мере увеличения длины волны. Данные таблицы 6 показывают совпадение теоретических расчетов и экспериментально полученных величин.

Таким образом, количество молекул CO_2 и H_2O , использованных в процессе фотосинтеза, пропорционально числу поглощенных квантов. Однако число квантов, необходимое для протекания различных фотохимических реакций, неодинаково. Редкая фотохимическая реакция имеет квантовый расход, равный единице. Он может быть значительно больше единицы, так как не все возбужденные молекулы вступают в реакцию. Может быть и меньше единицы, если благодаря цепным взаимодействиям в реакцию вступают не только возбужденные молекулы.

Квантовый расход процесса фотосинтеза, т. е. количество квантов, необходимое для того, чтобы одна молекула CO_2 восстановилась до углеводов, окончательно не установлен. Все же большинство исследований показывает, что для восстановления одной молекулы CO_2 до углеводов нужно 8—9 квантов света. Противоположной величиной квантовому расходу является квантовый выход — это количество ассимилированного CO_2 при поглощении одного кванта. Квантовый выход составляет $\frac{1}{8}$ или $\frac{1}{9}$ М. Анализ квантового расхода, наблюдаемого в различных участках солнечного спектра, позволил также доказать роль каротиноидов в процессе фотосинтеза. Исследования А.А. Рихтера, а затем Р. Эмерсона



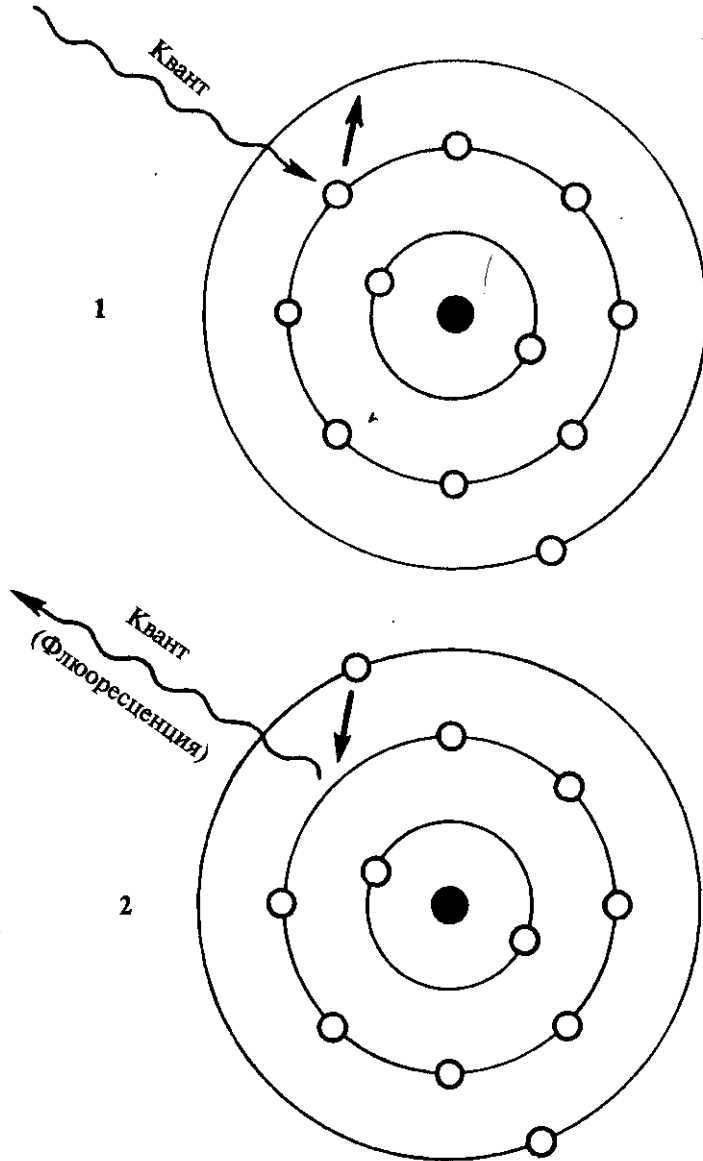


рис. 47

Изменения, вызываемые в атоме поглощением фотона:

- 1 — поглощение фотона, возбуждение атома при переходе электрона;
- 2 — возврат электрона выделение энергии в виде излучения (по Э. Либберту)



меньше энергия электрона. Каждый электрон переходит на более высокий энергетический уровень под влиянием одного кванта света, если энергия этого кванта равна разнице между этими энергетическими уровнями.

Все фотосинтезирующие организмы содержат какой-либо тип хлорофилла. Исключением являются бактерии (*Halobacterium halobium*), содержащие бактериородопсин, с помощью которого они поглощают кванты света.

В молекуле хлорофилла два уровня возбуждения. Именно с этим связано то, что он имеет две основные линии поглощения. *Первый уровень* возбуждения обусловлен переходом на более высокий энергетический уровень электрона в системе сопряженных двойных связей, а *второй* — с возбуждением неспаренных электронов атомов азота и кислорода в порфириновом ядре. При поглощении света электроны переходят в колебательное движение. Наиболее подвижными в молекуле являются делокализованные электроны, орбитали которых как бы размазаны, обобщены между двумя ядрами. Особенно легко возбуждаются электроны сопряженных двойных связей.

Электрон, кроме того, что он находится на определенной орбитали и вращается вокруг ядра, обладает еще спином (вектором магнитного момента) — характеристикой, которую можно трактовать как направление вращения электрона вокруг своей оси. Спин электрона может принимать два значения. Спины двух электронов, находящихся на одной орбитали, противоположны. Когда в молекуле все электроны расположены попарно, их суммарный спин равен нулю. Это основное синглетное состояние (S_0). В основном энергетическом состоянии S_0 молекула находится в тепловом равновесии со средой, все электроны попарно занимают орбитали с наименьшей энергией. При поглощении света электроны переходят на следующие орбитали с более высоким энергетическим уровнем. При этом имеются две возможности: если электрон не меняет спина, то это приводит к возникновению первого и второго синглетного состояния (S^*_1 , S^*_2). Если же один из электронов меняет спин, то такое состояние называют триплетным (T^*_1).

Наиболее высокий энергетический уровень — это второй синглетный уровень S^*_2 . Электрон переходит на него под влиянием сине-фиолетовых лучей, кванты которых содержат больше энергии. В первое возбужденное S^*_1 состояние электроны могут переходить, поглощая более мелкие кванты красного света.

Время жизни на S^*_2 уровне составляет 10^{-12} с. Это время настолько мало, что на его протяжении энергия электронного возбуждения не может быть использована. Через этот короткий промежуток времени электрон возвращается в первое синглетное состояние S^*_1 (без изменения направления спина). Переход из второго синглетного состояния S^*_2 в первое S^*_1 сопровождается некоторой потерей энергии (100 кДж) в виде теплоты. Время жизни в первом синглетном состоянии немного больше (10^{-9} или 10^{-8} с). Наибольшим временем жизни (10^{-4} — 10^{-2} с) обладает триплетное состояние T^*_1 . Переход на триплетный уровень происходит с изменением спина электрона.



Из возбужденного, первого синглетного и триплетного состояния молекула хлорофилла также может переходить в основное. При этом ее дезактивация (потеря энергии) может проходить: 1) путем выделения энергии в виде света (флуоресценция и фосфоресценция) или в виде тепла; 2) путем переноса энергии на другую молекулу пигмента; 3) путем затрачивания энергии на фотохимические процессы (потеря электрона и присоединение его к акцептору (рис. 48)). В любом из указанных случаев молекула пигмента дезактивируется и переходит на основной энергетический уровень. Энергия, испускаемая в виде флуоресценции или в виде теплоты, не может быть использована.

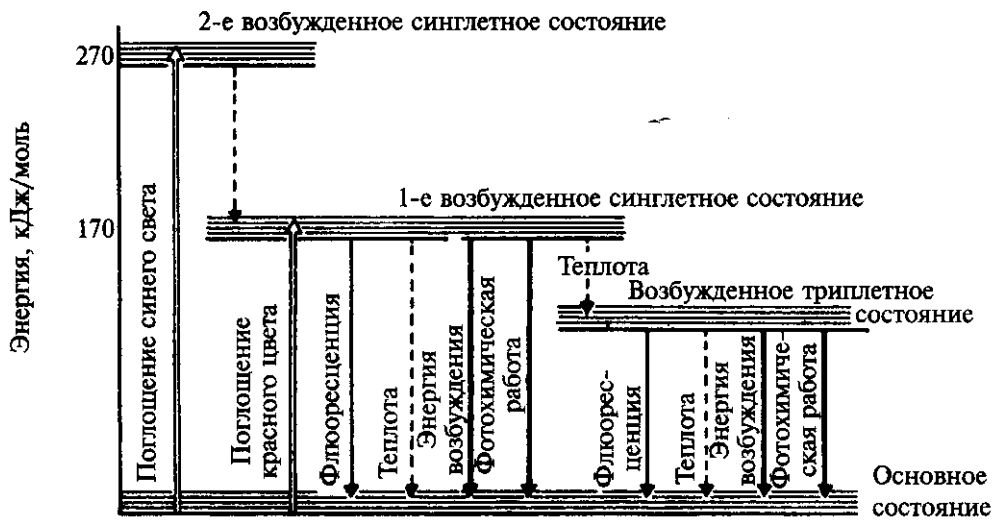


рис. 48

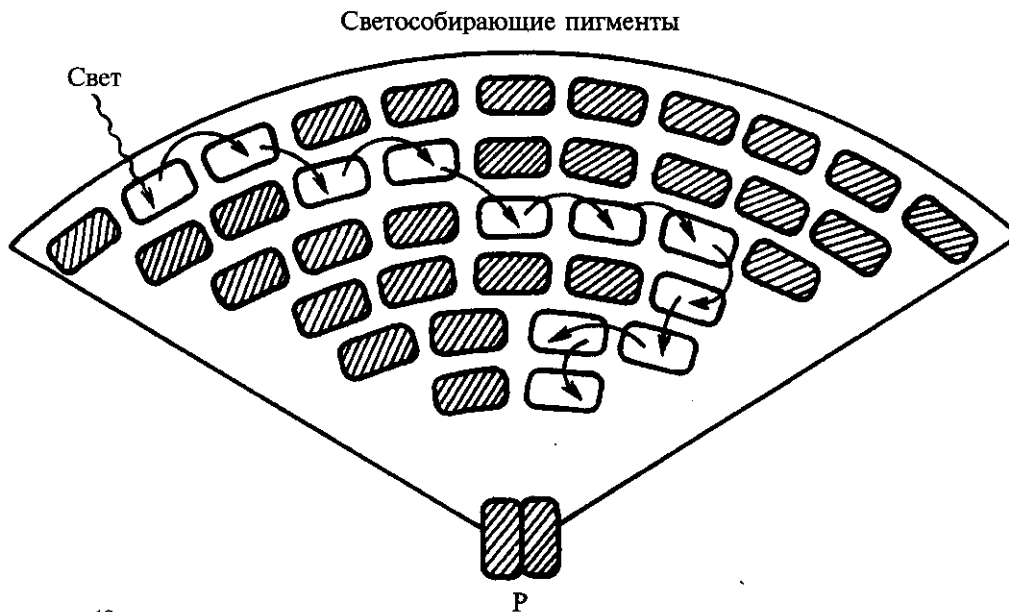
Переходы между возбужденными состояниями хлорофилла после поглощения квантов синего и красного света (по Э. Либберту)

В настоящее время показано, что хлорофилл имеет две функции — поглощение и передачу энергии. При этом основная часть молекул хлорофилла — более 90% всего хлорофилла хлоропластов входит в состав светособирающего комплекса (ССК). Светособирающий комплекс выполняет роль антенны, которая эффективно поглощает свет и переносит энергию возбуждения к реакционному центру. Кроме большого числа (до нескольких сотен) молекул хлорофилла ССК содержит каротиноиды, а у некоторых водорослей и цианобактерий фикобилины. Каротиноиды и фикобилины увеличивают эффективность усвоения света за счет того, что они поглощают свет в тех областях спектра, в которых молекулы хлорофилла поглощают свет сравнительно слабо.



Такое устройство позволяет значительно полнее использовать энергию света. Подсчитано, что каждая молекула хлорофилла на прямом солнечном свете поглощает квант света не чаще чем 10 раз в секунду. Между тем скорость последующих реакций фотосинтеза значительно больше. Из сказанного следует, что при непосредственной связи каждой молекулы хлорофилла с последующей реакцией процесс фотосинтеза шел бы прерывисто. Необходимо учитывать также, что использование энергии света в химических реакциях требует большого количества ферментов. Если бы каждая молекула хлорофилла отдавала энергию света непосредственно на фотохимические процессы, то в листе не хватило бы места для размещения всех необходимых для этого ферментных систем. В процессе эволюции в растениях выработался механизм, позволяющий наиболее полно использовать кванты света, падающие на лист подобно каплям дождя. Механизм этот заключается в том, что энергия квантов света улавливается 200—400 молекулами хлорофилла и каротиноидами ССК и как бы стекается к реакционному центру (рис. 49).

Передача энергии между молекулами пигментов идет главным образом резонансным путем, без разделения зарядов с большой скоростью. Так, время



■ рис. 49

Схема передвижения энергии возбуждения по светособирающему комплексу к реакционному центру (Р) (по А.Н. Тихонову)





переноса энергии от одной молекулы хлорофилла к другой составляет $1 \cdot 10^{-12}$ — $2 \cdot 10^{-12}$ с, а от молекулы каротиноидов к хлорофиллу $4 \cdot 10^{-10}$ с. Таким образом, время переноса энергии значительно меньше времени жизни возбужденной молекулы (10^{-8} с). Такой перенос может осуществляться только при близком расстоянии между молекулами пигментов. Расчеты показали, что в одном хлоропласте до 1 млрд молекул хлорофилла. Расстояние между молекулами хлорофилла в мембранах составляет всего 1 нм. Перенос энергии происходит только от пигментов, поглощающих свет с меньшей длиной волны, к пигментам, поглощающим свет с большей длиной волны. Дело в том, что хотя передача энергии от одной молекулы пигмента к другой идет с большой эффективностью (от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a* — 90%, от каротиноидов к хлорофиллу—40%), однако все же это связано с некоторой ее потерей. Вместе с тем кванты света с меньшей длиной волны обладают большей энергией. Потеря энергии приводит к превращению квантов в более мелкие (с большей длиной волны). Именно поэтому основные формы хлорофилла, к которым стекается энергия, являются более длинноволновыми. Обратный перенос энергии невозможен.

В том случае, если молекулы пигментов имеют одинаковый максимум поглощения возможен другой путь передачи энергии, получивший название экситонного. При этом пути электронное возбуждение распространяется в результате межмолекулярной вибрации на комплекс пигментов.

Строение ССК зависит не только от систематического положения фотосинтезирующего организма, но и от условий произрастания. Теневыносливые растения имеют, как правило, больший размер ССК по сравнению с растениями, растущими в условиях высокой освещенности.

Таким образом, в первичных процессах фотосинтеза, связанных с поглощением молекулой хлорофилла кванта света, важную роль играют процессы передачи энергии. Фотофизический этап фотосинтеза и заключается в том, что кванты света поглощаются и переводят молекулы пигментов в возбужденное состояние. Затем эта энергия переносится на реакционный центр, осуществляющий первичные фотохимические реакции: разделение зарядов.

Дальнейшее превращение энергии света в химическую энергию проходит ряд этапов, начиная с окислительно-восстановительных превращений хлорофилла и включая как фотохимические (световые), так и энзиматические (темновые) реакции.

■ ФОТОХИМИЧЕСКИЙ ЭТАП

■ Происхождение кислорода при фотосинтезе

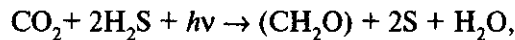
Большое значение для раскрытия вопроса о сущности фотохимических реакций имело изучение особенностей бактериального фотосинтеза. Впервые на способность бактерий, содержащих пигменты, использовать энергию света для





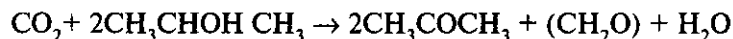
фотосинтеза указал Т. Энгельман (1883). Дальнейшие исследования показали, что окрашенные бактерии содержат пигменты, относящиеся к группе хлорофиллов, а именно бактериохлорофиллы, и синтезируют органическое вещество из неорганических соединений при участии энергии света. Однако этот процесс не сопровождается выделением кислорода. Это связано с тем, что в качестве источника протонов и электронов бактерии используют не воду, а сероводород или другие соединения. Такой тип ассимиляции CO_2 получил название бактериального фотосинтеза.

Наиболее распространены содержащие пигменты серные бактерии. Как установил К.Б. ван Ниль, у этих бактерий ассимиляция CO_2 сопровождается разложением сероводорода с выделением серы:

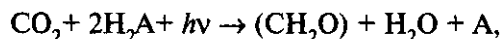


где формула (CH_2O) означает, что углерод восстановлен до углеводов.

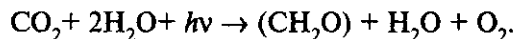
Есть несерные окрашенные бактерии, которые в качестве источника протонов и электронов используют различные органические соединения. Процесс может идти по следующему типу:



Во всех разобранных случаях происходит восстановление CO_2 за счет водорода какого-либо другого соединения. В общей форме это можно представить реакцией:



где H_2A — вещество, которое является источником водорода, а (CH_2O) — $1/6$ молекулы сахара. К.Б. ван Ниль высказал предположение, что при фотосинтезе происходит сходный процесс, а именно разложение воды и присоединение водорода к CO_2 . При этом кислород выделяется. Иначе говоря, процесс фотосинтеза у зеленых растений идет по уравнению:



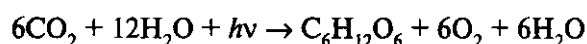
Использование воды в качестве источника водорода дало зеленым растениям в процессе эволюции огромное преимущество в силу повсеместного ее присутствия. Высказанное предположение получило экспериментальное подтверждение в работах академика А.П. Виноградова (1941). Он провел анализ изотопного состава (соотношения ^{16}O , ^{17}O , ^{18}O) кислорода разного происхождения. Оказалось, что кислород, выделенный из воды, воздуха и образующийся





при фотосинтезе, имеет одинаковое соотношение изотопов, тогда как кислород CO_2 содержит относительно больше тяжелых изотопов. На основании этих исследований было сделано два вывода: 1) в процессе фотосинтеза разлагается вода; 2) в процессе фотосинтеза выделяется кислород, который является основным источником кислорода воздуха.

Поскольку весь кислород фотосинтеза выделяется из воды, общее уравнение фотосинтеза принимает следующий вид:



Вода в правой части уравнения не подлежит сокращению, поскольку ее кислород имеет иной изотопный состав (из CO_2). Рассмотрение этого уравнения показывает, что *фотосинтез* — это окислительно-восстановительный процесс, в котором вода окисляется до O_2 , а углекислый газ восстанавливается до углеводов. Термины «окисление» и «восстановление» являются крайне важными для понимания фотосинтеза. В этой связи необходимо отметить, что окисление — это не только присоединение кислорода, но и отнятие протонов, и потеря электрона, тогда как восстановление — это отнятие кислорода и присоединение протонов или электронов.

В 1937 г. Р. Хилл показал, что изолированные хлоропласты на свету в присутствии какого-либо легко восстанавливающегося вещества (акцептора водорода) окисляют воду. При этом выделяется кислород. В качестве акцептора водорода в опытах Хилла был использован хинон. При этом выделение кислорода хлоропластами на свету протекает в отсутствие углекислого газа (реакция Хилла):



Дальнейшие исследования показали, что те же самые ингибиторы, которые тормозят реакцию Хилла, приостанавливают и выделение кислорода в процессе фотосинтеза. Это дало основание считать, что световая фаза фотосинтеза включает разложение воды. Эти опыты также позволили установить возможность разделения двух процессов: 1) выделение кислорода; 2) восстановление CO_2 . Таким образом, в процессе фотосинтеза происходит разложение воды, на что затрачивается энергия света.

В 1950 г. было показано, что вместо искусственных акцепторов водорода, примененных Хиллом, можно использовать естественный кофермент никотинамидадениндинуклеотидфосфат — НАДФ. Изолированные хлоропласты на свету восстанавливают НАДФ, одновременно выделяется кислород. Однако сущность происходящих на свету реакций была выяснена лишь в 1954—1958 гг. благодаря работам Д. Арнона.



■ **Циклический и нециклический поток электронов.
Фотосинтетическое фосфорилирование**

Фотохимические реакции фотосинтеза — это реакции, в которых энергия света преобразуется в энергию химических связей, и в первую очередь в энергию фосфорных связей АТФ. Именно АТФ является энергетической валютой клетки, обеспечивающей течение всех процессов. Одновременно под действием света происходит разложение воды, образуется восстановленный НАДФ и выделяется кислород.

Энергия поглощенных квантов света стекается от сотен молекул пигментов ССК к фотохимическому реакционному центру, содержащему особую пару (димер) молекул хлорофилла *a*, которые характеризуются поглощением в наиболее длинноволновой части солнечного спектра и выполняют роль ловушки энергии возбуждения, блуждающего по пигментам ССК. Наряду с димером хлорофилла в фотосинтетический комплекс входят молекулы первичного и вторичного акцепторов электрона. Молекула хлорофилла, отдавая электрон первичному акцептору, окисляется. Электрон поступает в электронтранспортную цепь.

Совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра и связанных с ним молекул — переносчиков электрона составляет *фотосистему*. По современным представлениям фотосистема является важнейшим структурно-функциональным звеном фотосинтетического аппарата.

В процессе фотосинтеза принимают участие две фотосистемы. Р. Эмерсон показал, что эффективность света с длиной волны 680—700 нм может быть значительно повышена добавлением света с более короткой длиной волны (650—660 нм). Интенсивность фотосинтеза при освещении смешанным светом (с двумя длинами волн) оказалась выше суммы интенсивностей фотосинтеза, наблюдаемой при освещении светом каждой длины волны в отдельности. Это явление называют *эффектом усиления* или эффектом Эмерсона. Был сделан вывод, что необходимо одновременное световое возбуждение пигментов, различающихся по спектру поглощения. Именно это и привело к понятию о существовании двух фотосистем. Интересно, что эффект усиления наблюдается при изучении фотосинтеза у высших растений и цианобактерий. У других бактерий этот эффект отсутствует и, соответственно, в процессе фотосинтеза участвует одна фотосистема.

Фотосистемы различаются по составу белков, пигментов и оптическим свойствам. Установлено, что *фотосистема I* включает светособирающий комплекс и фотохимический реакционный центр I, в состав которого входит димер хлорофилла, поглощающий свет с длиной волны 700 нм (P_{700}). *Фотосистема II* включает светособирающий комплекс и фотохимический реакционный центр II, в состав которого входит димер хлорофилла, поглощающий свет с длиной волны 680 нм (P_{680}). Свет поглощается двумя фотосистемами отдельно и нормальное осуществление фотосинтеза требует их одновременного участия.

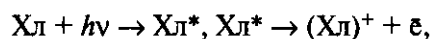
Перенос по цепи переносчиков включает ряд окислительно-восстановительных реакций. Важно заметить, что при окислительно-восстановительных реакциях





происходит перенос либо протонов и электронов, либо только электронов. При этом молекула, отдающая протон или электрон, окисляется, а молекула, воспринимающая протон или электрон, восстанавливается. Различают два типа потока электронов — циклический и нециклический. При циклическом потоке электроны, переданные от молекулы хлорофилла первичному акцептору, возвращаются к ней обратно. При нециклическом потоке происходит фотоокисление воды и передача электрона от воды к НАДФ. Выделяемая в ходе окислительно-восстановительных реакций энергия частично используется на синтез АТФ. Процесс преобразования энергии света в энергию АТФ получил название фотосинтетического фосфорилирования (Д. Арнон). Соответственно двум типам потока электронов различают циклическое и нециклическое фотофосфорилирование.

Общая схема нециклического фотофосфорилирования представлена на *рисунке 50*. При нециклическом потоке электронов принимают участие две фотосистемы. Как уже упоминалось, энергия квантов света стекается к молекуле пигмента P_{700} , который входит в состав реакционного центра ФС I (фотосистема I). Электрон в молекуле P_{700} переходит на более высокий энергетический уровень (S^*_1). В основном состоянии окислительно-восстановительный потенциал P_{700} составляет +0,43 В. Следовательно, тенденция к потере электрона (окислению) выражена очень слабо. Однако при поглощении кванта света молекула P_{700} переходит в возбужденное состояние и ее окислительно-восстановительный потенциал изменяется до -0,80 В. Поэтому в возбужденном состоянии молекула P_{700} легко отдает электрон первичному акцептору (фотохимическая реакция). Энергия света изменяет распределение электронов в кольце молекулы хлорофилла P_{700} и делает один электрон доступным для переноса. При этом энергия квантов сначала переходит в энергию электронного возбуждения, а затем в энергию разделения зарядов. Так, отдавая электрон, молекула P_{700} окисляется и остается в виде положительно заряженной молекулы



где $Хл^*$ — возбужденная форма хлорофилла, $(Хл)^+$ — окисленная форма хлорофилла.

Электрон с первичного акцептора, которым является мономерная форма хлорофилла *a*, передвигается через ряд переносчиков, расположенных в порядке возрастания О/В потенциала. Конечным акцептором электрона является НАДФ. Электроны спонтанно текут в сторону менее отрицательного окислительно-восстановительного потенциала. Первичный акцептор, воспринимающий электрон от P_{700} , передает электрон на железосерные белки.

Следующим переносчиком является железосодержащий белок ферредоксин ($E_0 = -0,43$). Ферредоксин содержит два атома железа в негеминовой форме. От ферредоксина электрон переносится на НАДФ ($E_0 = -0,32$). Этот перенос осуществляется с помощью специфического белка-фермента (ферредоксин-



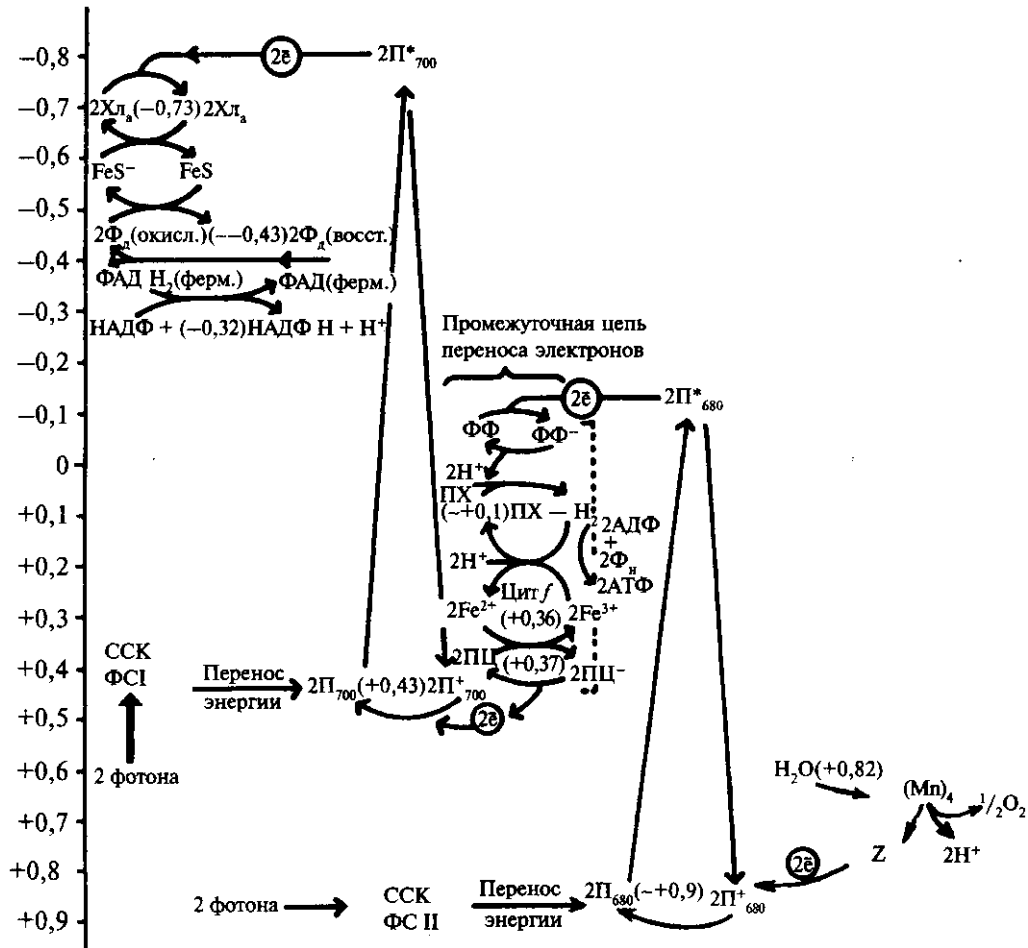


рис. 50

Схема нециклического транспорта электронов при фотосинтезе

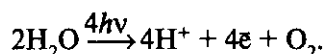
НАДФ-редуктазы), коферментом которого является флавинадениндинуклеотид (ФАД).

Отдав электрон, P_{700} остается в виде ионизированной молекулы. При этом потенциал P_{700} становится снова +0,43 В (основное состояние). Благодаря этому он является прекрасным акцептором электронов. Источником электрона, заполняющего эту «дырку», является фотосистема II. Она ответственна за реакции,



связанные с разложением воды и выделением кислорода. Цепь транспорта электронов (ЭТЦ), соединяющая две фотосистемы, в качестве переносчиков электрона включает в себя молекулы пластохинона (ПХ), отдельный электронтранспортный белковый комплекс (так называемый *b/f*-комплекс) и водорастворимый белок пластоцианин (ПЦ).

В состав реакционного центра фотосистемы II входит хлорофилл *a*, поглощающий свет с длиной волны — λ_{680} (P_{680}). Под влиянием поглощенного кванта света возбужденный электрон от P_{680} воспринимается первичным акцептором и передается дальше по цепи переносчиков. Образовавшаяся электронная «дырка» в молекуле P_{680} действует как сильный окислитель и через ряд переносчиков при участии ионов марганца и хлора отнимает электрон от воды. Этот электрон заполняет электронную «дырку» в молекуле P_{680} . Происходит фотоокисление воды, и выделяется молекула кислорода:



Рассмотрим более подробно путь переноса электрона от фотосистемы II к фотосистеме I. Полученные P_{680} от воды электроны передаются на молекулу феофитина, который является первичным акцептором, затем на пластохиноны, переносящие как электроны, так и протоны. От пластохинона электроны поступают на *b/f*-комплекс и передаются через железосерный белок на цитохром *f*. Цитохром *f* относится к группе цитохромов с ($E_0 + 0,360$). Воспринимая электрон, цитохром восстанавливается: $\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$. Следующий переносчик—пластоцианин. Отдавая электрон пластоцианину, цитохром окисляется: $\text{Fe}^{2+} - \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{3+}$. Пластоцианин—это медьсодержащий белок, в котором на каждую молекулу белка приходится два атома меди (E_0 пластоцианина + 0,370): $\text{Cu}^{2+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Cu}^+$. Пластоцианин выполняет роль связующего звена между *b/f*-комплексом и ФС I. От пластоцианина электрон заполняет электронную «дырку» у P_{700} .

Окисленный P_{680}^+ в реакционном центре фотосистемы II обладает исключительно высоким сродством к электрону, т. е. является очень сильным окислителем. Благодаря этому в ФС II происходит разложение такого химически устойчивого соединения как вода. Входящий в состав ФС II водорасщепляющий комплекс (ВРК) содержит в своем активном центре группу ионов марганца (Mn^{2+}), которые служат донорами электрона для P_{680}^+ . Отдавая электроны окисленному реакционному центру P_{680}^+ , ионы марганца накапливают положительные заряды, которые непосредственно участвуют в реакции окисления воды:



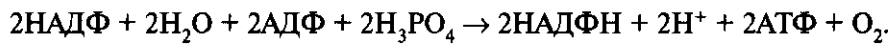
После последовательной передачи четырех электронов от ВРК к P_{680}^+ происходит разложение сразу двух молекул воды, сопровождающееся выделением





одной молекулы кислорода и четырех ионов водорода, которые попадают во внутритилакоидное пространство хлоропласта.

Перенос электрона по цепи переносчиков от фотосистемы II к фотосистеме I сопровождается образованием АТФ из АДФ и неорганического ФН ($\text{АДФ} + \text{ФН} \rightarrow \text{АТФ}$). Суммарное уравнение процесса нециклического фотофосфорилирования может быть выражено следующим образом:



Таким образом, отличительными особенностями нециклического фотосинтетического фосфорилирования являются: 1) окисление двух молекул воды; 2) участие двух фотосистем; 3) передача электронов от молекул воды (первичный донор) через электронтранспортную цепь на НАДФ (конечный акцептор). Продуктами процесса нециклического фотофосфорилирования являются восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат ($\text{НАДФН} + \text{H}^+$) и АТФ. Эти соединения в дальнейшем используются в темновой фазе фотосинтеза.

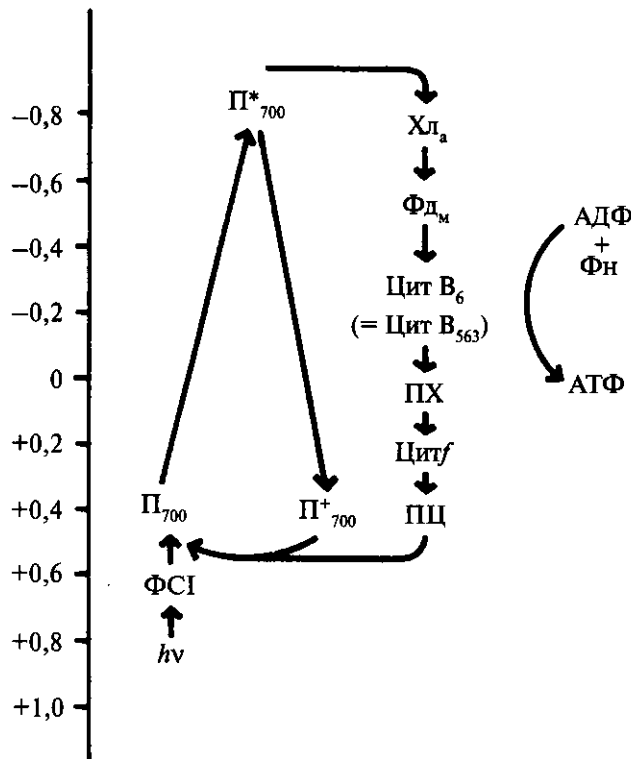
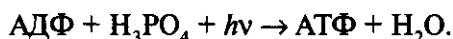


рис. 51

Схема циклического транспорта электронов при фотосинтезе



Общая схема циклического фотофосфорилирования дана на *рисунке 51*. В этом процессе принимает участие лишь фотосистема I. На схеме показано, что в результате поглощения кванта света молекула P_{700} отдает возбужденный электрон сначала первичному переносчику, а затем от ферредоксина возвращается к P_{700} . На участке электронтранспортной цепи между цитохромом *b* и цитохромом *f* образуется АТФ. Таким образом, в этом случае P_{700} является и донором, и акцептором электрона. Суммарное уравнение циклического фотосинтетического фосфорилирования выглядит следующим образом:

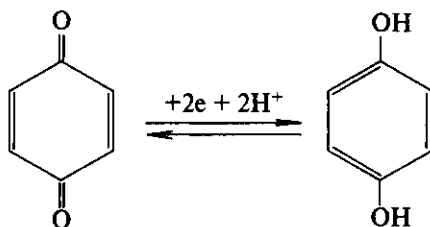


При рассмотрении приведенных схем надо учитывать, что в зависимости от состояния хлоропластов расположение и набор переносчиков в электронтранспортной цепи могут меняться.

Как же осуществляется связь между переносом возбужденного светом электрона по цепи переносчиков и образованием АТФ за счет выделяющейся при этом энергии? Наибольшее признание получила хемиосмотическая теория, разработанная английским биохимиком П. Митчеллом.

Переносчики электронов (электронтранспортная цепь) локализованы в мембранах асимметрично. При этом последовательно чередуются переносчики электронов (цитохромы) с переносчиками электрона и протона (пластохиноны) (*рис. 52*).

При поглощении двух квантов света два электрона (поочередно) высвобождаются из P_{680} , пересекают мембрану и замещаются электронами из молекул воды. При этом протоны (из воды) выделяются во внутреннее пространство тилакоида, а атом кислорода диффундирует из хлоропласта. Электроны от P_{680} передаются на акцептор, расположенный на наружной поверхности мембраны тилакоида. Этим акцептором является пластохинон (ПХ). Пластохинон — производное хинона, в полностью окисленном состоянии содержит два атома кислорода, соединенных с углеродным кольцом двойными связями. В полностью восстановленном состоянии атомы кислорода в бензольном кольце соединяются с протонами:



Молекула пластохинона сначала принимает два электрона: $\text{ПХ} + 2e \rightarrow \text{ПХ}^{-2}$. ПХ^{-2} имеет высокое сродство к протонам, которые захватывает из стромы



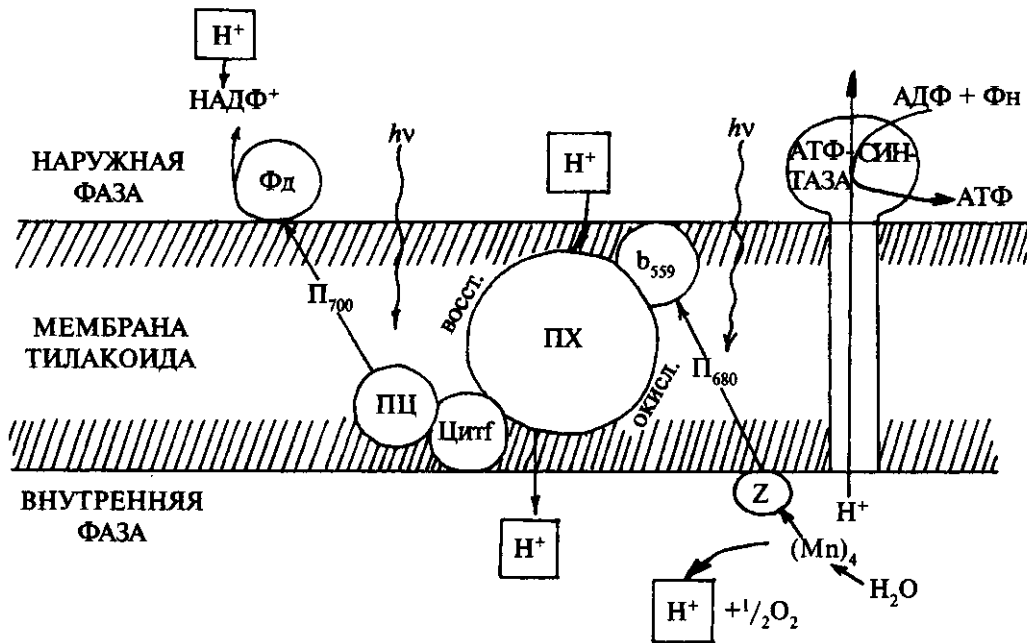


рис. 52

Схема образования мембранного потенциала и переноса протонов во внутритилакоидное пространство:

Фд — ферредоксин; ПЦ — пластоцианин; ПХ — пластохинон; b_{559}, f — цитохромы

с образованием электрически нейтральной формы: $\text{ПХ}^{-2} + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{ПХ} \cdot \text{H}_2$. Пластохинон выполняет роль подвижного переносчика двух электронов и двух протонов и может легко перемещаться внутри тилакоидной мембраны, обеспечивая связь ФС II с другими электронтранспортными комплексами. $\text{ПХ} \cdot \text{H}_2$ диффундирует внутри липидного бислоя тилакоидной мембраны к b/f -комплексу и передает ему два электрона. Протоны выделяются в пространство внутри тилакоида. Таким образом, при переносе пары электронов от Хл_{680} на Хл_{700} во внутреннем пространстве тилакоидов накапливаются протоны. В результате активного переноса протонов из стромы во внутритилакоидное пространство на мембране создается электрохимический потенциал водорода ($\Delta\mu\text{H}^+$), имеющий две составляющие: химическую $\Delta p\text{H}$ (концентрационную), возникающую в результате неравномерного распределения ионов H^+ по разным сторонам мембраны, и электрическую, обусловленную противоположным зарядом разных сторон мембраны (благодаря накоплению протонов с внутренней стороны мембраны).





Соответственно и энергия, накапливаемая на мембране в результате концентрирования протонов на одной стороне, имеет две составляющие — химическую и электрическую. Чтобы использовать эту энергию, необходимо обеспечить обратный поток протонов. Энергия, выделяющаяся при этом, и используется для образования АТФ. Накопление протонов внутри тилакоида происходит не только при окислении пластохинона, но и в результате фотоокисления воды.

Сопряжение диффузии протонов через мембрану осуществляется макромолекулярным ферментным комплексом, называемым АТФ-синтазой или сопрягающим фактором (рис. 53). Этот комплекс по форме напоминает гриб и состоит из двух частей — факторов сопряжения: круглой шляпки F_1 , выступающей с наружной стороны мембраны (в ней располагается каталитический центр фермента), и ножки F_0 , погруженной в мембрану. Мембранная часть состоит из полипептидных субъединиц (a, b, c) и формирует в мембране протонный канал, по которому ионы водорода попадают к фактору сопряжения F_1 . Белок F_1 представляет белковый комплекс, который состоит из девяти субъединиц пяти типов: $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \epsilon$. Белковый комплекс F_1 можно сравнительно легко отделить от

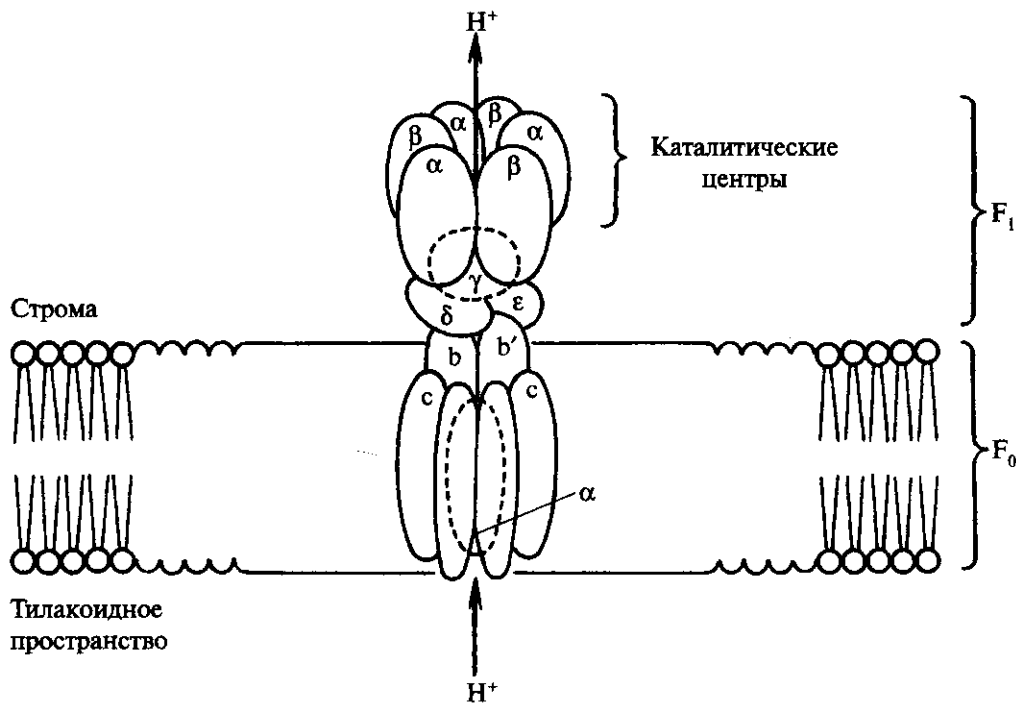


рис. 53

Структура АТФ-синтазного комплекса (Boyer, 1997)



мембраны, при этом он сохраняет способность катализировать гидролиз АТФ, т. е. является АТФазой. Однако изолированный F_1 не способен синтезировать АТФ. Способность синтезировать АТФ — это свойство единого комплекса F_0-F_1 , встроенного в мембрану. Связано это с тем, что работа АТФ-синтазы при синтезе АТФ сопряжена с переносом через нее протонов, путь которых направлен через F_0 к F_1 . Направленный транспорт протонов возможен только в том случае, если АТФ-синтаза встроена в мембрану.

Существуют две гипотезы относительно механизма фосфорилирования (прямой механизм и косвенный) (рис. 54). Согласно первой гипотезе фосфатная

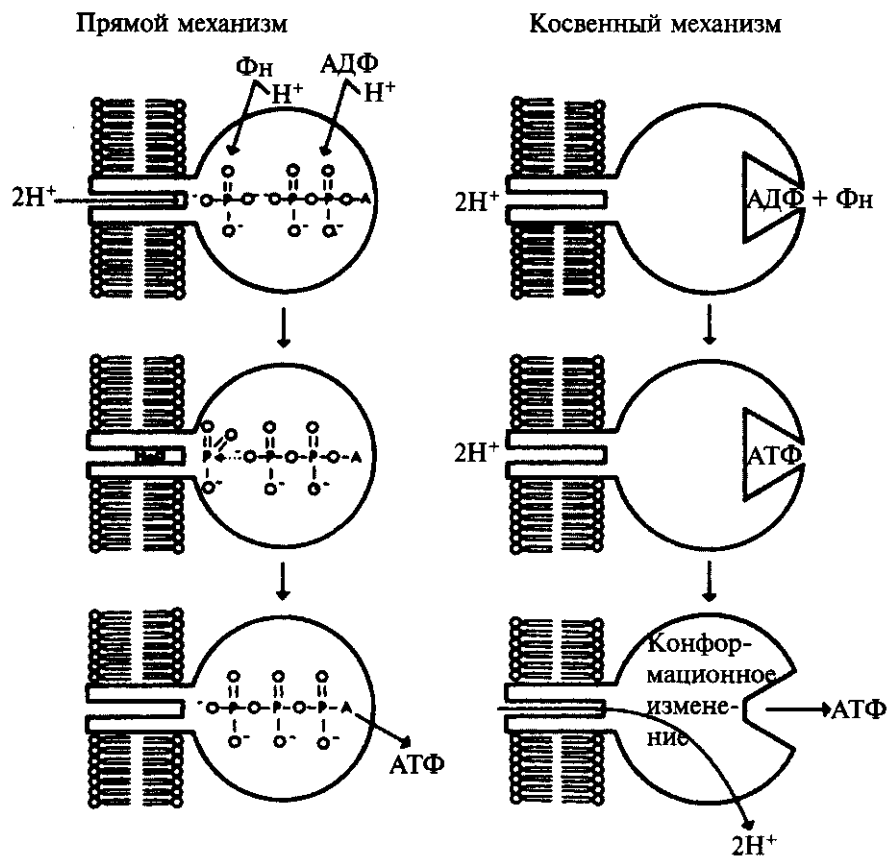


рис. 54
Механизм образования АТФ



группа и АДФ связываются с ферментом в активном участке комплекса F_1 . Два протона перемещаются через канал по градиенту концентрации и соединяются с кислородом фосфата, образуя воду. Это делает фосфатную группу весьма реакционноспособной, и она присоединяется к АДФ с образованием АТФ. Согласно второй гипотезе, которая в последние годы получила экспериментальные подтверждения (косвенный механизм), АДФ и Φ_n соединяются в активном центре фермента (субъединицы α и β фактора F_1) спонтанно. Однако образовавшаяся АТФ прочно связана с ферментом, и для ее освобождения требуется энергия. Энергия доставляется протонами, которые, связываясь с ферментом (протонирование), изменяют его конформацию, после чего АТФ высвобождается.

Продукты световой фазы, в которых аккумулирована энергия света, — АТФ и НАДФН Д. Арнон назвал ассимиляционной силой, поскольку они используются в темновую фазу, в ходе которой CO_2 восстанавливается до углеводов.

■ ПУТЬ ПРЕВРАЩЕНИЕ УГЛЕРОДА — ТЕМНОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА

Темновая фаза фотосинтеза — это совокупность биохимических реакций, в результате которых происходит усвоение растениями углекислого газа атмосферы (CO_2) и образование углеводов. Ферменты, катализирующие темновые реакции растворены в строме. Если оболочки хлоропласта разрушить, то эти ферменты из стромы вымываются, в результате чего хлоропласты теряют способность усваивать CO_2 . Сущность темновых реакций процесса фотосинтеза была раскрыта благодаря исследованиям американского ученого Мелвина Кальвина. За эту работу в 1961 г. Кальвину с сотрудниками была присуждена Нобелевская премия. При этом успех экспериментов определялся широким применением новых методов исследования.

■ C_3 -путь фотосинтеза (цикл Кальвина)

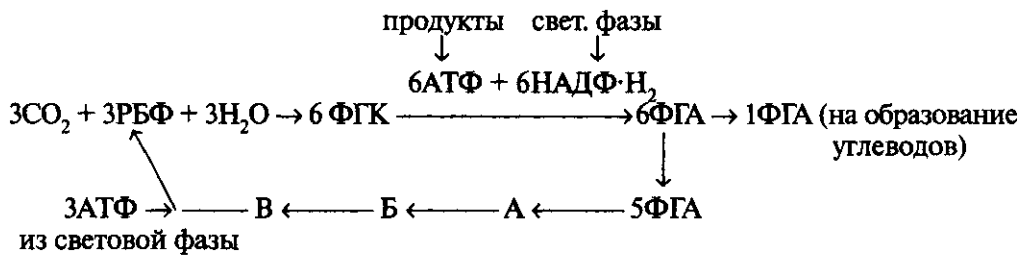
Первый метод, использованный Кальвином, — метод радиоактивного углерода. Радиоактивные изотопы по химическим свойствам практически не отличаются от стабильных. Принимая участие в реакциях, они как бы помечают те соединения, в которые входят. Скорость распада радиоактивных изотопов пропорциональна их количеству. Излучение, испускаемое ими в процессе разложения, может быть легко измерено. Все это создает возможность использования метода радиоактивных изотопов при изучении химизма фотосинтеза.

Второй метод — хроматография на бумаге. Если вещества, разогнанные на хроматограмме, содержат радиоактивные атомы, то их легко обнаружить с помощью радиоавтографии. Применяя указанные методы и короткие световые экспозиции можно определить, какие вещества и в какой последовательности образуются из $^{14}CO_2$. В качестве объекта исследований была взята зеленая водоросль





хлорелла. После кратковременных экспозиций на свету в присутствии $^{14}\text{CO}_2$ растения фиксировались горячим спиртом. Спиртовой экстракт концентрировался, разделялся хроматографически и анализировался. Опыты показали, что через 5 с пребывания в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ на свету большая часть радиоактивного углерода сосредоточивается в трехуглеродном соединении — 3-фосфоглицериновой кислоте (3-ФГК). Кальвин выдвинул предположение, что в хлоропластах имеется какое-то вещество-акцептор, которое, взаимодействуя с CO_2 , образует фосфоглицериновую кислоту (акцептор + $\text{CO}_2 \rightarrow \text{ФГК}$). Для того чтобы установить природу акцептора, была проведена серия опытов с изменяющимися внешними условиями (смена света и темноты в присутствии и в отсутствие $^{14}\text{CO}_2$). Оказалось, что после выключения света содержание ФГК некоторое время продолжает расти. Одновременно наблюдалось быстрое исчезновение пятиуглеродного соединения — рибулезо-1,5-бифосфата (РБФ). Через 30 с РБФ не обнаруживался, а количество ФГК не изменялось. Вместе с тем на свету РБФ не исчезал, и его содержание оставалось постоянным. Иная картина наблюдалась в отсутствие CO_2 . В этом случае ни в темноте, ни на свету содержание РБФ не изменялось. Из полученных данных следовало, что в присутствии углекислого газа РБФ в темноте используется для образования ФГК. Дальнейшие превращения ФГК требуют света. В силу этого Кальвин выдвинул следующую предварительную схему процесса фотосинтеза:



Согласно этой схеме РБФ является акцептором, который присоединяет CO_2 , в результате чего образуется ФГК. Однако в отсутствие света РБФ быстро оказывается использованным и исчезает. При этом накапливается известное количество ФГК. Именно это и наблюдалось в эксперименте. На свету при участии продуктов световой фазы происходит восстановление ФГК до фосфоглицеринового альдегида (ФГА). Судьба образовавшихся молекул ФГА различна. Частично путем ряда превращений ФГА используется на регенерацию акцептора (РБФ). Для процесса регенерации РБФ также необходима АТФ, образовавшаяся в световой фазе. В силу этого количество РБФ на свету поддерживается на постоянном уровне. В каждом цикле принимают участие три молекулы акцептора (РБФ) и образуется 6 молекул триозы (ФГА). Пять молекул ФГА идет на





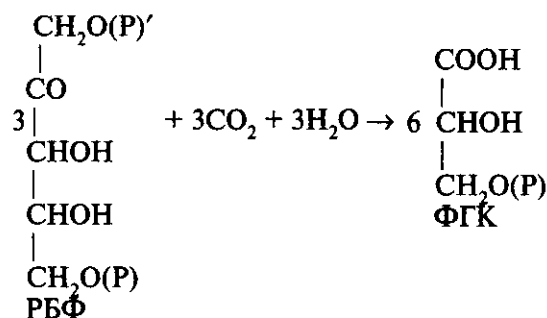
регенерацию акцептора через ряд промежуточных продуктов (на схеме А, Б, В). Каждая шестая молекула ФГА выходит из цикла и используется для построения углеводов и других метаболитов. Рассмотрим этот цикл более подробно.

Цикл Кальвина можно разделить на фазы.

Первая фаза — карбоксилирование. Эта реакция катализируется специфическим для процесса фотосинтеза ферментом рибулозобисфосфат-карбоксилазой/оксигеназой (сокращенно РБФ-карбоксилаза/оксигеназа), в научной литературе последних лет чаще встречается под названием Rubisco, от *ribulosebiphosphate-carboxylase/oxygenase*. Впервые Rubisco был выделен и очищен в 1955 году. Особенностью фермента является то, что катализируемая им реакция является самой медленной стадией в цикле фиксации углекислоты. В листьях Rubisco содержится в больших количествах и является основной фракцией белка хлоропластов. Более того, высказывается мнение, что это самый распространенный белок-фермент на земном шаре. В активное состояние фермент переходит при освещении хлоропластов. Уже отмечалось, что формирование этого фермента происходит под контролем двух геномов: большие субъединицы (54 кДа) кодируются в ядре, синтезируются в цитоплазме; малые — кодируются и синтезируются в хлоропласте.

При взаимодействии РБФ с CO_2 образуется сначала промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы ФГК.

Образовавшаяся ФГК — это органическая кислота, и ее энергетический уровень ниже уровня сахаров. Поэтому это соединение не может непосредственно превращаться в углеводы. Необходимо превращение его в трехуглеродный сахар — фосфоглицериновый альдегид (ФГА).

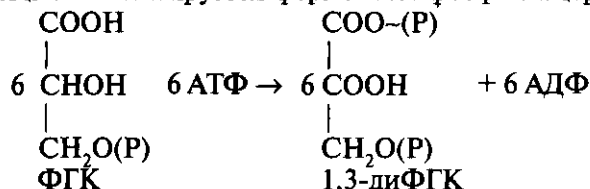


Вторая фаза — восстановление. Дальнейшие превращения ФГК требуют участия продуктов световой фазы фотосинтеза: АТФ и НАДФН + H^+ . Реакция идет в два этапа. Прежде всего, происходит реакция фосфорилирования 3-ФГК. Донором фосфатной группы является АТФ. АТФ требуется здесь в качестве

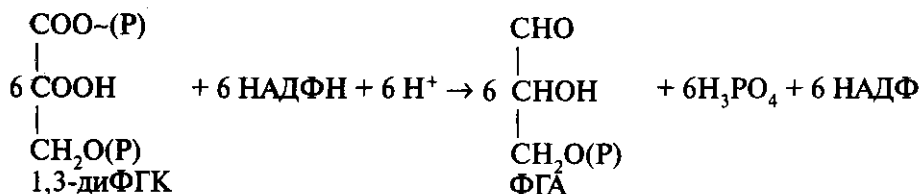




дополнительного источника энергии. Образуется 1,3-дифосфоглицериновая кислота. Реакция катализируется ферментом фосфоглицерокиназой:

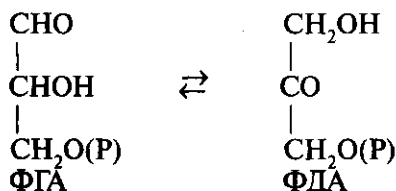


Образовавшееся в этой реакции соединение — дифосфоглицериновая кислота — обладает более высокой реакционной способностью, содержит макроэргическую связь, полученную от АТФ. Затем карбоксильная группировка этого соединения восстанавливается до альдегидной с помощью триозофосфатдегидрогеназы, коферментом которой служит НАДФ:



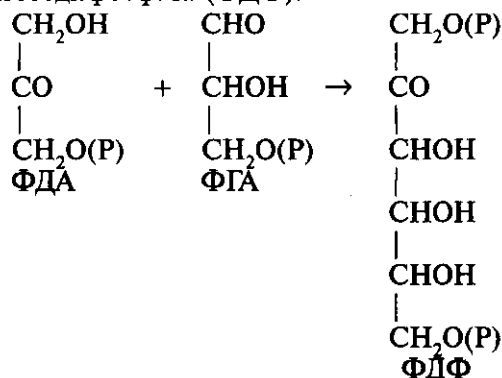
Образовавшийся ФГА является по уровню восстановленности углеводом. Это соединение вступает в две последние фазы. Пять молекул ФГА используется на регенерацию акцептора РБФ для того, чтобы фиксация CO_2 могла снова осуществляться. Оставшаяся шестая молекула вступает в фазу «синтеза продуктов», где превращается в более сложные соединения (углеводы, аминокислоты и др.).

Третья фаза — регенерация. В процессе регенерации акцептора используется пять молекул ФГА, в результате чего образуются три молекулы рибулезо-5-фосфата. Этот процесс идет через образование 4-, 5-, 6-, 7-углеродных соединений. Прежде всего, **первая** молекула ФГА изомеризуется до фосфодиоксиацетона. Процесс катализируется ферментом триозофосфатизомеразой:



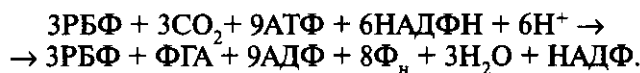


Фосфодиоксиацетон (ФДА) взаимодействует со **второй** молекулой ФГА с образованием фруктозодифосфата (ФДФ):



От ФДФ отщепляется фосфат, и ФДФ превращается во фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф). Далее от Ф-6-Ф (C₆) отщепляется 2-углеродный фрагмент (—CO—CH₂ОН), который переносится на следующую (**третью**) триозу. Это транскетолазная реакция идет при участии фермента транскетолазы. В результате образуется первая пентоза (C₅)-рибулезофосфат. От Ф-6-Ф остается 4-углеродный сахар эритрозофосфат (C₄), который конденсируется с **четвертой** триозой с образованием седогептулезодифосфата (C₇). После отщепления фосфата седогептулезодифосфат превращается в седогептулезофосфат. Далее снова происходит транскетолазная реакция, в результате которой от седогептулезофосфата отщепляется 2-углеродный фрагмент, который переносится на **пятую** триозу. Образуются еще две молекулы рибулезофосфата. Таким образом, в результате рассмотренных реакций получают 3 молекулы рибулезофосфата. Для образования из них акцептора (РБФ) необходимо их фосфорилирование. Для этого используются три молекулы АТФ, образовавшиеся в результате световых реакций. Все реакции, входящие в цикл Кальвина, представлены на схеме (рис. 55).

Общее суммарное уравнение цикла следующее:



Образовавшийся триозофосфат (ФГА) вступает в четвертую стадию темновых реакций — **стадию образования продуктов фотосинтеза**.

При прохождении двух циклов из 12 молекул образовавшегося ФГА две молекулы выходят из них, образуя одну молекулу фруктозодифосфата (ФДФ). Из двух молекул фруктозодифосфата (Ф-1, 6-диФ) образуются фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф) и глюкозо-1-фосфат (Г-1-Ф). Глюкозо-1-фосфат, взаимодействуя с уридинтрифосфатом (УТФ), дает уридиндифосфоглюкозу (УДФГ). В свою очередь УДФГ, реагируя с Ф-6-Ф, дает сахарозофосфат. Из сахарозофосфата путем



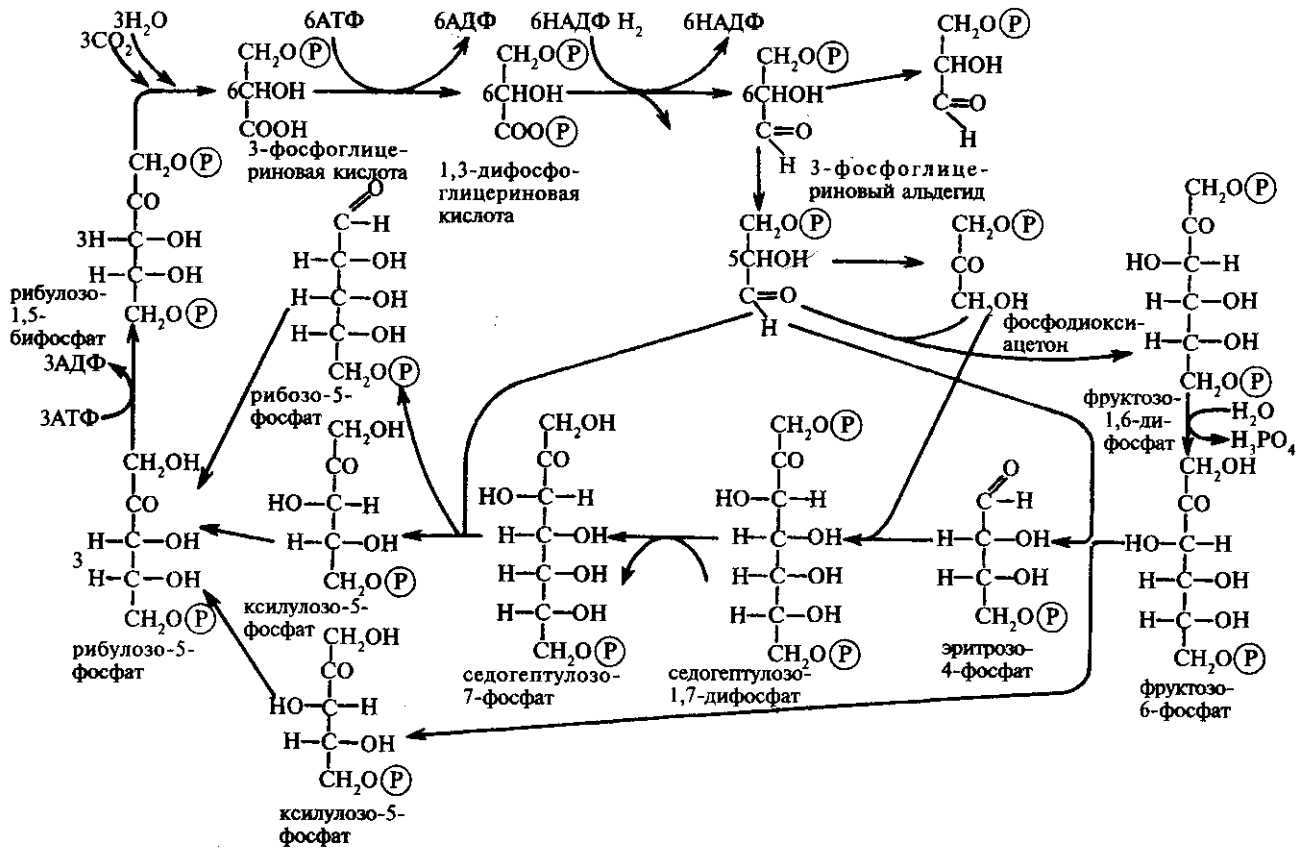
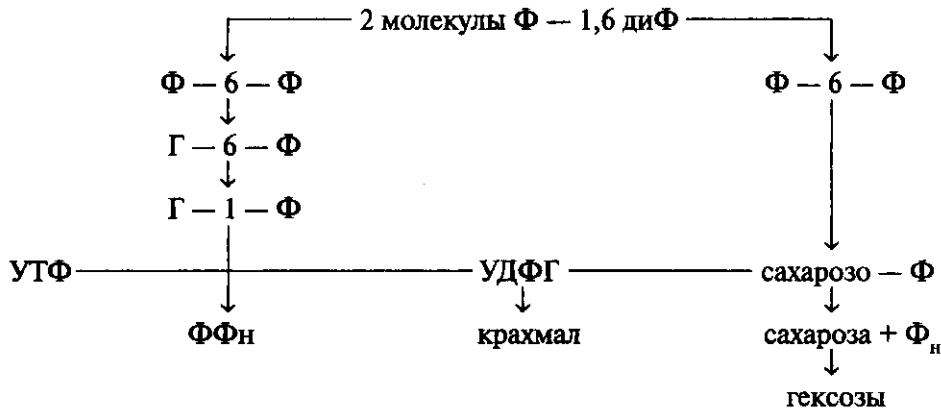


рис. 55

Путь углерода в фотосинтезе (цикл Кальвина)



дефосфорилирования образуется сахароза. Для образования одной молекулы сахарозы необходимо, чтобы прошли четыре цикла Кальвина:



По-видимому, именно сахароза является первым свободным сахаром, образующимся в процессе фотосинтеза. Из сахарозы образуются нефосфорилированные моносахара (глюкоза и фруктоза). Крахмал образуется из аденозиндифосфоглюкозы (АДФГ) или уридиндифосфоглюкозы (УДФГ), процесс катализируется ферментом амилосинтетазой.

Среди первых продуктов фотосинтеза обнаружены аминокислоты. По-видимому, ФГК, образовавшаяся на первом этапе цикла Кальвина, может превращаться в пировиноградную кислоту. Этот процесс идет особенно интенсивно при недостатке НАДФН, из-за чего задерживается преобразование ФГК в ФГА (обычный путь в цикле Кальвина). Пировиноградная кислота в присутствии NH₃ дает аминокислоту аланин. Показано, что скорость включения ¹⁴CO₂ в аланин в клетках хлореллы при некоторых условиях может даже превышать скорость ее включения в сахарозу. Из пировиноградной кислоты может образоваться еще ряд органических кислот (в цикле Кребса). Образовавшиеся органические кислоты в процессе аминирования или переаминирования дают аминокислоты. Сам по себе синтез аминокислот еще не означает образование белков. Однако было показано, что между этими двумя процессами имеется прямая связь. Так, под влиянием освещения синими лучами (458—480 нм) усиливается фотосинтетическое образование, как аминокислот, так и белков. В присутствии ингибиторов синтеза белка действие синего света не проявляется.

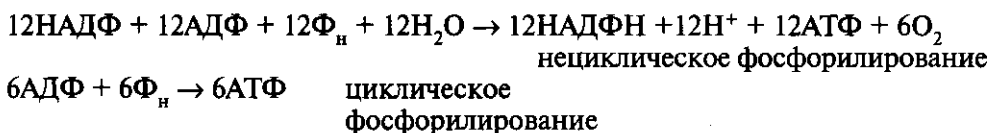
Наконец, из промежуточных продуктов цикла Кальвина могут образовываться жиры, липиды и другие продукты. Состав продуктов, образующихся при фотосинтезе, может быть определен исходя из величин фотосинтетического коэффициента. Под **фотосинтетическим коэффициентом** понимается отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к поглощенному CO₂. Если в процессе



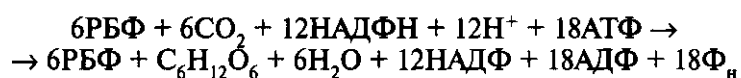


фотосинтеза образуются углеводы, то, согласно приведенному суммарному уравнению, фотосинтетический коэффициент должен быть равен единице: $6\text{O}_2/6\text{CO}_2 = 1$. При образовании соединений, более восстановленных (содержащих меньше кислорода) по сравнению с углеводами, фотосинтетический коэффициент должен быть больше единицы. В случае образования белков фотосинтетический коэффициент равен 1,25, в случае жира — 1,44. Средняя величина фотосинтетического коэффициента для 27 видов растений оказалась равной 1,04. Расчеты показали, что такая величина фотосинтетического коэффициента указывает на образование наряду с углеводами некоторого количества белка (примерно 12%). Установлено, что величина фотосинтетического коэффициента меняется в зависимости от условий. Преобладание синих лучей над красными приводит к увеличению доли образующихся белков, тогда как красный свет благоприятствует образованию углеводов (Н.П. Воскресенская). Усиление снабжения растений азотом, естественно, также приводит к повышению фотосинтетического коэффициента и увеличению первичного синтеза белка. Имеются данные, что на качество продуктов фотосинтеза оказывает влияние интенсивность освещения. При высокой освещенности образуется больше углеводов, а при пониженной — аминокислот. Таким образом, изменяя условия среды, можно регулировать соотношение продуктов фотосинтеза. Указанные закономерности имеют большое не только теоретическое, но и практическое значение, так как позволяют направленно регулировать химический состав сельскохозяйственных растений и создавать условия для преимущественного синтеза углеводов, белков или жиров (А.А. Ничипорович). Выяснение механизма регуляции образования тех или иных продуктов фотосинтеза дает возможность улучшить состав сельскохозяйственных культур. Примером в этом отношении могут служить опыты с одноклеточной водорослью хлореллой, у которой удалось повысить содержание аминокислот и жиров за счет снижения содержания углеводов путем добавления в питательную среду NH_4Cl (10^{-3} М). Все же основным продуктом фотосинтеза являются сахара. В связи с этим можно следующим образом расшифровать суммарное уравнение фотосинтеза.

Световые реакции:



Темновые реакции:





На основании приведенных реакций можно рассчитать энергетический баланс цикла Кальвина. Для восстановления шести молекул CO_2 до уровня углеводов (глюкозы) требуется 18 молекул АТФ и 12 НАДФН. Соответственно для восстановления до уровня углеводов одной молекулы CO_2 необходимы три молекулы АТФ и две НАДФН. Как мы видели, для образования двух молекул НАДФН и двух молекул АТФ необходимо 8 квантов света. Недостающее количество АТФ образуется в процессе циклического фотофосфорилирования. Следовательно, для восстановления одной молекулы CO_2 до уровня углеводов должно быть затрачено 8–9 квантов. Энергия квантов красного света равна 168 кДж/моль. Таким образом, при использовании квантов красного света на восстановление одной молекулы CO_2 до уровня углеводов затрачивается примерно 1340–1508 кДж. Из этой энергии в $\frac{1}{6}$ моль гексозы откладывается 478 кДж. КПД фотосинтеза в этом случае должен составить около 30–35%. Однако в естественных условиях коэффициент использования света значительно меньше.

В отличие от ферментов, принимающих участие в цепи переноса электронов (световая фаза фотосинтеза), ферменты цикла Кальвина локализованы в стромах хлоропластов. Согласованному осуществлению всех реакций способствует то, что эти ферменты часто ассоциированы на поверхности мембран и составляют определенные ансамбли.

Путь ассимиляции углерода при фотосинтезе, установленный Кальвином и предложенный в виде цикла Кальвина, является общим для всех автотрофных организмов. Однако существуют разные пути передачи CO_2 в цикл Кальвина. Так, австралийские ученые М.Д. Хетч и К.Р. Слэк (1966) и советский ученый Ю.С. Карпилов (1960) показали, что у некоторых растений, преимущественно тропических и субтропических (в том числе кукуруза, сахарный тростник, амарант, просо, сорго), фотосинтез идет несколько по-иному.

В этом случае первым продуктом карбоксилирования является соединение, содержащее 4 атома углерода. Поэтому этот путь получил название C_4 -пути, в отличие от цикла Кальвина, в котором образуется ФГК, содержащая 3 атома углерода (C_3 -путь).

■ C_4 -путь фотосинтеза (цикл Хетча — Слэка)

Исследования показали, что в растениях, в которых процесс фотосинтеза протекает по C_4 -пути, имеются два типа клеток и хлоропластов: 1) мелкие гранальные пластиды в клетках мезофилла листа; 2) крупные пластиды, часто лишенные гран, в клетках обкладки, окружающих сосудистые пучки (рис. 56). Клетки обкладки имеют утолщенные клеточные стенки, содержат большое количество хлоропластов и митохондрий, расположены вокруг сосудистых пучков в 1 или 2 слоя (рис. 57). Совокупность указанных особенностей анатомического строения





■ рис. 56

Электронно-микроскопическая фотография клеток листа кукурузы (по Н.В. Парамоновой)

1 — клетка мезофилла; 2 — клетка обкладки

получила название корончатой анатомии или корончатого синдрома (от слова *kranz* — корона).

Хлоропласты разных типов клеток характеризуются не только особенностями строения, но и разным типом фосфорилирования. В клетках мезофилла по преимуществу происходит нециклическое фосфорилирование и образуется НАДФН, необходимый для цикла Кальвина, идущего в клетках обкладки. В хлоропластах клеток обкладки идет только циклическое фосфорилирование. Такое разделение типов фосфорилирования, возможно, связано с тем, что к хлоропластам клеток обкладки, расположенным в глубине листа, проникает по преимуществу более длинноволновый свет, который не поглощается фотосистемой, ответственной за разложение H_2O .

На первом этапе C_4 -пути углекислый газ, диффундирующий в лист через устьица, попадает в цитоплазму клеток мезофилла с мелкими хлоропластами,



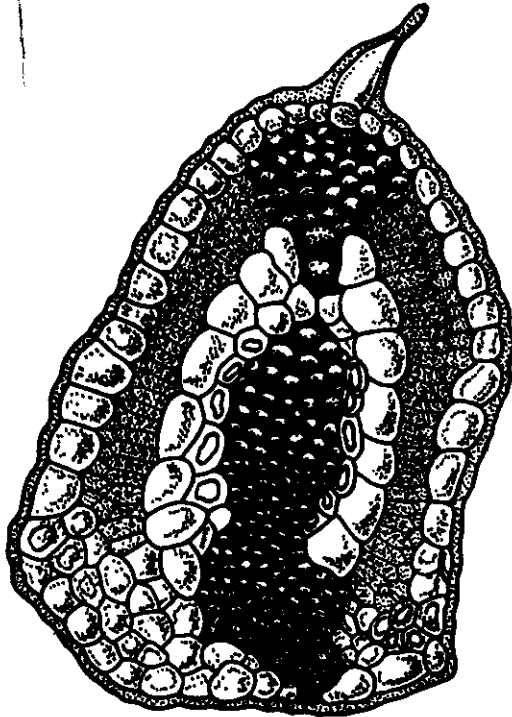
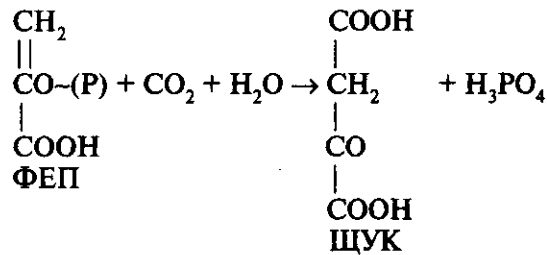


рис. 57

Корончатый тип анатомии листа
(«C₄ – синдром»)

в которых и происходит реакция карбоксилирования фосфоенолпиривиноградной кислоты (ФЕП):



Реакция катализируется ферментом фосфоенолпириваткарбоксилазой (ФЕП-карбоксилазой) с образованием щавелевоуксусной кислоты (оксалоацетат). ЩУК преобразуется в яблочную кислоту (малат) или аспарагиновую (аспартат). Восстановление до малата происходит в присутствии НАДФН, а для образования аспартата необходимо наличие NH_4^+ . Затем яблочная (или аспарагиновая) кислота, по-видимому, по плазмодесмам передвигается в клетки обкладки. В клетках



обкладки яблочная кислота декарбоксилируется ферментом малатдегидрогеназой до пировиноградной кислоты (пируват) и CO_2 . Реакция декарбоксилирования может варьировать у разных групп растений с использованием разных ферментов. CO_2 поступает в хлоропласты клеток обкладки и включается в цикл Кальвина—присоединяется к РБФ (рис. 58). Пируват возвращается в клетки мезофилла и превращается в первичный акцептор CO_2 — ФЕП.

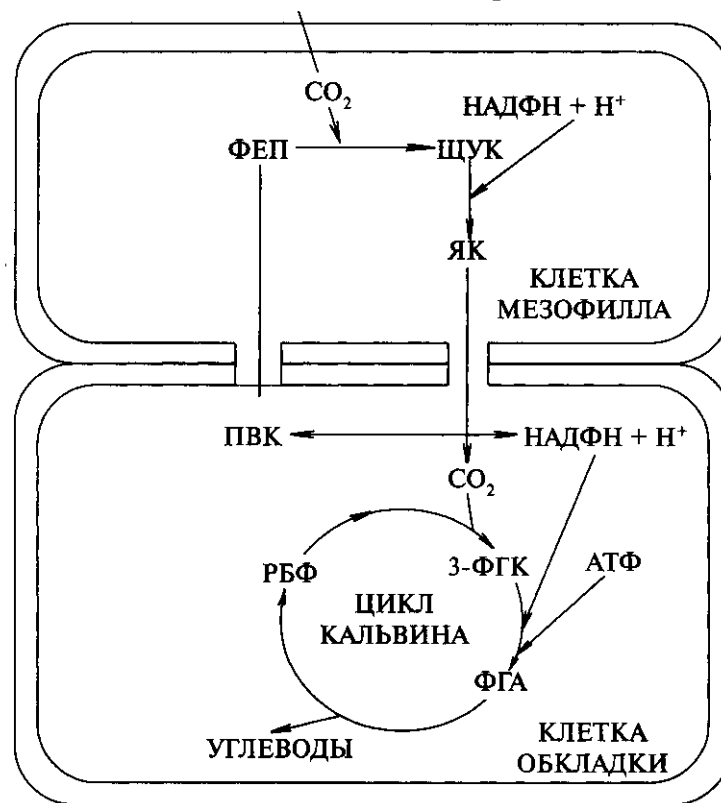


рис. 58

Фотосинтетический цикл Хэтча-Слэка (C_4 — путь):

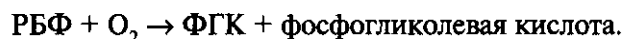
- ФЕП — фосфоенолпировиноградная кислота;
- ЩУК — щавелевоуксусная кислота;
- ЯК — яблочная кислота;
- ПВК — пировиноградная кислота;
- РБФ — рибулозо-1,5-бифосфат;
- 3-ФГК — фосфоглицериновая кислота;
- ФГА — фосфоглицериновый альдегид



Таким образом, при C_4 -пути реакция карбоксилирования происходит дважды. Это позволяет растению создавать запасы углерода в клетках. Акцепторы CO_2 (ФЕП и РБФ) регенерируют, что и создает возможность непрерывного функционирования циклов. Фиксация CO_2 с участием ФЕП и образованием малата или аспартата служит своеобразным насосом для поставки CO_2 в хлоропласты обкладки, функционирующих по C_3 -пути. Поскольку при таком механизме фотосинтеза принимают участие два типа клеток и два типа хлоропластов, этот путь называют еще кооперативным (Ю.С. Карпилов, 1970).

Высказывается мнение, что C_4 -путь возник в процессе эволюции как приспособление к изменившимся условиям среды. При возникновении фотосинтеза атмосфера была значительно богаче CO_2 и беднее O_2 . Именно поэтому важнейший фермент цикла Кальвина Rubisco (РБФ-карбоксилаза/оксигеназа) может работать только при сравнительно высоких концентрациях CO_2 . Благодаря деятельности самих растений состав атмосферы изменился: содержание CO_2 резко уменьшилось, а O_2 возросло. В изменившихся условиях в осуществлении темновых реакций фотосинтеза появился ряд приспособительных черт. В частности значительно увеличилось содержание фермента Rubisco, который составляет почти половину белков стромы хлоропластов. Вместе с тем у некоторых растений выработался особый, дополнительный путь связывания CO_2 с помощью ФЕП-карбоксилазы. Этот фермент обладает большим сродством к углекислоте и работает при концентрациях CO_2 во много раз более низких по сравнению с Rubisco. Установлено, что и сопротивление мезофилла диффузии CO_2 у C_4 -растений более чем в 3,5 раз меньше и составляет 0,3—0,8 см/с, в то время как у C_3 -растений — 2,8 см/с.

Фиксация по C_4 -пути имеет еще ряд преимуществ. Растения C_3 -пути характеризуются высокой интенсивностью процесса, получившего название фотодыхания. Под фотодыханием понимают поглощение кислорода и выделение CO_2 на свету с использованием в качестве субстрата промежуточных продуктов цикла Кальвина. Как показали исследования, Rubisco (РБФ-карбоксилаза/оксигеназа) имеет двойственную функцию и может катализировать не только реакцию карбоксилирования цикла Кальвина: РБФ + $CO_2 \rightarrow 2\text{ФГК}$. Rubisco способна реагировать с O_2 , осуществляя оксигеназную реакцию, при этом образуется фосфогликолевая кислота:



Фосфогликолевая кислота через ряд превращений распадается с выделением CO_2 . Таким образом, при фотодыхании часть промежуточных продуктов фотосинтеза теряется за счет выделения CO_2 . Реакции окисления и карбоксилирования конкурируют друг с другом, а осуществление Rubisco карбоксилазной или оксигеназной функции зависит от содержания O_2 и CO_2 . Фотодыхание требует





повышенной концентрации O_2 . Между тем, как уже упоминалось, в хлоропластах клеток обкладки концентрация O_2 понижена, так как в них происходит только циклическое фосфорилирование, при котором вода не разлагается и O_2 не выделяется. Вместе с тем в клетках обкладки повышена концентрация CO_2 . Такие условия ингибируют процесс фотодыхания в клетках обкладки и поэтому растения C_4 -типа характеризуются очень низкой потерей CO_2 в результате фотодыхания.

Потери на фотодыхание у C_3 -растений особенно возрастают при повышении температуры и освещенности. В этой связи понятно, что растения C_4 — это, главным образом, южные и даже тропические, которые получают дополнительные преимущества в смысле продуктивности фотосинтеза. Оптимум температуры для фотосинтеза у C_3 -растений 20—25 °С, тогда как у растений C_4 30—45 °С.

Светонасыщение фотосинтеза C_4 -растений также происходит при более высоких значениях интенсивности света, чем у C_3 -растений. Так, у растений C_3 -пути интенсивность фотосинтеза перестает увеличиваться при 50% от полного солнечного освещения, в то время как у C_4 -форм этого не происходит. Такие особенности C_4 -растений объясняют высокую интенсивность фотосинтеза при повышенных температуре и освещенности. Характерным признаком растений C_4 -пути является, наконец, то, что образование продуктов цикла Кальвина происходит в хлоропластах, расположенных непосредственно около проводящих пучков. Это благоприятствует оттоку ассимилятов и, как следствие, повышает интенсивность фотосинтеза. Различия между C_3 - и C_4 -растениями можно продемонстрировать, поместив их рядом в одной камере (например, кукурузу и бобы) при высокой температуре и освещенности. Окажется, что CO_2 , выделяясь в процессе дыхания, постепенно переходит к кукурузе и соответственно изменяет темпы ее роста. Кукуруза как бы «съедает» растения бобов.

Показано, что C_3 -растения ассимилируют CO_2 на полном солнечном свете со скоростью 1—50 мг/дм²·ч, а C_4 -растения — со скоростью 40—80 мг/дм²·ч. Кукуруза, сорго, просо, сахарный тростник являются одними из наиболее продуктивных культур. Так, интенсивность фотосинтеза у кукурузы 85 мг CO_2 /дм²·ч, сорго — 55 мг CO_2 /дм²·ч, тогда как у пшеницы всего 31 мг CO_2 /дм²·ч. Высокая потенциальная продуктивность C_4 -растений наиболее полно реализуется при полном солнечном освещении и высокой температуре.

Важной физиологической особенностью C_4 -растений является их высокая засухо- и термоустойчивость. По мнению ряда исследователей возникновению C_4 -пути фотосинтеза способствовали засушливые условия окружающей среды. Уже отмечалось, что пространственное разделение процессов позволяет растениям с C_4 -путем фотосинтеза осуществлять фиксацию углекислоты даже при относительно закрытых устьицах, поскольку хлоропласты клеток обкладки используют CO_2 , накопленный в виде доноров CO_2 (малат или аспартат). Известно, что закрывание устьиц на наиболее жаркое время дня сокращает потери воды



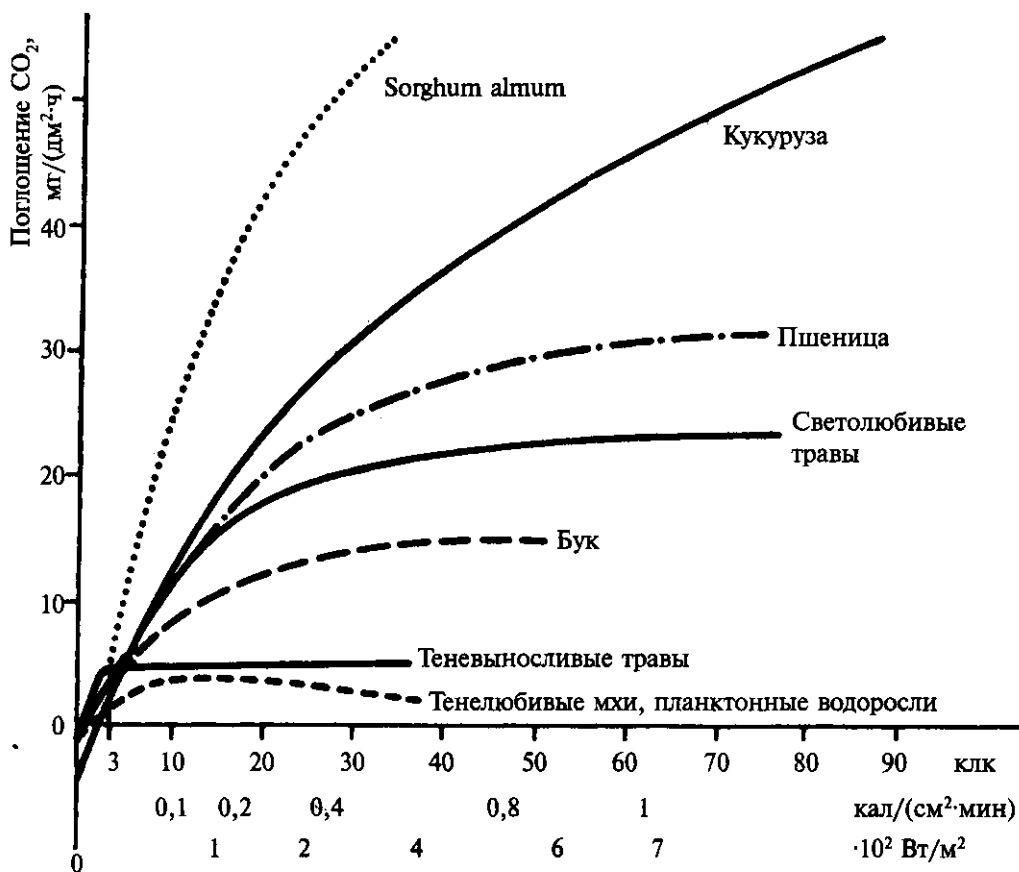


устийц). Вместе с тем листья светолюбивых растений, а также верхние ярусы листьев, характеризуются большей толщиной, с сильно развитой палисадной паренхимой. В некоторых случаях палисадная паренхима располагается не только с верхней, но и с нижней стороны листа. Листья теневыносливых растений, как правило, имеют более крупные хлоропласты, с большим содержанием пигментов и несколько иным их соотношением. Уже отмечалось, что теневыносливые растения имеют больший размер светособирающего комплекса. Хлоропласты этих растений содержат относительно больше хлорофилла и ксантофилла по сравнению со светолюбивыми. Эти особенности в содержании состава пигментов позволяют листьям теневыносливых растений поглощать и использовать малые количества света, а также участки солнечного спектра, уже прошедшие через листья светолюбивых растений.

Важной особенностью, определяющей возможность растений произрастать при большей или меньшей освещенности, является положение компенсационной точки. Под **компенсационной точкой** понимается та освещенность, при которой процессы фотосинтеза и дыхания уравниваются друг друга. Иначе говоря, это та освещенность, при которой растение за единицу времени образует в процессе фотосинтеза столько органического вещества, сколько оно тратит в процессе дыхания. Естественно, что рост зеленого растения может идти только при освещенности выше компенсационной точки. Чем ниже интенсивность дыхания, тем ниже компенсационная точка и тем при меньшей освещенности растения растут. Теневыносливые растения характеризуются более низкой интенсивностью дыхания, а соответственно и компенсационной точкой, что позволяет расти при меньшей освещенности. Компенсационная точка заметно растет с повышением температуры, так как повышение температуры сильнее увеличивает дыхание по сравнению с фотосинтезом. Именно поэтому при пониженной освещенности (например, в оранжереях зимой) необходима умеренная положительная температура; повышение температуры в этих условиях может снизить темпы роста растений. У ряда светолюбивых растений, таких, как кукуруза, просо, сорго, интенсивность фотосинтеза непрерывно возрастает и световое насыщение (выход на плато) не достигается даже при самой высокой освещенности. Для растений менее светолюбивых увеличение интенсивности освещения свыше 50% от полного солнечного освещения оказывается уже излишним. Для растений теневыносливых и особенно тенелюбивых (мхи, водоросли) выход на плато фотосинтеза происходит уже при 0,5—1% от полного дневного света (*рис. 60*).

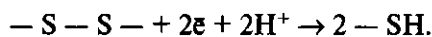
3. Наконец, обсуждая вопрос об использовании света растениями, необходимо также подчеркнуть, что конечный выход продуктов фотосинтеза зависит от скорости не столько световых, сколько темновых реакций. В настоящее время показано, что свет оказывает стимулирующее влияние на работу ряда ферментов (Rubisco, АТФ-синтаза и др.). Активация этих ферментов под действием света





■ рис. 60
Световое насыщение (выход на плато) светолюбивых, теневыносливых и тенелюбивых растений

связана с работой специального белка— *тиоредоксина*, содержащего тиоловые группы и способного к окислительно-восстановительным превращениям:



В хлоропластах тиоредоксин восстанавливается, принимая электроны от восстановленных молекул ферредоксина. Восстановленный тиоредоксин окисляется, отдавая, в свою очередь, электроны молекуле фермента. Таким образом,





при переходе от темноты к свету, когда в хлоропластах начинает работать цепь переноса электронов, и образуются восстановленные молекулы ферредоксина, происходит активация Rubisco: ферредоксин — тиоредоксин — Rubisco.

Однако в основном с увеличением интенсивности освещения возрастает скорость световых реакций, и темновые реакции не успевают за ними. В этой связи снова необходимо обратить внимание на то, что темновые реакции пути C_4 при высокой освещенности идут быстрее и меньше лимитируют использование продуктов световой фазы и, следовательно, общую интенсивность фотосинтеза. Возможно, это связано с тем, что активность фермента ФЕП-карбоксилазы более резко стимулируется светом по сравнению с Rubisco.

■ Коэффициент использования солнечной энергии

Показателем эффективности использования солнечной радиации растениями является коэффициент полезного действия (КПД). КПД — это отношение количества энергии, запасенной в продуктах фотосинтеза или образовавшейся в фитомассе урожая, к количеству поглощенной радиации:

$$\text{КПД} = \frac{g \cdot y \cdot 100}{\sum Q_{\phi}}$$

где g — калорийность растений (ккал/г); y — биологический урожай общей сухой фитомассы (г/см²); $\sum Q_{\phi}$ — сумма ФАР за вегетационный период (ккал/см²).

Под ФАР (фотосинтетически активной радиацией) понимается участок солнечного спектра, поглощаемый пигментами зеленого листа (380—740 нм). КПД выражается либо по отношению к падающей, либо по отношению к поглощенной растениями ФАР. Если рассматривать планету Земля в целом, то КПД падающей ФАР составляет около 0,2%. Следовательно, КПД фотосинтеза в естественных условиях ничтожно мал. Для разных растений и в разных условиях выращивания КПД поглощенной ФАР составляет следующие величины: кукуруза 2,5—5,7, ячмень 2,6—4,0, рис 2,5—4,4, озимая пшеница 1,1—6,3 (Х.Г. Туминг). Задача повышения КПД использования солнечной энергии является одной из важнейших в физиологии, а также в селекции сельскохозяйственных растений.

■ Влияние температуры

Влияние температуры на фотосинтез находится в зависимости от интенсивности освещения. При низкой освещенности фотосинтез от температуры не зависит ($Q_{10} = 1$). Следовательно, при низком уровне освещенности фотосинтез идет с одинаковой скоростью при 15° и 25°С. Это связано с тем, что при низкой освещенности интенсивность фотосинтеза лимитируется скоростью световых реакций. Напротив, при высокой освещенности скорость фотосинтеза определяется





протеканием темновых реакций. В этом случае влияние температуры проявляется очень отчетливо и температурный коэффициент Q_{10} может быть около двух. Так, для подсолнечника повышение температуры в интервале от 9 до 19°C увеличивает интенсивность фотосинтеза в 2,5 раза. Температурные пределы, в которых возможно осуществление процессов фотосинтеза, различны для разных растений.

Понижение температуры влияет на фотосинтез прямо, уменьшая активность ферментов, участвующих в темновых реакциях, и косвенно, благодаря повреждению органелл. Минимальная температура для фотосинтеза растений средней полосы около 0°C, для тропических растений 5—10°C. Имеются данные, что ранневесенние и высокогорные растения могут осуществлять фотосинтез и при температуре ниже 0°C. Лишайники могут ассимилировать CO_2 при температуре -25°C. Оптимальная температура фотосинтеза для большинства растений средней полосы составляет примерно 20—25°C. При этом для растений, ведущих фотосинтез по C_4 -пути, оптимальная температура более высокая (35—45°C и выше), для цианобактерий оптимум температуры фотосинтеза значительно выше. При температуре выше оптимальной интенсивность фотосинтеза резко падает. Это связано с тем, что зависимость процесса фотосинтеза от температуры представляет собой равнодействующую противоположных процессов. Так, повышение температуры увеличивает скорость темновых реакций фотосинтеза. Одновременно при температуре 25—30°C происходит процесс инактивации хлоропластов. Повышение температуры может вызвать также закрытие устьичных щелей. Наконец, как уже говорилось, повышение температуры увеличивает интенсивность дыхания, и в этой связи видимый фотосинтез (разность между фотосинтезом и дыханием) уменьшается. Понижение температуры также снижает фотосинтез, поскольку тормозится активность ферментов, уменьшается скорость диффузионных процессов, а также отток ассимилятов.

■ Влияние содержания CO_2 в воздухе

Источником углерода для процесса фотосинтеза является углекислый газ. Попытки заменить углекислый газ угарным (CO) не увенчались успехом. В основном в процессе фотосинтеза используется CO_2 атмосферы. Правда, имеются данные, что частично CO_2 может поступать в растения через корневую систему из почвы (А.Л. Курсанов). Однако этот источник имеет сравнительно малое значение.

Содержание CO_2 в воздухе составляет всего 0,03%. Разные растения неодинаково используют одни и те же концентрации CO_2 . Растения, у которых фотосинтез идет по C_4 -пути (кукуруза, просо, сорго и др.), обладают более высокой способностью к связыванию CO_2 благодаря высокой активности фермента ФЕП-карбоксилазы. Процесс фотосинтеза может осуществляться при содержании CO_2 для C_3 -растений не менее 0,005, а для C_4 — не менее 0,0005%.

Повышение содержания CO_2 до 1,5% вызывает прямо пропорциональное возрастание интенсивности фотосинтеза у зерновых культур. Для других растений





такое увеличение интенсивности фотосинтеза идет до 0,1%. При увеличении содержания CO_2 до 15–20% процесс фотосинтеза выходит на плато, затем наступает депрессия фотосинтеза. Есть растения, более чувствительные к повышению концентрации CO_2 , у которых торможение фотосинтеза начинает проявляться уже при содержании CO_2 , равном 1%. Повышение концентрации CO_2 оказывает ингибирующее влияние в силу разных причин. Увеличение содержания CO_2 вызывает закрытие устьиц. Высокие концентрации CO_2 сказываются особенно неблагоприятно при высокой освещенности. Это заставляет полагать, что CO_2 в определенных концентрациях ингибирует отдельные ферментативные реакции цикла Кальвина. В естественных условиях содержание CO_2 настолько мало, что может ограничивать возрастание процесса фотосинтеза. Особенно резко это проявляется при достаточно высокой интенсивности света, когда лимитирующими являются темновые реакции. Надо учесть, что в дневные часы содержание CO_2 в воздухе вокруг растений понижается. Так, над полем кукурузы содержание CO_2 днем снижается в 3 раза (до 0,01%). Это происходит несмотря на пополнение CO_2 за счет перемещения слоев атмосферы и выделения CO_2 в процессе дыхания (главным образом, почвенной микрофлорой).

В связи со сказанным увеличение содержания CO_2 в воздухе является одним из важных способов повышения интенсивности фотосинтеза и, как следствие, накопления сухого вещества растением. Однако в полевых условиях регулирование содержания CO_2 затруднено. Частично это может быть достигнуто с помощью усиления выделения CO_2 почвой при внесении органических удобрений. Легче достигается повышение содержания CO_2 в закрытом грунте. В этом случае подкормки CO_2 дают хорошие результаты.

■ Влияние снабжения водой

Вода является непосредственным участником процесса фотосинтеза. Однако количество воды, необходимое для образования углеводов, ничтожно мало по сравнению с общим содержанием воды, необходимым для поддержания клетки в тургорном состоянии. Вместе с тем при полной насыщенности водой клеток листа фотосинтез снижается. Частично это может быть связано с тем, что при полном насыщении клеток мезофилла замыкающие устьичные клетки оказываются несколько сдавленными, устьичные щели не могут открыться (гидропассивные движения). Однако дело не только в этом. Небольшое обезвоживание листьев сказывается благоприятно на процессе фотосинтеза и вне зависимости от степени открытия устьиц. Так, погружение листьев в раствор маннита в концентрации 0,2–0,4 М вызывает водный дефицит, равный 15–20%, и некоторое возрастание интенсивности фотосинтеза. Таким образом, небольшой водный дефицит (5–15%) в клетках листьев оказывает благоприятное влияние на интенсивность фотосинтеза (В.А. Бриллиант). По-видимому, в процессе эволюции выработаны приспособления работы ферментов к небольшому водному





дефициту. Действительно, небольшой водный дефицит активизирует ряд ферментов (Н.М. Сисакян).

Увеличение водного дефицита свыше 15—20% приводит к уже заметному снижению интенсивности фотосинтеза. Это связано в первую очередь с закрытием устьиц (гидроактивные движения), что резко уменьшает диффузию CO_2 в лист. Кроме того, это вызывает сокращение транспирации, и, как следствие, возрастает температура листьев. Между тем повышение температуры выше 30°C вызывает снижение фотосинтеза. Наконец, обезвоживание оказывает влияние на конформацию, а следовательно, и активность ферментов, принимающих участие в темновой фазе фотосинтеза, повреждает структуру тилакоидов. При обезвоживании также замедляется процесс фотофосфорилирования (И.А. Тарчевский). Длительное обезвоживание растений может привести к тому, что интенсивность фотосинтеза не восстанавливается после улучшения снабжения водой.

■ Снабжение кислородом и интенсивность фотосинтеза

Несмотря на то, что кислород является одним из продуктов процесса фотосинтеза, в условиях полного анаэробноз процесс фотосинтеза останавливается. Можно полагать, что влияние анаэробноз косвенное, связано с торможением процесса дыхания и накоплением продуктов неполного окисления, в частности органических кислот, в связи с чем резко снижается значение рН. Это предположение подтверждается тем, что вредное влияние анаэробноз сказывается более резко в кислой среде. Повышение концентрации кислорода (до 25%) также тормозит фотосинтез (эффект Варбурга).

Тормозящее влияние высоких концентраций кислорода на фотосинтез проявляется особенно резко при повышенной интенсивности света. Эти наблюдения заставили обратить внимание на особенности процесса дыхания в присутствии света (фотодыхание — см. с. 177). В осуществлении этого процесса принимают участие не только хлоропласты и митохондрии, но и особые органеллы — пероксисомы.

Как уже упоминалось, РБФ-карбоксилаза/оксигеназа может присоединить к РБФ не только CO_2 , но и O_2 . При естественной концентрации газов в атмосфере доля фотодыхания составляет 25—30%, поскольку способность связывать CO_2 у фермента выше по сравнению с кислородом. При уменьшении концентрации CO_2 и увеличении O_2 доля фотодыхания возрастает. При отсутствии CO_2 фотодыхание превышает фотосинтез. Химизм этого процесса отличен от обычного темнового дыхания. В результате присоединения кислорода РБФ распадается на одну молекулу ФГК и одну молекулу фосфогликолевой кислоты (фосфогликолат). Фосфогликолевая кислота путем дефосфорилирования превращается в гликолевую кислоту (гликолат). Образование гликолевой кислоты происходит в хлоропластах, однако она там не накапливается, а транспортируется в пероксисомы (рис. 61). В пероксисомах происходит превращение гликолевой кислоты



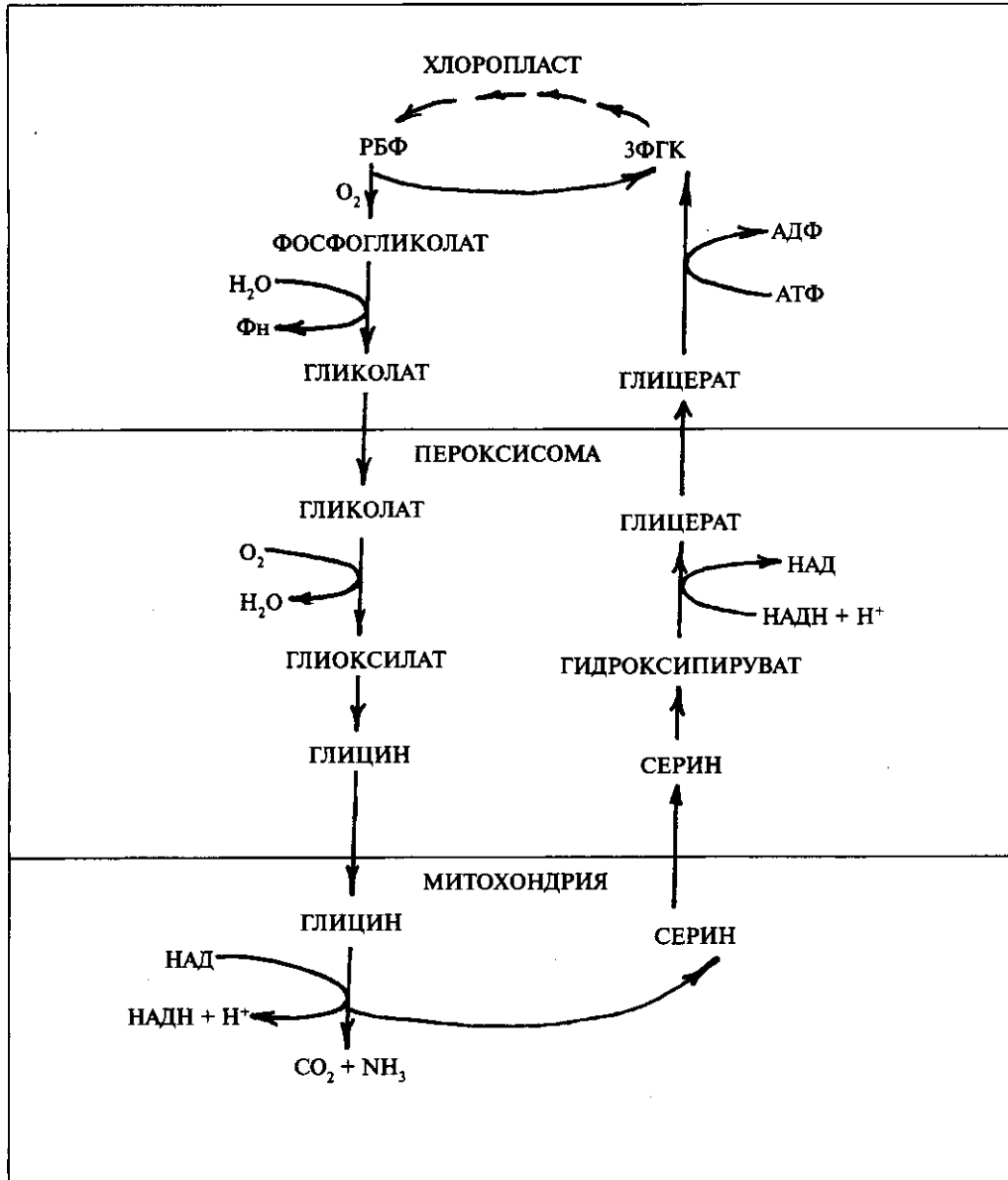


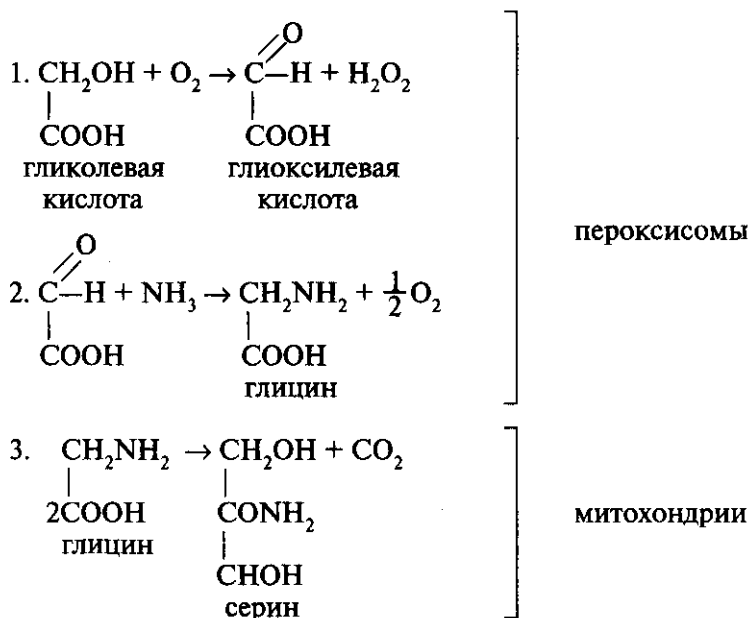
рис. 61

Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты





в глиоксилевую кислоту (глиоксилат). Образующаяся при этом перекись водорода расщепляется содержащейся в пероксисомах каталазой. Глиоксилевая кислота, в свою очередь, подвергается аминированию с образованием аминокислоты глицина. Глицин поступает в третий тип органелл — митохондрии, где 2 молекулы глицина образуют молекулу аминокислоты — серина и при этом выделяется CO_2 :



Не всегда гликолатный путь завершается в митохондриях. В некоторых случаях может замыкаться цикл. При этом серин поступает в пероксисому, где дезаминируется (отщепляется аминогруппа) с образованием гидроксипировиноградной кислоты (гидроксипируват). Гидроксипируват восстанавливается до глицерата, который в хлоропластах фосфорилируется с образованием 3-ФГК. Фосфоглицериновая кислота включается в цикл Кальвина.

Важно заметить, что при фотодыхании накопления энергии в АТФ не происходит. Выделение CO_2 при фотодыхании C_3 -растений может достигать 50% от всего CO_2 , усвоенного в процессе фотосинтеза. Это особенно проявляется в условиях повышенного содержания O_2 , так как O_2 и CO_2 конкурируют за присоединение к РБФ. В связи с этим уменьшение интенсивности фотодыхания должно привести к повышению продуктивности растений. Так, мутантные формы табака, не обладающие способностью к образованию гликолевой кислоты, отличаются повышенным накоплением сухой массы. Имеются данные, что некоторое



уменьшение содержания кислорода в атмосфере сказывается благоприятно на темпах накопления сухого вещества проростками. У кукурузы и других растений, осуществляющих фотосинтез по C_4 -пути, потери на фотодыхание минимальны. Не исключено, что такой тип обмена способствует большей продуктивности этих растений. Вместе с тем нельзя исключить, что процесс фотодыхания имеет определенное биологическое значение, в частности он способствует образованию аминокислот.

В настоящее время роль фотодыхания активно обсуждается. Существует мнение, что осуществление фотодыхания позволяет предотвратить деструкцию фотосинтетического аппарата, которая может происходить в отсутствие углекислого газа при невостробованности продуктов световой фазы. Реакции превращения гликолата позволяют обойти реакцию карбоксилирования в цикле Кальвина, при этом цикл может функционировать без поглощения CO_2 . Кроме того, фотодыхание усиливается, когда образуется много углеводов продуктов фотосинтеза, а их экспорт из листа к потребляющим органам затруднен. В этих условиях образуются аминокислоты, которые расходуются на синтетические процессы. Существует и такое мнение, что фотодыхание является формой приспособления растений к современному содержанию CO_2 и O_2 в атмосфере. Дело в том, что концентрация O_2 превышает потребности растений для обеспечения темного дыхания. Поэтому использование кислорода в процессе фотодыхания защищает растения от тормозящего влияния O_2 на физиологические процессы клетки и целостность органелл.

■ Влияние минерального питания

Естественно, что исключение любого элемента минерального питания скажется на интенсивности фотосинтеза. Однако ряд элементов играет важную специфическую роль. Очень велико значение **фосфора** для фотосинтеза. На всех этапах фотосинтеза принимают участие фосфорилированные соединения. Энергия света аккумулируется в фосфорных связях. При дефиците фосфора нарушаются фотохимические и темновые реакции фотосинтеза. Процессы фотофосфорилирования требуют также обязательного присутствия **магния**. Имеются данные, что при недостатке **калия** интенсивность фотосинтеза снижается уже через короткие промежутки времени. Калий может влиять на фотосинтез косвенно, через повышение оводненности цитоплазмы, ускорение оттока ассимилятов из листьев, увеличение степени открытия устьиц. Имеет место и прямое влияние калия, поскольку он активизирует процессы фосфорилирования. При изучении фотосинтеза штамма хлореллы, который может расти как в темноте за счет готового органического вещества, так и на свету, было показано, что **марганец** необходим только в последнем случае. Отсутствие марганца резко угнетает реакцию Хилла и процесс нециклического фотофосфорилирования. Все это доказывает, что роль марганца определяется его участием в реакциях





фотоокисления воды. Имеются данные, показывающие необходимость хлора для фоторазложения воды. В процессе фотосинтеза участвуют многочисленные белки-ферменты. В этой связи понятно большое значение уровня азотного питания. Показано, что внесение азотных удобрений вызывает повышение фотосинтетической деятельности растений. Многие соединения, функционирующие как переносчики, содержат железо (цитохромы, ферредоксин) или медь (пластоцианин). Естественно, что при недостатке этих элементов интенсивность фотосинтеза понижается.

■ ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЦЕСС ФОТОСИНТЕЗА

Как рассматривалось выше, процесс фотосинтеза осуществляется в полуавтономных органеллах — хлоропластах. Однако он тесно связан и в определенной степени контролируется другими процессами, происходящими не только в клетке, но и в организме в целом.

■ Влияние оттока ассимилятов

Фотосинтез поставляет растению первичные органические соединения и таким образом влияет на накопление массы растения. Однако, в свою очередь, темпы роста и развития определяют интенсивность использования продуктов фотосинтеза и тем самым оказывают влияние на скорость этого процесса. Важнейшим фактором, определяющим интенсивность процесса фотосинтеза, являются донорно-акцепторные отношения (А.Т. Мокроносов). При этом донорами веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, являются листья, а акцепторами в основном — различные нефотосинтезирующие клетки и органы растения. Донорно-акцепторные отношения могут складываться по-разному и зависят от темпов роста и этапов развития растений. Многочисленные исследования показали, что величина «запроса», или аттрагирующая (притягивающая) способность потребления органов растения, во многом определяет интенсивность фотосинтеза листьев. Иначе говоря, имеется определенная зависимость между скоростью оттока ассимилятов из листа и интенсивностью их образования в процессе фотосинтеза (А.Л. Курсанов, А.Т. Мокроносов). В исследованиях А.Л. Курсанова было показано, что депрессия фотосинтеза часто связана с нарушением оттока ассимилятов. Так, при нарушении процесса оттока ассимилятов к плоду путем кольцевания фотосинтез листа резко тормозится. Известно, что зеленые створки плодов гороха обладают способностью к фотосинтезу. Оказалось, что можно заметно усилить их фотосинтез, если ослабить приток к ним ассимилятов из листьев. Влияние скорости оттока ассимилятов на процесс фотосинтеза связано, по-видимому, с различными причинами. Прежде всего показано, что накопление в хлоропласте или в околопластидном пространстве метаболитов — продуктов





фотосинтеза, происходящее в результате нарушения процессов оттока, приводит к торможению работы ряда ферментов. Так, накопление фруктозо-1,6-дифосфата тормозит работу РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. Накопление яблочной кислоты ингибирует активность ключевого фермента C_4 -пути фотосинтеза — ФЕП-карбоксилазы. Обширные данные получены по влиянию глюкозы. Оказалось, что накопление глюкозы ингибирует синтез белков хлоропластов, как структурных, так и ферментативных, на уровне процесса транскрипции РНК на хлоропластной ДНК. Как следствие проявляется резкое репрессирующее действие накопления глюкозы на все функции хлоропластов (В.Е. Семененко). Как уже упоминалось, основным свободным сахаром, образующимся при фотосинтезе, является сахароза. Однако в литературе не имеется прямых доказательств ингибирующего влияния накопления этого углевода на процесс фотосинтеза. Возможно, это связано с тем, что синтез сахарозы происходит уже в цитоплазме за счет поступающих из хлоропластов триозофосфатов.

Многие растения в процессе фотосинтеза накапливают крахмал. Исследования показали, что, в отличие от сахарозы, крахмал накапливается непосредственно в хлоропластах. Количество крахмала может составлять от 20 до 52% от сухой массы хлоропластов. Крахмал может настолько переполнять клетки, что создаются механические препятствия для его новообразования. Имеются также данные, что накопление крахмала ингибирует активность РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. Таким образом, при накоплении ассимилятов процесс фотосинтеза тормозится (метаболическая регуляция фотосинтеза). Вместе с тем отток и использование метаболитов, образовавшихся при фотосинтезе, зависят от ростовой функции растений. Следовательно, между фотосинтезом и ростовыми процессами существует не только прямая, но и обратная связь. В осуществлении этой связи большая роль принадлежит фитогормонам. Фитогормоны регулируют фотосинтез как косвенно, усиливая ростовые процессы, так и прямо, активируя реакции световой фазы фотосинтеза.

■ Влияние содержания хлорофилла

Интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением содержания хлорофилла. Однако прямой пропорциональности между этими двумя показателями нет. В 1918 г. Р. Вильштеттер и А. Штоль ввели понятие ассимиляционного числа. Это количество CO_2 в миллиграммах, усвоенное на единицу содержания хлорофилла в единицу времени. По данным В.Н. Любименко, с увеличением содержания хлорофилла ассимиляционные числа падают. Так, при увеличении содержания хлорофилла в 20 раз интенсивность фотосинтеза увеличивается всего в 2 раза. Соответственно ассимиляционное число падает в 10 раз. Интересно заметить, что величина ассимиляционных чисел зависит от интенсивности освещения. При низкой освещенности, когда лимитирующей является скорость световых реакций, увеличение содержания хлорофилла не сопровождается





падением ассимиляционного числа. При высокой освещенности повышение содержания хлорофилла приводит к заметному уменьшению ассимиляционного числа. Из этого следует, что содержание хлорофилла и интенсивность света можно рассматривать как единый фактор, определяющий поглощение света. При высокой интенсивности света даже сравнительно небольшое количество хлорофилла может поглощать его достаточно для достижения светового насыщения.

■ Влияние возраста листа

Наибольшая интенсивность характерна для почти сформировавшихся листьев. По мере дальнейшего увеличения возраста листьев (процесс старения) интенсивность фотосинтеза падает. На интенсивность фотосинтеза оказывает влияние возраст всего растения. У большинства однолетних растений интенсивность фотосинтеза возрастает в процессе онтогенеза и достигает максимума в фазы бутонизации и цветения. После цветения интенсивность фотосинтеза в листьях снижается. Показано, что на процесс фотосинтеза влияет не только календарный возраст листа, но и общий возраст всего растительного организма. Листья одинакового календарного возраста, но сформировавшиеся на более старом растении, имеют пониженную интенсивность фотосинтеза.

■ Влияние степени открытости устьиц

В том случае, если содержание воды поддерживается в листе на достаточно высоком уровне, увеличение ширины устьичных щелей, как правило, сопровождается увеличением поглощения CO_2 и повышением интенсивности фотосинтеза. При полном закрытии устьиц фотосинтез протекает, но в очень слабой степени.

■ ДНЕВНОЙ ХОД ФОТОСИНТЕЗА

В естественных условиях происходит сложное взаимодействие всех внешних и внутренних факторов. В силу этого суточный ход фотосинтеза неустойчив и подвержен значительным изменениям. При умеренной дневной температуре и достаточной влажности дневной ход фотосинтеза примерно соответствует изменению интенсивности солнечной инсоляции. Фотосинтез, начинаясь утром с восходом солнца, достигает максимума в полуденные часы, постепенно снижается к вечеру и прекращается с заходом солнца. При повышенной температуре и уменьшении влажности максимум фотосинтеза сдвигается на ранние часы. При еще большей напряженности метеорологических факторов кривая дневного хода фотосинтеза принимает двухвершинный характер. В этом случае в полуденные часы фотосинтез резко снижается. В засушливых районах (Средняя Азия) в полуденные часы возможно даже превышение интенсивности дыхания над интенсивностью фотосинтеза. Надо учесть при этом, что снижение содержания





воды в листьях и высокая температура задерживают отток ассимилятов, что, в свою очередь, вызывает депрессию фотосинтеза. В этих условиях выделение CO_2 превышает его использование в процессе фотосинтеза. В полярных условиях, несмотря на круглосуточное освещение, процесс фотосинтеза все же сохраняет определенный ритм, понижаясь в ночные часы суток.

■ ЗНАЧЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ. ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

Еще К.А. Тимирязев подчеркивал, что важнейшая задача физиологии растений — найти пути, чтобы «вырастить два колоса там, где растет один». Задача эта не только не потеряла значения, но стала еще более острой. Большая роль в выполнении этой задачи принадлежит управлению фотосинтетической деятельностью растений.

Фотосинтез является основным процессом, при котором образуется сухое вещество растений. Однако зависимость между фотосинтезом и общей продуктивностью растительного организма, а тем более урожаем, далеко не простая. Л.А. Ивановым было предложено следующее уравнение, характеризующее отношение между накоплением сухой массы растением (биологическим урожаем) и интенсивностью фотосинтеза: $M = a \cdot S \cdot T - b \cdot S_1 \cdot T_1$, где M — сухая масса растения; a — интенсивность фотосинтеза; S — фотосинтезирующая поверхность; T — время фотосинтеза; произведение $a \cdot S \cdot T$ — продуктивность фотосинтеза; b — интенсивность дыхания; S_1 — поверхность клеток, осуществляющих дыхание; T_1 — время дыхания. Надо учитывать при этом, что фотосинтез осуществляется лишь в зеленых клетках, тогда как процесс дыхания идет во всех клетках, без исключения. Время, в течение которого осуществляется фотосинтез, также меньше времени дыхания. В связи с этим, для того чтобы происходило накопление сухого вещества, интенсивность фотосинтеза должна примерно в 10 раз превышать интенсивность дыхания. Вопрос о связи между фотосинтезом и урожаем растений получил более подробное освещение в работах А.А. Ничипоровича. Согласно Ничипоровичу, биологический урожай ($Y_{\text{биол.}}$) равен сумме приростов сухой массы за каждые сутки вегетационного периода:

$$Y_{\text{биол.}} = C_1 + C_2 \dots + C_n,$$

где C — прирост сухой массы (в кг/га) за сутки, а n — число суток:

$$C = \frac{\Phi_{\text{CO}_2} \cdot K_{\text{ф}} \cdot L}{1000} \text{ г/м}^2 \text{ в сутки}$$

где Φ_{CO_2} — это интенсивность фотосинтеза в граммах CO_2 на 1 м^2 листовой поверхности за сутки; $K_{\text{ф}}$ — коэффициент, позволяющий перейти от количества



усвоенного CO_2 к величине накопленного сухого вещества; L — это площадь листьев.

$K_{\text{эф}}$ включает несколько составляющих. Для того чтобы перейти от массы усвоенного CO_2 к сухому веществу, необходимо ввести коэффициент 0,64 (1 г усвоенного CO_2 соответствует 0,64 г углеводов). Однако не все образовавшееся сухое вещество накапливается. Частично оно расходуется в процессе дыхания, теряется при опадении отдельных органов, а также при экзоосмосе. Эти потери составляют около 25—30%. Вместе с тем определенное количество веществ поступает через корневую систему (5—10% от общей массы растения). Если все это учесть, то $K_{\text{эф}}$ составит 0,50.

Следовательно, общее накопление сухой массы растений зависит от интенсивности фотосинтеза, коэффициента эффективности (куда входит трата на процесс дыхания), размера листовой поверхности и суммы дней вегетационного периода.

Размер листовой поверхности в посевах выражают величиной, получившей название листового индекса. *Листовой индекс* — это отношение суммарной поверхности листьев к площади почвы, занимаемой посевом. Если листовой индекс равен 3, значит, над гектаром посева площадь листьев равна 30 тыс. м^2 . Оптимальная площадь листьев различна для растений с разным расположением листьев. Чем более вертикально расположены листья, тем меньше они затеняют нижележащие и тем выше значение оптимальной площади листьев. Так, для клевера оптимальное значение листового индекса равно 3—4, а для пшеницы оно доходит до 7.

Как видно из приведенных уравнений, накопление сухой массы зависит не только от площади листьев, но и от интенсивности фотосинтеза. В этом отношении также имеются широкие возможности. Расчеты показывают, что интенсивность фотосинтеза может достигать $100 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$, тогда как наиболее часто встречающиеся значения этого показателя соответствуют величинам в $10\text{—}15 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$. Интенсификация работы листовой аппаратуры, в частности, может быть достигнута путем усиления нагрузки на единицу фотосинтетического аппарата за счет усиления роста потребляющих органов (А.Т. Мокронос).

Необходимо учесть, что в агрономической практике важен не столько биологический, сколько хозяйственный урожай. Хозяйственный урожай ($Y_{\text{хоз}}$) — это доля полезного продукта, ради которого возделывают данное растение (зерно, корнеплоды, волокно и т. д.). $Y_{\text{хоз}} = Y_{\text{биол}} \times K_{\text{хоз}}$. $K_{\text{хоз}}$ может колебаться в зависимости от растений примерно от 50% (сахарная свекла) до 1% (волокно хлопчатника). Для одного и того же растения $K_{\text{хоз}}$ также может значительно изменяться. Приведенные выкладки позволяют проанализировать зависимость урожайности растений от разных показателей. Как уже упоминалось, в большой степени биологический, а следовательно, и хозяйственный урожай зависят от площади листьев. При этом необходимо добиваться быстрого развития листовой



поверхности в начале вегетационного периода. Однако чрезмерное развитие листьев нежелательно. В этом случае листья затеняют друг друга, и их работоспособность уменьшается. Могут быть даже случаи, когда листья из снабжающих органов становятся потребляющими. Вместе с тем лист — это не только орган фотосинтеза, но и орган транспирации. Следовательно, чем больше площадь листьев, тем больше растение теряет воды в процессе испарения. Как мы видели выше, КПД фотосинтеза в естественных условиях ничтожно мал. Для его повышения очень важно уменьшение затрат солнечной энергии на процесс транспирации. В этой связи регуляция водного обмена растений путем сокращения транспирации, уменьшение транспирационного коэффициента очень важны. В частности, это может быть достигнуто улучшением условий корневого питания.

Важно также заметить, что за последнее время изменились наши представления о физиологической роли дыхания. Интенсификация дыхания во многих случаях имеет важное значение в продукционном процессе. Показано, что дыхание нельзя рассматривать только как трату органических веществ. В снабжении как энергетическими эквивалентами, так и различными метаболитами фотосинтез и дыхание часто заменяют друг друга (О.А. Семихатова). Наконец, для получения наибольшего хозяйственного урожая важное значение имеет повышение $K_{хоз}$, иначе говоря, увеличение доли полезного продукта в урожае. Это может быть достигнуто, прежде всего, путем изменения направления оттока ассимилятов из листьев и связанной с этим различной скоростью роста отдельных органов. В этом отношении существенную роль должно сыграть умелое применение регуляторов роста — фитогормонов. Важно также, чтобы в конце вегетационного периода питательные вещества были как можно полнее использованы на формирование хозяйственно ценных органов. В этой связи все приемы, которые усиливают отток ассимилятов и даже отмирание листьев в конце вегетационного периода, могут быть полезными.

Наконец, большую роль играет селекционный отбор растений. В настоящее время показана возможность отбора сортов сельскохозяйственных растений, характеризующихся более высокой интенсивностью как световых, так и темновых реакций.

Подводя итоги, можно сказать, что, отмечая важную роль фотосинтеза в продукционном процессе, необходимо учитывать его связь с процессами роста, развития, дыхания, водного и минерального питания.





Вопросы к главе III ■ ■ ■ ■

1. Что такое гетеротрофный и автотрофный тип питания? Какие источники энергии могут быть использованы для построения органического вещества гетеротрофами и автотрофами?
2. Каковы особенности поступления CO_2 из атмосферы к зеленым пластидам? Что способствует и что затрудняет этот процесс?
3. В чем сходство и различие химического состава, структуры и ультраструктуры митохондрий и хлоропластов? Что обозначают термины: ламеллы, тилакоиды, граны, строма? Как мембранная организация хлоропластов связана с их функциями?
4. Назовите известные вам типы пластид. Какова их взаимосвязь?
5. Как можно доказать, что существует цитоплазматическая пластидная наследственность?
6. Объясните, почему хлоропласты являются полуавтономными органеллами. Выделите сходные черты в организации генетического аппарата хлоропластов с бактериями и с эукариотами?
7. Что такое пигменты? Какова их физиологическая роль?
8. Какие химические компоненты входят в состав хлорофилла? Что представляет собой хромофорная группа хлорофилла, в чем ее особенности? С чем связана способность хлорофилла к обратимым окислительно-восстановительным реакциям?
9. Какие условия необходимы для разных этапов образования хлорофилла? Всегда ли для образования хлорофилла нужен свет?
10. Что такое спектр поглощения и спектр действия? Какое значение имеет для физиологов изучение этих показателей? В чем значение работ К.А. Тимирязева?
11. Какова физиологическая роль каротиноидов, фикобилинов? Что такое хроматическая адаптация?
12. Какова зависимость использования энергии в разных лучах спектра? Почему в процессе эволюции растение приобрело зеленый цвет?
13. Кратко охарактеризуйте основные этапы фотосинтеза. Какие существуют доказательства, что фотосинтез включает световые и темновые реакции?
14. Объясните, что такое синглетный и триплетный уровень возбуждения. Как они различаются по времени жизни, какое это имеет значение?
15. Что такое светособирающий комплекс (ССК), где локализован, какие пигменты в него входят? Каковы его функции и значение?





16. В чем состоит эффект «усиления» Эмерсона? Какой вывод следует из него?
17. Каким символом обозначается пигмент фотореакционного центра фотосистемы I и фотосистемы II? Почему фотореакционный центр должен поглощать более длинноволновые лучи по сравнению с пигментами ССК?
18. Из какого соединения выделяется кислород в процессе фотосинтеза? Какие эксперименты это доказали?
19. В чем сущность фотохимических реакций фотосинтеза? Чем отличается циклический и нециклический поток электронов? циклическое и нециклическое фотофосфорилирование? Каковы продукты этих реакций?
20. Опишите путь электрона при циклическом и нециклическом потоке электронов.
21. Что определяет расположение отдельных переносчиков в фотосинтетической электронтранспортной цепи? Какие переносчики в ней участвуют?
22. Каким образом, согласно хемиосмотической теории Митчелла, образуется электрохимический потенциал ионов водорода $\Delta\mu_{H^+}$ на мембранах тилакоидов? Какие две составляющие он имеет? Какова роль пластохинона в создании $\Delta\mu_{H^+}$?
23. Как осуществляется преобразование энергии, накопившейся на мембранах хлоропластов, в энергию АТФ? Каковы особенности фотосинтетического фосфорилирования? Охарактеризуйте строение и роль АТФ-синтазного комплекса.
24. Какова роль марганца в фотохимических реакциях? Почему при бактериальном фотосинтезе марганец не нужен?
25. Какие продукты световой фазы используются для осуществления темновых реакций? В чем их роль? В каких реакциях цикла Кальвина (C_3 -путь) они используются?
26. Назовите и охарактеризуйте основные фазы цикла Кальвина?
27. Какой фермент называют Rubisco? В чем двойственность его функций?
28. С чем связано название путей превращения углерода в процессе фотосинтеза: C_3 - и C_4 -путь? Перечислите их различия (акцепторы, промежуточные продукты, структурные отличия хлоропластов и др.).
29. Процессы присоединения CO_2 к акцепторам осуществляются двумя ферментами: РБФ-карбоксилазой/оксигеназой и ФЕП-карбоксилазой. В чем их различие? Где они локализованы?
30. Назовите растения с C_4 -типом фотосинтеза. Почему эти растения характеризуются большей продуктивностью, большей устойчивостью к засухе?





■ ■ ■ ■ *глава III.* ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ УГЛЕРОДОМ (ФОТОСИНТЕЗ)

31. Что такое фотодыхание? Каковы его основные особенности? С какими структурами оно связано?
32. Охарактеризуйте основные особенности САМ-пути фотосинтеза.
33. Какое количество световой энергии надо затратить на восстановление 1 моля CO_2 до уровня углеводов?
34. Приведите примеры взаимного влияния внешних факторов на интенсивность фотосинтеза.
35. Что такое компенсационная точка, как она меняется у светолюбивых и теневыносливых растений?
36. От каких параметров фотосинтетического процесса зависит продуктивность сельскохозяйственных растений?
37. Каковы пути увеличения КПД использования энергии света в процессе фотосинтеза?



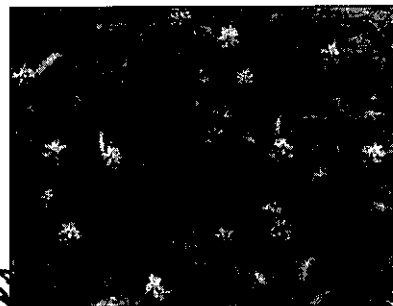
глава IV



КОРНЕВОЕ

ПИТАНИЕ

РАСТЕНИЙ





глава IV.....

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Анализ элементарного состава растений показывает, что они в среднем содержат С — 45%, О — 42%, Н — 6,5%, N — 1,5% на сухую массу. В процессе сжигания эти элементы окисляются и улетучиваются. Остается зола. Растения черпают углерод из CO_2 воздуха, кислород и водород из воды. Кислород также вовлекается в обмен в процессе дыхания. Азот и элементы, входящие в состав золы, поступают в растения через корневую систему из почвы в основном в виде минеральных соединений. Зеленые растения — автотрофы потому, что источником углерода у них является CO_2 и для построения органических веществ они используют другие элементы в форме минеральных соединений. Питание растений азотом и другими необходимыми элементами издавна привлекало внимание. Наши современные представления основаны на результатах, добытых усилиями многих ученых, в том числе таких крупных русских исследователей, как А.Т. Болотов, А.Н. Энгельгардт, Д.И. Менделеев, Д.Н. Прянишников, Д.А. Сабинин и др. Управление питанием растения через корневые системы с помощью внесения удобрений в почву значительно легче по сравнению с регулированием поступления CO_2 из воздуха. Именно поэтому ни в одном разделе физиология растений так тесно не соприкасается с земледелием, как в разделе корневого питания.

■ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ.....

Содержание золы в растениях колеблется в широких пределах, в зависимости от вида и органа растений. Так, например, в составе листьев картофеля 5—13% золы, свеклы — 11—15%, репы — 8—15%. В семенах содержание золы составляет в среднем около 3—5%, в корнях и стеблях — 4—5%, в листьях — 3—15%, меньше всего содержится золы в мертвых клетках древесины (0,4—1%). Уже эти цифры показывают, что зольные элементы сосредоточены в тех органах и клетках, уровень жизнедеятельности которых достаточно высок. Большое значение имеют и условия выращивания. Как правило, чем богаче почва и суше климат, тем выше содержание золы в растении.

Состав золы разнообразен. Анализы показывают, что почти нет элементов, даже из числа самых редких, включая золото, ртуть, уран, которые не были бы найдены в золе того или иного растения. Многие элементы, рассеянные в земной коре, накапливаются в растениях в значительном количестве. Это позволило В.И. Вернадскому указать на значительную роль живых организмов в общем круговороте веществ и, в частности, в круговороте редких элементов.





■ ЭЛЕМЕНТЫ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Необходимыми считаются элементы, без которых организм не может завершить свой жизненный цикл. Они должны оказывать прямое влияние на организм и быть незаменимыми. Для того чтобы установить, является ли данный элемент необходимым, нужно выращивать растения на какой-либо среде известного состава. В 1860 г. Ю. Сакс и И. Кноп, выращивая растения в сосудах на водном растворе минеральных солей, установили, что для жизнедеятельности растения, кроме С, О, Н, необходимы следующие 7 элементов: N, P, S (неметаллы), K, Ca, Mg, Fe (металлы). Если полностью исключить какой-либо из этих элементов, то при выращивании в водных культурах нормальных растений получить не удастся. На основании исследований Кноп предложил питательную смесь для выращивания растений в водных культурах. После этого разные авторы неоднократно видоизменяли питательные смеси, но все они должны удовлетворять следующим требованиям: 1) содержать все основные питательные элементы в доступной для растений форме; 2) иметь близкий к нейтральному рН, который не должен сильно сдвигаться при выращивании растений; 3) общая концентрация солей не должна превышать определенный уровень.

Ю. Сакс и И. Кноп развили применение вегетационного метода, впервые предложенного французским ученым Ж. Буссенго (1837). При вегетационном методе растения выращивают в специальных сосудах, заполненных водой, песком или почвой. Соответственно различают водные, песчаные или почвенные культуры. В зависимости от задач исследования в сосуды вносят определенную питательную смесь.

Вегетационный метод исследования широко используется в физиологических и агрохимических экспериментах. Сосуды обычно ставят на специальные вагонетки, которые помещают в вегетационный домик, имеющий застекленную и незастекленную часть. Вегетационный домик служит для растений укрытием и защищает от дождя, ветра и небольших заморозков. В последнее время распространение получили лаборатории искусственного климата, где растения выращивают в контролируемых условиях влажности, температуры и освещенности. Выращивание растений на водных питательных растворах в теплицах широко применяется в растениеводческой практике. Такой прием выращивания растений (главным образом овощных и декоративных культур) без почвы получил название «гидропоника». При этом в качестве субстрата используются гравий, керамзит и вермикулит. Из питательных смесей используется смесь Чеснокова и Базыриной: на 1000 л воды растворяют 200 г NH_4NO_3 , 500 г KNO_3 , 550 г суперфосфата, 300 г MgSO_4 , 6 г FeCl_3 , 0,72 г H_3BO_3 , 0,02 г CuSO_4 , 0,45 г MnSO_4 , 0,06 г ZnSO_4 . Данная среда имеет много преимуществ перед выращиванием в почве. Твердый субстрат имеет малую емкость поглощения питательных солей и служит хорошей твердой опорой для поддержания





растений в вертикальном положении, создает условия для дифференцированного питания растений в течение вегетационного периода путем смены питательных растворов, позволяет избежать накопления в почве вредных веществ и микроорганизмов. Все это позволяет получать значительно более высокие урожаи овощей при малых затратах.

Аналитические методы, применявшиеся Ю. Саксом и И. Кнопом (1859) не позволяли достаточно очистить воду и сосуды, в которых выращивались растения, поэтому элементы, необходимые растению в микроколичествах, в то время не были открыты. В начале XX в. при современных методах очистки воды и реактивов была показана необходимость для растений, кроме перечисленных выше, еще шести элементов: бора, марганца, цинка, меди, молибдена и хлора. Предполагают, что для нормального роста некоторых растений необходимы и такие элементы, как кобальт, натрий и др. Все необходимые элементы корневого питания подчиняются основным правилам, сформулированным еще Ю. Либихом: 1) все перечисленные элементы равнозначны и полное исключение любого из них приводит растение к гибели; 2) ни один из перечисленных элементов не может быть заменен другим, даже близким по химическим свойствам, т. е. каждый элемент имеет свое специфическое физиологическое значение.

Все необходимые для жизни растений элементы в зависимости от их количественного содержания в растении принято разделять на макроэлементы (содержание более 0,01%) — к ним относят N, P, S, K, Ca, Mg, Fe и микроэлементы (содержание менее 0,01%) — к ним относят Mn, Cu, Zn, B, Mo, Cl. Однако это деление довольно условно. Растения отдельных видов специфически аккумулируют микроэлементы в масштабах, сравнимых с накоплением в тканях макроэлементов. В частности, растения-галлофиты отличаются избыточным концентрированием хлора, а также брома и натрия. Некоторые растения аккумулируют медь, никель, цинк, свинец, кадмий (поэтому их называют *металлофиты*).

Иногда выделяют еще одну группу питательных элементов, называемых *полезными*. К ней относят элементы, которые необходимы только в определенных условиях или для некоторых видов растений. В настоящее время полезными для растений элементами считают натрий, кремний, кобальт, селен, алюминий.

В литературе можно встретить и другие варианты классификации химических элементов. Например, одна из них, разработанная К. Менгелем (1987), основана на учете физиологических функций элементов и формы поглощения растением (табл. 7).

■ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

В растительном организме все процессы тесно взаимосвязаны. Исключение из питательной среды какого-либо необходимого элемента быстро вызывает изменение во многих, если не во всех, процессах метаболизма. В связи с этим





выделить первичный эффект бывает чрезвычайно трудно. Сказанное относится в первую очередь к тем питательным элементам, которые не входят в состав определенных органических веществ, а играют скорее регуляторную или какую-то иную роль.

Таблица 7

Классификация химических элементов (по К. Менгелю)

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

В общем виде можно сказать, что питательные элементы имеют следующее значение: 1) входят в состав биологически важных органических веществ; 2) участвуют в создании определенной ионной концентрации, стабилизации макромолекул и коллоидных частиц (электрохимическая роль); 3) участвуют в каталитических реакциях, входя в состав или активируя отдельные ферменты.

Во многих случаях один и тот же элемент может играть разную роль. Некоторые элементы выполняют все три функции.

■ Макроэлементы

Остановимся сначала на физиологической роли неметаллов — фосфора и серы. Роль азота будет рассмотрена в специальной главе.





Фосфор. Содержание фосфора в растениях составляет около 0,2% на сухую массу. Фосфор поступает в корневую систему и функционирует в растении в виде окисленных соединений, главным образом остатков ортофосфорной кислоты ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}).

Физиологическое значение фосфора определяется тем, что он входит в состав ряда органических соединений, таких, как нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК), нуклеотиды (АТФ, НАД, НАДФ), нуклеопротеиды, витамины и многих других, играющих центральную роль в обмене веществ. Фосфолипиды являются компонентами биологических мембран, причем именно присутствие фосфата в их структуре обеспечивает гидрофильность, остальная часть молекулы липофильна. Многие витамины и их производные, содержащие фосфор, являются коферментами и принимают непосредственное участие в каталитических реакциях, ускоряющих течение важнейших процессов обмена (фотосинтез, дыхание и др.). Фосфор содержится в составе такого органического соединения как фитин (Са—Mg соль инозитфосфорной кислоты), который является основной запасной формой фосфора в растении. Особенно много фитина в семенах (до 1—2 % сухой массы).

При всех превращениях в растительном организме фосфор сохраняет степень окисленности. На самом деле, все превращения сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты (фосфорилирование и трансфосфорилирование). *Фосфорилирование* — это присоединение остатка фосфорной кислоты к органическому соединению с образованием эфирной связи, например взаимодействие фосфорной кислоты с карбонильной, карбоксильной или спиртовой группировками. Фосфорилирование белков осуществляется ферментами протеинкиназами и контролирует протекание обменных реакций в организме, включая синтез белка и РНК, регуляцию активности ферментов, и лежит в основе работы сигнальных цепей. Фосфорилироваться могут и другие соединения. Например, при фосфорилировании сахаров образуются сахарофосфаты — эфиры сахаров и фосфорной кислоты. Эти соединения, более лабильные и реакционноспособные, чем свободные сахара, играют существенную роль при дыхании, взаимных превращениях углеводов, их синтезе. Трансфосфорилирование — это процесс, при котором остаток фосфорной кислоты, включенный в состав одного органического вещества, переносится на другое органическое вещество. Ряд важнейших в биологическом отношении фосфорных соединений содержит несколько остатков фосфорной кислоты.

Для фосфора характерна способность к образованию связей с высоким энергетическим потенциалом (макроэргические связи). Такие связи нестабильны, это облегчает их обмен и позволяет использовать энергию на самые различные биохимические и физиологические процессы. Важным соединением, содержащим макроэргические фосфорные связи, является АТФ. Фосфорная кислота, поступая в живые клетки корня, быстро включается в состав нуклеотидов,





образуя АМФ и АДФ. Далее в процессе субстратного и окислительного фосфорилирования (анаэробная и аэробная фазы дыхания) образуется АТФ. По данным А.Л. Курсанова, уже через 30 с поступивший меченый фосфор (^{32}P) обнаруживается в АТФ. Образовавшаяся АТФ используется на активацию сахаров, аминокислот, синтез нуклеиновых кислот, белков и на другие процессы.

Недостаток фосфора влияет практически на все процессы жизнедеятельности растений. Для нормального протекания фотосинтеза, дыхания, роста требуется фосфор. В почве фосфор находится в малорастворимой форме, поэтому в обеспечении питания фосфором велика роль метаболизма корней. Поглощению фосфора способствует выделение корнями кислот, ферментов, углеводов веществ.

Сера содержится в растениях в количестве 0,17%. Однако в растениях семейства крестоцветных ее содержание гораздо выше. Поступает сера в растения в виде сульфат-иона SO_4^{2-} .

Сера входит в состав органических соединений, играющих важную роль в обмене веществ организма. Так, сера входит в состав трех аминокислот — цистина, цистеина и метионина. Почти все белки включают аминокислоты, содержащие серу, поэтому становится понятна роль серы в белковом обмене организма. Сера входит также в состав многих витаминов и многих коферментов, таких, как биотин, тиамин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота и др. В связи с этим сера принимает участие в многочисленных реакциях обмена (аэробная фаза дыхания, синтез жиров и др.). В составе коэнзима А (CoA-SH) сера участвует в образовании макроэргической связи с ацильными группами кислот. Ацетилкоэнзим А ($\text{CH}_3\text{CO-SCoA}$) играет роль в метаболизме углеводов, жирных кислот, аминокислот. Аденозилметионин используется при синтезе фитогормона этилена и лигнина.

Сульфгидрильные группировки (SH) и дисульфидные связи (S—S) играют большую роль, обеспечивая взаимодействие между ферментами и их простетическими группами, а также участвуя в создании определенной конфигурации белковых молекул. Так, SH-группы связывают белок с такими коферментами, как НАД или ФАД. Часто за счет дисульфидных связей сохраняется трехмерная структура белка, а следовательно, его активность. Соединения серы участвуют в поддержании уровня окислительно-восстановительного потенциала клетки. Это относится к системам цистеин — цистин и SH—глутатион \leftrightarrow S—S — глутатион. В составе белка тиоредоксина сера участвует в регуляции работы таких ферментов как Rubisco, АТФ-синтаза и др. (с. 184).

Сера входит в состав чесночных и горчичных масел. Именно с этим связан своеобразный вкус и запах некоторых растений семейства крестоцветные. Нельзя не отметить, что соединения серы, такие, как S-аденозилметионин, участвуют в образовании полиаминов, в частности спермидина. Согласно современным представлениям, полиамины играют большую и разностороннюю роль

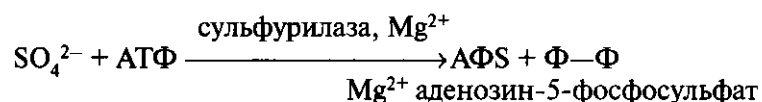




■ ■ ■ ■ глава IV. КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

в жизнедеятельности организмов. Полиамины благодаря наличию заряженных аминогрупп во многих реакциях могут заменять неорганические катионы.

Сера, поступая в растение в виде иона SO_4^{2-} , быстро переходит в органическую форму при участии АТФ и магния:



Такой активированный сульфат является короткоживущим соединением и через ряд этапов восстанавливается до цистеина при участии ферредоксина. Ферменты, участвующие в образовании цистеина, в частности сульфурилаза локализованы в цитозоле, пластидах и митохондриях. Из цистеина образуются цистин и метионин. Производным цистеина является глутатион, участвующий в передвижении серы по растению. Глутатион является сигналом для поступления иона SO_4^{2-} через корни. В восстановленной форме сера включается в аминокислоты. Восстановленная сера в растении может подвергаться снова окислению. Окисленная форма SO_4^{2-} неактивна. Показано, что в молодых органах сера находится главным образом в восстановленной форме, а старых — в окисленной.

К числу необходимых растению металлов относят как макроэлементы К, Са, Mg, Fe, так и микроэлементы Cu, Zn, Mn и др. Участие в каталитических реакциях характерно, главным образом, для металлов. Металлы могут осуществлять влияние на процессы обмена различным путем: 1) непосредственно входя в активный центр фермента (в простетическую группу или в апофермент). Таковы ферменты, содержащие железо, медь и некоторые другие элементы. Функция металла заключается чаще всего в переходе из восстановленной в окисленную форму и обратно, что сопровождается переносом электрона, например: $\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+} + e$; 2) активируя тот или иной фермент путем изменения заряда белка-фермента или его конфигурации; 3) являясь связующим мостиком между ферментом и субстратом и тем самым облегчая их взаимодействие; 4) изменяя константу равновесия ферментативных реакций; 5) изменяя равновесие между активной и неактивной формами фермента; 6) связывая ингибиторы тех или иных ферментативных реакций.

Кальций входит в состав растений в количестве 0,2%. В старых листьях его содержание доходит до 1%. Поступает в виде иона Ca^{2+} .

Роль кальция разнообразна. Кальций, соединяясь с пектиновыми веществами, дает пектаты кальция, которые являются важнейшей составной частью клеточных оболочек растений. Срединные пластинки, склеивающие клеточные оболочки соседних клеток, состоят по преимуществу из пектатов кальция. При недостатке кальция клеточные оболочки ослизняются, что особенно ярко проявляется в клетках корня.





Кальций плохо передвигается по растению, поэтому для предупреждения ослизнения необходимо, чтобы ионы Ca^{2+} непосредственно соприкасались с клетками корня. Сказанное было продемонстрировано в опытах, поставленных по методу изолированных водных культур. В этих опытах одну прядь корней помещали в питательный раствор, содержащий все необходимые питательные вещества; другую прядь корня того же растения — в раствор с исключением кальция. Очень скоро клетки корня, которые находились в растворе без кальция, начали ослизняться и гнить.

Кальций повышает вязкость цитоплазмы, что видно на опытах с формами плазмолиза. В солях кальция плазмолиз имеет вогнутую форму, так как более вязкая цитоплазма с трудом отстает от клеточных оболочек.

Присутствие кальция важно для нормального функционирования мембран. Дефицит кальция приводит к увеличению проницаемости мембран, нарушению их целостности, а соответственно процессов мембранного транспорта. Кальций принимает участие в поддержании структуры хромосом, являясь связующим звеном между ДНК и белком. При недостатке кальция наблюдаются повреждения хромосом и нарушение митотического цикла. Кальций необходим также для поддержания структуры митохондрий и рибосом, образования ламелл во вновь образующихся клетках.

Кальций является активатором таких ферментов, как фосфорилаза, аденозинтрифосфатаза, дегидрогеназы, амилазы и др. Ca^{2+} служит посредником для реакций растений на внешние и гормональные сигналы, входя в состав сигнальных систем. В этой связи большое значение имеет связывание Ca^{2+} с белком кальмодулином, находящимся в цитозоле. В цитоплазме в обычных условиях поддерживается низкая концентрация кальция. При повышении внутриклеточной концентрации кальция в ответ на сигналы (внутренние и внешние) происходит его связывание с кальмодулином. Кальмодулин регулирует концентрацию Ca^{2+} в клетке по принципу обратной связи. Комплекс Ca^{2+} — кальмодулин способен влиять на активность ферментов, участвующих в синтезе и распаде циклических нуклеотидов (аденилатциклаза, фосфодиэстеразы), Ca^{2+} -зависимых протеинкиназ, Ca^{2+} -АТФазы. Кальмодулин влияет на активность структурных белков цитоскелета и таким образом контролирует перемещение органелл внутри клетки, изменение формы клетки, образование веретена деления. Кальций участвует в образовании клеточной стенки и росте растяжением.

Кальций реагирует с различными органическими кислотами, давая соли, и тем самым является в определенной мере регулятором значения рН клеточного сока. Нейтрализуя щавелевую кислоту, образует характерные кристаллы щавелевокислого кальция.

Магний. Содержание магния в растениях составляет в среднем 0,17%. Магний поступает в растение в виде иона Mg^{2+} .

Магний входит в состав основного пигмента зеленых листьев — хлорофилла. Магний поддерживает структуру рибосом, связывая РНК и белок. Большая





и малая субъединицы рибосом ассоциируют вместе лишь в присутствии магния, который также необходим для формирования полисом и активации аминокислот. Поэтому синтез белка не идет при недостатке магния, а тем более в его отсутствие.

Магний является активатором многих ферментов. Важной особенностью магния является то, что он связывает фермент с субстратом по типу хелатной связи (клевшевидная связь между органическим веществом и катионом). Так, например, присоединяясь к пирофосфатной группе, магний связывает АТФ с соответствующими ферментами. В связи с этим все реакции, включающие перенос фосфатной группы (большинство реакций синтеза, а также многие реакции энергетического обмена), требуют присутствия магния. Магний активирует такие ферменты, как ДНК- и РНК-полимеразы, аденозинтрифосфатазу, глутаматсинтетазу; ферменты, катализирующие перенос карбоксильной группы, — реакции карбоксилирования и декарбоксилирования; ферменты гликолиза и цикла Кребса, молочнокислого и спиртового брожений.

В ряде случаев влияние магния на работу ферментов определяется тем, что он реагирует с продуктами реакции, сдвигая равновесие в сторону их образования. Магний может также инактивировать ряд ингибиторов ферментативных реакций.

□ **Калий.** Содержание калия в растении в среднем составляет 0,9%. Он поступает в растение в виде иона K^+ .

Физиологическую роль калия нельзя считать полностью выясненной. Калий не входит ни в одно органическое соединение. Большая часть его (70%) в клетке находится в свободной ионной форме и легко извлекается холодной водой, остальные 30% в адсорбированном состоянии.

В противоположность кальцию калий снижает вязкость протоплазмы, повышает ее оводненность, увеличивая гидратацию белков. Эта особенность действия калия хорошо проявляется в том, что в его солях плазмолиз имеет выпуклую форму, протоплазма легко отстает от клеточной оболочки. Следовательно, калий является антагонистом кальция. Соли калия растворимы и участвуют в регуляции осмотического потенциала клетки. В частности, большое значение имеет K^+ в регуляции работы устьиц. Показано, что открытие устьиц на свету связано с накоплением в замыкающих клетках ионов калия. При этом K^+ в обмен на H^+ поступает из клеток, окружающих устьичные. Корневое давление также во многом зависит от присутствия K^+ в пасоке.

Калий активирует работу многих ферментных систем, например фермент, катализирующий фосфорилирование сахаров, — гексокиназа, ферменты, катализирующие перенос фосфорной кислоты с пирувата на АДФ (пируваткиназа), а также ферменты, участвующие в образовании АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. В связи с этим, по данным Э.И. Выскребенцевой, при недостатке калия резко падает содержание макроэргических фосфатов. Калий





активирует и ряд ферментов цикла Кребса. Многие ферменты, участвующие в синтезе белка, требуют для своего действия присутствия калия. Несмотря на необходимость калия для проявления активности ряда ферментов, механизм этой активации до настоящего времени не представляется ясным.

Недостаток калия замедляет транспорт сахарозы по флоэме. Влияние калия на передвижение органических веществ, по гипотезе Спаннера, проявляется благодаря образованию градиента электрического потенциала на ситовидных пластинках, который возникает при циркуляции калия между ситовидной трубкой и сопровождающими клетками. Влияние K^+ на транспорт углеводов определяет его роль в формировании урожая. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала, сахарозы, моносахаридов.

Железо входит в состав растения в количестве 0,08%. Необходимость железа была показана в тот же период, что и остальных макроэлементов. Поэтому, несмотря на ничтожное содержание, его роль рассматривается вместе с макроэлементами. Железо поступает в растение в виде Fe^{3+} , а транспортируется в листья по ксилеме в виде цитрата железа (III).

Роль железа в большинстве случаев связана с его способностью переходить из окисленной формы (Fe^{3+}) в восстановленную (Fe^{2+}) и обратно. Железо входит в состав каталитических центров многих окислительно-восстановительных ферментов. В виде геминовой группировки оно входит в состав таких ферментов, как цитохромы, цитохромоксидаза, нитратредуктаза, нитритредуктаза, леггемоглобин, каталаза и пероксидаза. Цитохромная система является необходимым компонентом дыхательной и фотосинтетической электронтранспортной цепи. В силу этого при недостатке железа тормозятся оба этих важнейших процесса. Кроме того, целый ряд ферментов содержит железо в негемовой форме. К таким ферментам относятся некоторые флавопротеиды, нитрогеназа, железосодержащий белок ферредоксин, фитоферритин и др. *Фитоферритин* — является металлопротеидом, в виде которого железо аккумулируется в клетке.

Железо необходимо для образования хлорофилла. При этом железо катализирует образование предшественников хлорофилла δ -аминолевулиновой кислоты и протопорфиринов. Предполагают, что железо играет роль в образовании белков хлоропластов. При недостатке железа нет условий для образования таких важнейших компонентов хлоропластов, как цитохромы, ферредоксин и некоторые другие. Возможно, это косвенно влияет на образование хлорофилла. В хлоропластах железо в негемовой форме входит в состав реакционных центров фотосистем I и II.

■ Микроэлементы

Практическая значимость исследований по микроэлементам связана с тем, что есть почвенные провинции, где остро недостает того или иного из них. Кроме того, часто в почве микроэлементы находятся в неусвояемом для растительного





организма состоянии, поэтому внесение микроудобрений (удобрений, содержащих микроэлементы) в почву очень полезно. Однако надо учитывать, что высокие дозы микроэлементов могут оказать ядовитое влияние.

Выяснилось, что микроэлементы в подавляющем большинстве активируют определенные ферментативные системы. Это осуществляется различными путями — непосредственным участием в составе молекул ферментов или их активацией.

Важным моментом в действии всех микроэлементов является их способность давать комплексные соединения с различными органическими соединениями, в том числе и с белками. Разные микроэлементы могут давать комплексные соединения с одними и теми же органическими веществами, благодаря чему они могут выступать как антагонисты. Отсюда понятно, что для нормального роста растений необходимо определенное соотношение микроэлементов (железа к марганцу, меди к бору и т. д.). В решение вопросов, связанных с питанием растений микроэлементами большой вклад внесли Я.В. Пейве, М.Я. Школьник, М.В. Каталимов, Б.А. Ягодин и др.

Марганец поступает в растение в виде ионов Mn^{2+} . Среднее содержание марганца в растениях 0,001%. В растении марганец находится в разной степени окисления (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}).

Марганец характеризуется высоким показателем окислительно-восстановительного потенциала. С этим связано значение этого элемента в реакции биологического окисления. Он необходим для нормального протекания фотосинтеза, поскольку входит в состав активного центра кислородовыделяющего комплекса фотосистемы II и осуществляет разложение воды и выделение кислорода: $2Mn^{4+} + 2H_2O \rightarrow 2Mn^{2+} + 4H^+ + O_2$. Кроме того, марганец участвует в восстановлении CO_2 , играет роль в поддержании структуры хлоропластов. В отсутствие марганца хлорофилл быстро разрушается на свету.

Марганец активирует более 35 ферментов, участвующих в реакциях окисления-восстановления, декарбоксилирования и гидролиза. В том числе ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназа яблочной кислоты, лимонной кислоты, декарбоксилаза щавелевоуксусной кислоты и др.). В связи с этим понятно большое значение марганца для процесса дыхания, особенно его аэробной фазы.

Марганец участвует в азотном обмене в восстановлении нитратов до аммиака, поскольку в этом процессе участвуют ферменты, некоторые из которых зависимы от марганца. В связи с этим у растений, испытывающих недостаток марганца, затруднено использование нитратов в качестве источника азотного питания. Марганец связан с синтезом белка через регуляцию активности ДНК-полимеразы и РНК-полимеразы.

Марганец активирует ферменты, участвующие в окислении важнейшего фитогормона — ауксина.





Медь поступает в растение в виде иона Cu^{2+} или Cu^+ . Среднее содержание меди в растениях 0,0002%.

Медь входит непосредственно в состав ряда ферментных систем, относящихся к группе оксидаз, таких, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, цитохромоксидаза. В этих ферментах медь соединена с белком, по-видимому, через SH-группы. Полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза осуществляют окисление фенолов и аскорбиновой кислоты, а цитохромоксидаза входит в состав дыхательной цепи митохондрий. Ряд ферментов медь активирует, в частности нитратредуктазу, а также протеазы. Это объясняет роль меди в азотном обмене.

Большая часть меди (75% от всего содержания меди в листьях) концентрируется в хлоропластах. В хлоропластах сосредоточен и медьсодержащий белок синего цвета — пластоцианин. Содержание меди в пластоцианине составляет 0,57%. Медь, подобно железу и марганцу, обладает способностью к обратимому окислению и восстановлению: $\text{Cu}^{2+} + \bar{e} \rightarrow \text{Cu}^+$. Именно поэтому пластоцианин участвует в переносе электронов от ФС II к ФС I. При дефиците меди снижается активность первой фотосистемы. В связи с этим понятно значение меди для процесса фотосинтеза.

Цинк поступает в растение в виде ионов Zn^{2+} . Среднее содержание цинка в растениях 0,002%.

В растениях цинк не участвует в окислительно-восстановительных реакциях, поскольку не меняет степень окисления. Он входит в состав более 30 ферментов, в т. ч. фосфатазы, карбоангидразы, алкогольдегидрогеназа, РНК-полимераза и др. Карбоангидраза катализирует разложение гидрата окиси углерода на воду и углекислый газ. Эта реакция важна для процесса фотосинтеза. Углекислый газ, поступая в клетку, растворяется в воде, образуя H_2CO_3 : $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$. Фермент карбоангидраза, катализируя высвобождение CO_2 из гидрата окиси углерода, способствует его использованию в процессе фотосинтеза. Кроме того, цинк активирует такие ферменты, как енолаза, альдолаза, гексокиназа, триозофосфатдегидрогеназа. В этой связи понятно значение цинка для процессов дыхания и фотосинтеза.

Цинк играет важную роль при образовании фитогормона ауксина. Это связано с тем, что цинк, повышая активность триптофансинтетазы, влияет на образование аминокислоты триптофана — предшественника ауксина. Внесение цинка повышает содержание ауксинов и заметно сказывается на темпах роста растений. При дефиците цинка возрастает проницаемость мембран, что свидетельствует о роли этого элемента в структуре мембран, в поддержании их интеграции.

Цинк влияет на белковый синтез, на активность РНКазы. Обнаружены белки, содержащие цинк и участвующие в репликации ДНК и транскрипции. Цинк входит в состав одного из факторов регуляции транскрипции в соединении с остатками гистидина и цистеина («цинковые пальцы»).





Молибден поступает в растения в виде аниона MoO_4^{2-} . Содержание молибдена в растениях составляет 0,0005—0,002%.

Молибден входит в состав более 20 ферментов, выполняя при этом не только каталитическую, но и структурную функцию. Молибден вместе с железом входит в состав активного центра ферментного комплекса нитрогеназы в виде Mo-Fe-белок и участвует в фиксации азота атмосферы различными микроорганизмами.

При недостатке молибдена происходят заметные изменения в азотном обмене растений — наблюдается уменьшение синтеза белка при одновременном падении содержания аминокислот и амидов. Нарушения в азотном обмене особенно проявляются на фоне питания растений нитратами. Это связано с тем, что молибден входит в активный центр фермента, восстанавливающего нитраты до нитритов, — нитратредуктазу. Нитратредуктаза — это флавопротеид, простетической группой которого является флавинадениндинуклеотид (ФАД). При восстановлении нитратов молибден действует как переносчик электронов от ФАД к нитрату, при этом NO_3^- переходит в NO_2^- , а Mo^{5+} — в Mo^{6+} . Образование нитратредуктазы является одним из немногих примеров адаптивного синтеза ферментов в растительном организме. Этот фермент образуется, когда в среде имеются нитраты и молибден. Активность нитратредуктазы возрастает в 10 раз и более при питании растений нитратами по сравнению с аммиаком, причем появление фермента происходит уже через 1—3 ч после внесения в среду нитратов.

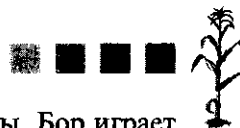
По-видимому, молибден обладает и другими функциями, так как необходим растению и в условиях достаточного уровня аммиачного питания. При недостатке молибдена резко падает содержание аскорбиновой кислоты. При отсутствии молибдена наблюдаются нарушения в фосфорном обмене растений. Со способностью молибдена к комплексообразованию связано влияние этого элемента на стабилизацию структуры нуклеиновых кислот.

Бор поступает в растение в виде аниона борной кислоты — BO_3^{3-} . Среднее содержание бора в растениях 0,0001%.

Роль бора выяснена далеко не достаточно. Это связано с тем, что бор, в отличие от большинства других микроэлементов, не входит в состав ни одного фермента и не является активатором ферментов.

Большое значение для осуществления функции бора имеет его способность давать комплексные соединения. Комплексы с борной кислотой образуют простые сахара, полисахариды, спирты, фенольные соединения и др. В этой связи можно предположить, что бор влияет на скорость ферментативных реакций через субстраты, на которые действуют ферменты. Комплексы органических соединений с борной кислотой могут иметь и иное значение. Так, способность бора образовывать комплексы с углеводами оказывает влияние на клеточную оболочку, регулируя ориентацию мицелл целлюлозы, что способствует ее большей эластичности (Е.В. Бобко). У растений, испытывающих недостаток бора, наблюдается быстрая потеря эластичности клеточных оболочек, что, в свою





очередь, связано с более жесткой ориентацией мицелл целлюлозы. Бор играет роль в поддержании структуры мембран. При недостатке бора подавляется активность H^+ -помпы, повышается проницаемость мембран.

Комплексы сахаров с бором — сахаробораты, по-видимому, легче проникают через мембраны и быстрее передвигаются по растению. При недостатке бора сахара накапливаются в листьях, и их отток резко тормозится. Определения, проведенные с нанесением меченой сахарозы на листья, показали, что при небольшом добавлении борной кислоты отток сахарозы идет значительно быстрее. Сходные результаты были получены в опытах, в которых лист экспонировался в атмосфере, содержащей меченый CO_2 . Образовавшиеся при этом меченые продукты фотосинтеза оттекали значительно быстрее у растений, получивших бор. Показано (М.Я. Школьник), что при недостатке бора нарушается синтез нуклеиновых кислот. В боронедостаточных растениях заторможен процесс аминирования органических кислот. Бор может выступать как ингибитор активности ряда ферментов, в первую очередь катализирующих образование фенольных соединений. При недостатке бора наблюдается накопление кофейной и хлорогеновой кислот, которые считаются ингибиторами роста растений. Бор усиливает рост пылевых трубок, прорастание пыльцы. В этой связи опрыскивание бором способствует оплодотворению.

Кобальт находится в тканях растений в ионной (Co^{2+} , Co^{3+}) и комплексной форме. Содержание кобальта в среднем составляет 0,00002%.

Особенно кобальт необходим бобовым растениям, поскольку участвует в фиксации атмосферного азота. Кобальт входит в состав кобаламина (витамин B_{12} и его производные), который синтезируется бактериями в клубеньках бобовых растений, а также в состав ферментов у азотфиксирующих организмов, участвующих в синтезе метионина, ДНК и делении клеток бактерий. При дефиците кобальта подавляется синтез леггемоглобина, снижается синтез белка, и уменьшаются размеры бактериоидов. Это говорит в пользу необходимости кобальта. Установлена потребность в кобальте для высших растений, не способных к азотфиксации. Показано влияние кобальта на функционирование фотосинтетического аппарата, синтез белка, его связь с ауксиновым обменом. Трудность решения вопроса о необходимости кобальта для всех растений заключается в том, что потребность в нем чрезвычайно мала.

Хлор поступает в растение в виде Cl^- . Хлор необходим для работы ФС II на этапе фотосинтетического разложения воды и выделения кислорода. Показано влияние хлоридов на работу H^+ -АТФаз тонопласта, участие в делении клетки. Имеются сведения о влиянии хлора на азотный обмен. Так, хлориды стимулируют активность аспарагинсинтетазы, которая участвует в переносе аминокислотной группы на аспарагин. Концентрируясь в растении в вакуолях, хлориды могут выполнять осморегулирующую функцию. Недостаток хлора проявляется редко и наблюдается только на очень щелочных почвах.





Никель поступает в растения в виде иона Ni^{2+} , но может также находиться в виде Ni^{+} и Ni^{3+} . Роль никеля для высших растений как микроэлемента была доказана недавно. До этого считали никель необходимым микроэлементом многих бактерий. У высших растений никель входит в состав фермента уреазы, который осуществляет реакцию разложения мочевины. Показано, что в растениях, обеспеченных никелем, активность уреазы выше и соответственно ниже содержание мочевины по сравнению с необеспеченными. Никель активирует ряд ферментов, в т. ч. нитратредуктазу и другие, оказывает стабилизирующее влияние на структуру рибосом.

Имеются еще и такие элементы, которые усиливают рост лишь определенных групп растений. Для роста некоторых растений засоленных почв (галофитов) оказывается полезным **натрий**. Необходимость натрия проявляется у растений C_4 и САМ. У этих растений показана необходимость натрия для регенерации ФЭП при карбоксилировании. Недостаток натрия у этих растений приводит к хлорозу и некрозам, а также тормозит развитие цветка. В натрии нуждаются и многие C_3 -растения. Показано, что этот элемент улучшает рост растяжением и выполняет осморегулирующую функцию, подобно калию. Благоприятное влияние оказывает натрий на рост сахарной свеклы и цианобактерий.

Для роста диатомовых водорослей необходим **кремний**. Он улучшает рост некоторых злаков, таких, как рис и кукуруза. Кремний повышает устойчивость растений против полегания, так как входит в состав клеточных стенок. Хвощи нуждаются в кремнии для прохождения жизненного цикла. Однако и другие виды аккумулируют достаточно кремния и отвечают при внесении кремния повышением темпов роста и продуктивности. В гидрированной форме SiO_2 кремний накапливается в эндоплазматическом ретикулуме, клеточных стенках, в межклеточных пространствах. Он может также образовывать комплексы с полифенолами и в этой форме вместо лигнина служит для укрепления клеточных стенок.

Показана необходимость **ванадия** для *Scenedesmus* (зеленая одноклеточная водоросль), причем это очень специфическая потребность, так как даже для роста хлореллы ванадий не нужен.

Не все растения одинаково нуждаются и в тех элементах, которые относят к необходимым. Так, уже упоминалось, что бор значительно меньше нужен злакам. Бор и кальций необходимы для всех растений. В то же время для некоторых бактерий и грибов кальций может быть заменен стронцием или барием. Бобовые больше нуждаются в молибдене по сравнению с представителями других семейств. Калий в некоторых случаях и в небольших количествах может быть заменен рубидием или цезием. Бериллий может заменить магний для некоторых грибов и частично для томатов.

Не все элементы, необходимые для жизни растений, являются таковыми для животных. Так, по-видимому, для животных не нужен бор. Они больше нуждаются в натрии, чем в калии. Установлено, что для животных необходимы йод





и кобальт. Такие различия в реакции на элементы питания различных организмов для физиолога очень важны, так как дают возможность выяснить, какую роль играет данный элемент. Так, если бор не нужен животным, то, следовательно, его функция должна быть связана со специфическими особенностями растительного организма.

■ ПРИЗНАКИ ГОЛОДАНИЯ РАСТЕНИЙ

Во многих случаях при недостатке элементов минерального питания у растений появляются характерные симптомы. В ряде случаев эти признаки голодания могут помочь установить функции данного элемента, а также необходимость его дополнительного внесения в почву. Симптомы голодания зависят также от способности передвижения данного питательного элемента по растению.

Все элементы по их способности передвигаться по растению можно подразделить на две группы. Соединения таких элементов, как N, P, S, K, Mg и некоторые другие, легко передвигаются, и растение способно к их вторичному использованию. В случае недостатка какого-либо из этих элементов они передвигаются из более старых к более молодым органам. В силу этого симптомы голодания проявляются, в первую очередь, на старых листьях. Вместе с тем такие элементы и их соединения, как Ca, Fe, B плохо передвигаются по растению. Эти элементы неспособны к вторичному использованию, в силу чего они накапливаются в закончивших рост и особенно стареющих органах. Симптомы голодания проявляются в отношении этих элементов, в первую очередь, на самых молодых листьях и органах. Рассмотрим коротко внешние признаки голодания в отношении отдельных элементов.

Азот*. Наиболее ярким признаком недостатка азота является пожелтение листьев, связанное с недостатком хлорофилла. У некоторых растений наблюдается усиленный синтез антоциана и в связи с этим появление красноватого оттенка черешков и жилок листьев. При резком недостатке азота листья преждевременно опадают.

Фосфор*. При фосфорном голодании на листьях, незрелых плодах появляются мертвые некротические пятна. Окраска листьев становится голубовато-зеленая или темно-зеленая, в некоторых случаях наблюдается накопление красного пигмента — антоциана. Стебли дефицитных по фосфору растений характеризуются слабым развитием проводящей системы.

Калий*. При недостатке калия на листьях проявляются хлоротические (белые) пятна. Некротические участки, края и концы листьев часто скручиваются.

Магний*. Поскольку магний входит в состав хлорофилла, то первым признаком голодания является интенсивное пожелтение паренхимы листа. В первую очередь теряют окраску клетки паренхимы листа между жилками.

* Недостаток этих элементов проявляется в первую очередь на старых и нижних листьях и органах.





Сера.** Признаки серного голодания очень близки к тем, которые наблюдаются при недостатке азота. Листья желтеют, появляется антоциановая окраска. Однако, в отличие от азота, эти признаки появляются, прежде всего, на молодых листьях.

Кальций.** При недостатке кальция повреждаются и отмирают, в первую очередь, меристематические зоны стебля, корня и листьев. В свою очередь это тормозит процессы роста. Для Са-дефицитных растений характерны укороченные корни бурой окраски, мелко скрученные листья, стенки клеток становятся жесткими.

Железо.** Недостаток железа вызывает интенсивный хлороз листьев, в первую очередь молодых. Характерным является то, что хлороз проявляется в пространстве между жилками, при этом желтая поверхность листьев покрыта сеткой зеленых жилок.

Марганец. При недостатке марганца на листьях появляются желтые и некротические пятна — точечный хлороз листьев. Особенно чувствительны к недостатку марганца хлоропласты. В них происходит разрушение хлорофилла и крахмальных зерен (нарушена структура).

Медь. При недостатке меди белеют и отмирают кончики листьев. Затем хлорофилл разрушается по краям листовой пластинки. Листья теряют тургор. Затем все растение завядает. Листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами, появляется сухoverшинность.

Цинк.** Недостаток цинка приводит к уменьшению размеров листьев и к изменению их формы. Листорасположение принимает розеточную форму, междоузлия укорачиваются, на листьях проявляется хлороз.

Бор.** При недостатке бора первый симптом — это отмирание точки роста, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются, нарушается развитие сосудистой системы, клетки плохо дифференцируются. Разрушение внутренних тканей приводит к ряду заболеваний: у сахарной свеклы — «гниль сердечка», затвердевание плодов у яблони и др. Недостаток бора меньше сказывается на семействе злаковых.

Молибден.** При недостатке молибдена листья по краям приобретают серую, а затем коричневую окраску, теряют тургор, а затем ткани листа отмирают и остаются только жилки в виде хлыстиков.

■ АНТАГОНИЗМ ИОНОВ

Для нормальной жизнедеятельности как растительных, так и животных организмов в окружающей их среде должно быть определенное соотношение различных катионов. Чистые растворы солей одного какого-либо катиона оказывают

* Недостаток этих элементов проявляется на молодых верхних листьях и органах.





на организм, в том числе и на растительный, губительное влияние, т. е. являются ядовитыми. Причем это влияние проявляется еще до того, как начинают обнаруживаться симптомы голодания растений относительно недостающих элементов питания. При культивировании зародышей рыб в растворе хлористого натрия развиваются уродливые одноглазые особи. У морских ежей, помещенных в растворы хлористого натрия, наблюдается партеногенез. Все это происходит несмотря на то, что NaCl взят в той же концентрации, как и в морской воде. Сходные результаты получены на корнях растений. Так, при помещении проростков пшеницы на чистые растворы KCl или CaCl₂ на корнях появлялись вздутия, в затем корни отмирали. Интересно, что в смешанных солевых растворах, содержащих два разных катиона, ядовитое действие не наблюдается. Смягчающее влияние, оказываемое одним катионом на действие другого катиона, называют *антагонизмом ионов*. Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности (например, Na⁺ и K⁺), так и между ионами разной валентности (K⁺ и Ca²⁺). При этом в последнем случае антагонистическое влияние сказывается более резко. Так, для того чтобы устранить ядовитое влияние чистой соли KCl, надо прибавить NaCl 30%, а CaCl₂ всего 5%.

Растворы, которые характеризуются определенным соотношением катионов, благоприятным для роста и развития организмов, называют *уравновешенными*. К естественным уравновешенным растворам относят, например, морскую воду, плазму крови.

Антагонизм — это лишь одно из проявлений взаимного влияния ионов. В целом ряде случаев добавление одного иона угнетает поступление другого. Так, известно торможение поступления железа и связанное с этим торможение синтеза хлорофилла при избытке в среде ионов Mn²⁺. Конкурентные отношения в процессе поступления обнаружены и для ряда других катионов и анионов. Так, бор усиливает поступление катионов и снижает поступление анионов. Вместе с тем имеются наблюдения, когда действие одного иона усиливает влияние другого. Это явление получило название *синергизма*. Так, под влиянием фосфора усиливается положительное влияние молибдена.

Вопрос о физиологических причинах антагонистического действия ионов до настоящего времени до конца не изучен. Одна из причин этого явления — их влияние на коллоидно-химические свойства цитоплазмы, в частности на гидратацию белков, входящих в ее состав. Известно, что двухвалентные катионы (Ca²⁺ и Mg²⁺) дегидратируют коллоиды сильнее, чем одновалентные (Na⁺ и K⁺). Неодинаково влияние на гидратацию коллоидов и катионов сходной валентности. Так, натрий оказывает более сильное дегидратирующее влияние по сравнению с калием. Сходное влияние в действии отдельных катионов проявляется и на неживых отрицательно заряженных коллоидах. Коагуляция коллоидного раствора под влиянием чистой соли происходит при меньшей ее концентрации по сравнению с концентрацией смешанных растворов, содержащих две соли.





Вместе с тем высказываются соображения, что антагонизм ионов в большой степени объясняется их конкуренцией за активные центры ферментов. Так, активность некоторых ферментов дыхания ингибируется Na^+ и это снимается добавлением K^+ . Изменения интенсивности поступления одного иона под влиянием другого могут быть связаны с конкуренцией за места связывания их с переносчиками (с. 72) через плазмалемму во внутреннее пространство клетки. Вопрос о взаимовлиянии ионов заслуживает дальнейшего изучения, тем более что неблагоприятное влияние повышенной концентрации одного катиона может проявляться и в естественных условиях (в почве) и должно учитываться при внесении удобрений. Таким образом, для нормального роста растений необходимо определенное сочетание солей одно- и двухвалентных катионов.

■ ПОСТУПЛЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЛЕЙ ЧЕРЕЗ КОРНЕВУЮ СИСТЕМУ



Еще Кноп и Сакс показали, что растение хорошо усваивает питательные вещества из минеральных солей. Однако вопрос о возможности усвоения тех или иных соединений, содержащих элементы питания, не мог быть окончательно разрешен в обычных водных или песчаных культурах, поскольку в них присутствуют микроорганизмы, которые легко переводят вещества из одной формы в другую. В присутствии микроорганизмов сложно установить, что высшее растение поглощает соединения именно в той форме, в которой они первоначально введены в питательную смесь.

Решение вопроса о доступных формах питательных веществ было осуществлено в опытах, проведенных в стерильных условиях. Впервые И.С. Шуловым в лаборатории Д.Н. Прянишникова был разработан метод, при котором в стерильных условиях находилась только корневая система. В таких условиях надземные органы растения развивались нормально. Было показано, что в отсутствие микроорганизмов корневые системы растений прекрасно усваивают вещества, внесенные в питательную среду, в минеральной форме в виде растворимых солей. Некоторые органические растворимые соединения, в частности соединения азота (аминокислоты), также может поглощать растительный организм, хотя и с меньшей интенсивностью. Более сложные нерастворимые органические соединения в отсутствие микроорганизмов усваиваться растением не могут. Таким образом, основными источниками питательных веществ для растений являются минеральные соли.

Катионы и анионы поступают в растения независимо друг от друга с разной скоростью. Скорость поступления того или иного иона в большей степени определяется быстротой его использования. Эта закономерность была вскрыта путем определения изменения концентрации водородных ионов (рН) в водных культурах. Оказалось, что значение рН раствора меняется, если в составе соли катион и анион используются растением неравномерно. Так, если в качестве





источника азота используется хлорид аммония NH_4Cl , то при выращивании растений значение рН раствора сдвигается в кислую сторону. Это происходит в силу того, что аммоний необходим растению в значительно большем количестве, чем хлор, и поэтому поступает быстрее, обмениваясь на водород, адсорбированный поверхностью корня. Выделяющийся водород с хлором образуют соляную кислоту. В результате среда подкисляется. Можно привести противоположный пример. Если в качестве источника азота используется нитрат натрия, то NO_3^- будет использоваться растением интенсивнее, а, следовательно, и поступать быстрее. В окружающем растворе будет накапливаться NaHCO_3 . Эта соль, подвергаясь гидролизу, образует NaOH (сильная щелочь) и H_2CO_3 (слабая кислота), будет сдвигать значение рН раствора в щелочную сторону. Эти опыты привели к тому, что стали различать *физиологически кислые соли*, например, NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, и *физиологически щелочные соли*, например, NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$.

■ КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ СОЛЕЙ

На заре эволюции всем клеткам растительного организма была присуща способность к поглощению воды и питательных веществ. По-видимому, разделение функций между клетками отдельных органов осуществлялось постепенно. Это подтверждается тем, что клетки листа сохранили в определенной мере способность к поглощению не только воды, но и питательных солей.

Сформировавшаяся **корневая система** — сложный специализированный орган. Основной зоной поглощения питательных веществ, снабжающей и надземные органы растения, является зона растяжения клеток и зона корневых волосков. Подсчеты показывают, что на 1 мм^2 поверхности корня развивается от 200 до 400 корневых волосков. Таким образом, корневые волоски увеличивают поверхность корня в сотни раз. Они обладают и повышенной способностью к поглощению (Д.Б. Вахмистров). В меристематической зоне нет дифференцированной сосудистой системы. При этом флоэма дифференцируется раньше, и лишь несколько выше по длине корня образуется ксилема. Именно по ксилеме происходит передвижение воды с растворенными питательными веществами. Поэтому основная масса поглощенных меристемой ионов используется в этих же клетках. Однако некоторое количество ионов, и особенно Ca^{2+} все же поступает из этой зоны в надземные органы растений. Вместе с тем поглощенные в зоне растяжения и зоне корневых волосков ионы, наряду со снабжением надземных органов, могут транспортироваться и вниз по корню (М.Ф. Данилова). Выше зоны корневых волосков расположена зона ветвления корня. В этой зоне поверхность покрыта слоем пробки и в поглощении питательных солей практически не участвует.





Различные зоны корня поглощают разные минеральные элементы. Показано, что Ca^{2+} поступает только в апикальные зоны, K^+ , NH_4^+ , фосфаты абсорбируются всей корневой системой. Однако для кукурузы установлено, что наибольшая скорость аккумуляции K^+ и NO_3^- наблюдается в зоне растяжения, а NH_4^+ быстрее абсорбируется в апексах.

■ ОСОБЕННОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ СОЛЕЙ В КОРНЕВУЮ СИСТЕМУ

Растительный организм обладает способностью к избирательному накоплению питательных элементов. Для выяснения механизма поступления минеральных веществ в растение большое значение имели исследования по влиянию различных условий на этот процесс.

■ Влияние внешних условий на поступление солей

При температуре, близкой к 0°C , поглощение солей идет медленно, затем, в пределах до 40°C , оно усиливается. Увеличение температуры на 10°C может вызвать возрастание поглощения в два и даже в три раза.

В темноте поглощение солей замедляется и постепенно прекращается, а под влиянием освещения ускоряется. Так, при освещении поглощение фосфора усиливается уже через 2—5 мин. Быстрота реакции указывает на прямое действие света. Вместе с тем свет может оказывать и косвенное влияние. На свету в процессе фотосинтеза образуются углеводы, которые необходимы для дыхания. Зависимость поглощения от интенсивности дыхания проявляется четко. При длительном выдерживании растений в темноте, после того как запас дыхательных субстратов исчерпан, поглощение солей не только прекращается, но может даже наблюдаться их выделение. Нельзя также не учитывать, что на свету в процессе фотофосфорилирования образуется АТФ, энергия которой используется на поступление веществ.

При уменьшении содержания кислорода до 2—3% интенсивность поступления солей остается на одном уровне. Лишь снижение концентрации кислорода ниже 3% вызывает падение поглощения примерно в два раза. Необходимо учитывать, что и интенсивность дыхания сохраняется на высоком уровне в широком диапазоне концентраций кислорода. Падение интенсивности дыхания наблюдается при той же концентрации кислорода, при которой поглощение солей уменьшается.

Концентрация ионов водорода (рН) также сказывается на поглощении солей. Еще в опытах Д.А. Сабина и И.И. Колосова было показано, что при подкислении раствора поступление катионов задерживается. Это происходит, по всей вероятности, в силу конкуренции, которая наблюдается между одинаково заряженными ионами за возможность вступить в реакцию с переносчиками. Вместе с тем подкисление улучшает доступность ионов фосфорной кислоты.





Наоборот, подщелачивание внешнего раствора снижает поступление фосфора благодаря переходу одновалентного иона H_2PO_4^- в двухвалентный HPO_4^{2-} и трехвалентный PO_4^{3-} , которые являются менее доступными для растения. Резкое изменение значения рН может также оказать влияние из-за повреждения мембран клетки.

Как уже упоминалось, поглощение одного иона зависит от присутствия других ионов. Так, в присутствии легко поглощаемого аниона катионы той же соли поступают быстрее. Ионы с одинаковым зарядом обычно конкурируют между собой. Однако в некоторых случаях наблюдается противоположная закономерность. Так, при наличии в среде иона фосфора (PO_4^{3-}) поглощение нитратов (NO_3^-) ускоряется. Это может явиться косвенным результатом увеличения использования нитратов в присутствии фосфорной кислоты.

■ Влияние внутренних факторов на поступление солей

Зависимость поступления солей от интенсивности дыхания является установленным фактом. При замене кислорода азотом не только прекращается поступление, но наблюдается выделение питательных ионов из корня. Ингибиторы процесса дыхания (в частности, цианистый калий) резко тормозят поступление солей. Процесс дыхания может оказывать влияние на поступление солей в нескольких направлениях. Так, в процессе дыхания выделяющийся углекислый газ в водной среде диссоциирует на ионы H^+ и HCO_3^- . Адсорбируясь на поверхности корня, эти ионы служат обменным фондом для поступающих катионов и анионов. В процессе переноса ионов через мембрану участвуют специфические белки-переносчики, синтез которых находится в зависимости от интенсивности дыхательного процесса. Наконец, энергия, выделяемая в процессе дыхания, непосредственно используется для поступления солей (активное поступление). В этой связи особенно важно, что вещества, нарушающие накопление энергии дыхания в макроэргических фосфорных связях (динитрофенол), также тормозят поступление солей.

Поступление воды и солей во многих случаях идет независимо друг от друга. Сопоставление количества воды, испаренной в процессе транспирации, и количества поступивших солей показывает, что прямой зависимости между этими процессами обычно нет. Так, при выращивании растений в условиях высокой влажности воздуха транспирация резко падает, а поступление солей идет с достаточной интенсивностью. Относительная независимость поступления воды и солей хорошо видна из следующих данных. В молодом возрасте (до фазы выхода в трубку) растения пшеницы поглощают фосфора в 14 раз больше, а в фазу колошения в два раза меньше, чем следовало бы ожидать, исходя из возможного содержания в испарившейся воде. Все же в некоторых случаях увеличение интенсивности транспирации может сказаться положительно на поглощении солей. Известно, что усиление транспирации приводит к ускорению передвижения





восходящего тока воды с растворенными солями, что способствует быстрому освобождению от них клеток корня, а следовательно, косвенно ускоряет поглощение. Следует иметь в виду и трудности разграничения влияния транспирации от фотосинтеза. Открытие устьиц вызывает усиление, как того, так и другого процесса. Увеличение интенсивности фотосинтеза приводит к возрастанию содержания углеводов и, как следствие, к увеличению интенсивности дыхания и поступления солей.

Ускорение темпов роста увеличивает использование питательных веществ и тем самым усиливает их поступление. Наряду с этим быстрый рост корневой системы оказывает прямое влияние на поглощение благодаря увеличению поверхности, соприкасающейся с почвой.

■ Механизм и пути поступления минеральных солей через корневую систему

Механизм поглощения солей растительной клеткой уже был подробно рассмотрен (с. 68). В данном разделе мы остановимся на особенностях поглощения солей, характерных для корневой системы в целом.

Поступление питательных солей в корневую систему носит частично активный характер, связанный с метаболизмом. Об этом свидетельствуют следующие особенности поступления: способность растений к избирательному концентрированию веществ; относительная независимость поступления воды и солей; зависимость от дыхания и фотосинтеза; ускорение процесса под влиянием температуры и света. Необходимо учитывать, что часто трудно провести границу между пассивным (не связанным с затратой энергии) и активным (связанным с затратой энергии) поступлением.

Как уже разбиралось, в корневой системе различают два объема — апопласт и симпласт. Тот факт, что оба эти объема участвуют в поглощении солей, был доказан в опытах с меченой серой (Э. Эпстайн). Отрезанные корневые системы ячменя погружали в раствор, содержащий сульфат (SO_4^{2-}), меченный по сере (^{35}S). В одной пробе корней было определено количество серы, поглощенной в течение одного часа. Другую пробу после часового пребывания в растворе помещали в раствор CaSO_4 , не содержащий меченой серы. Сначала ^{35}S быстро обменивалась и выходила в окружающий раствор, затем обмен прекращался. В дальнейшем ^{35}S в раствор больше не выходила. Та часть серы, которая быстро обменивалась, была легкодиффундирующая, поступившая пассивным путем. Оставшаяся часть ^{35}S в растении, очевидно, проникла внутрь клетки через мембрану. Таким образом, эти исследования подтвердили наличие свободного пространства корня (апопласта), т. е. той части тканей, в которую вещества вместе с водой могут поступать путем свободной диффузии.

Большинство исследователей считают, что объем свободного пространства составляет 5—10% от всего объема корневой системы. В свободное пространство





корня входит поверхность клеточных стенок и система межклетников, сосуды ксилемы. Свободное пространство тканей является внешним по отношению к цитоплазме клеток и внутренним по отношению к органу в целом или к окружающей среде.

Корни поглощают вещества из почвенного раствора (водная фаза) и при контакте с частицами ППК — почвенного поглощающего комплекса (твердая фаза почвы). ППК — это мелкодисперсная коллоидная часть почвы, смесь минеральных (алюмосиликатных) и органических (гуминовых) соединений. Большая часть коллоидов почвы заряжена отрицательно, на их поверхности в адсорбированном (поглощенном) состоянии находятся катионы. Некоторая часть коллоидов почвы в определенных условиях может быть заряжена положительно, поэтому на них в поглощенном адсорбированном состоянии будут находиться анионы. Обменные катионы и анионы — один из важнейших источников питания для растений. Катионы и анионы, находящиеся в поглощенном состоянии на частицах почвенного поглощающего комплекса, могут обмениваться на ионы, адсорбированные на поверхности клеток корня. Так может осуществляться поступление катионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ в обмен на протоны, а также анионов NO_3^- , PO_4^{3-} и других в обмен на HCO_3^- или анионы органических кислот. Особенно эффективно идет поглощение при контактном обмене, при котором происходит обмен ионами без перехода их в раствор.

Поглощенные ионы адсорбируются на поверхности клеточных оболочек ризодермы. Из адсорбированного состояния ионы могут по коре корня передвигаться двумя путями: по апопласту и симпласту. При поступлении в симпласт ионы проникают через мембрану и далее передвигаются по плазмодесмам к сосудам ксилемы. Однако такие большие молекулы как белки не могут преодолеть пространство в плазмодесмах, поэтому имеются специальные механизмы. Поступление ионов через мембрану происходит с помощью переносчиков как пассивно, по градиенту электрохимического потенциала, так и активно, с использованием метаболической энергии. Механизм этого процесса и роль транспортных белков подробно разбирались выше (с. 72).

Ток воды с растворенными веществами, движущийся по свободному пространству (апопласту), как бы омывает все клетки коры (см. рис. 37 Б). На всем этом пути могут наблюдаться адсорбция веществ клеточными стенками, поступление ионов в клетки через соответствующие мембраны и включение их в обмен веществ, т. е. метаболизация. Необходимо учесть, что на пути движения по апопласту имеется преграда в виде клеток эндодермы с поясками Каспари. Передвижение через клетки эндодермы возможно, по-видимому, только через цитоплазму. Даже если признать наличие в стенках клеток эндодермы промежутков для свободной диффузии, то они настолько малы, что вещества не могут через них проникнуть. В связи с этим перенос ионов через мембраны клеток эндодермы необходим и также осуществляется с помощью переносчиков. В целом между





апопластом и симпластом в корневой системе происходит непрерывное взаимодействие и обмен питательными солями. По мнению некоторых исследователей, основным для транспорта ионов является симпластный путь, отличающийся от апопластного большей эффективностью и возможностью осуществлять метаболическую регуляцию. В осуществлении этого большая роль принадлежит осморегулирующей функции вакуолей.

Вопрос, что является движущей силой, заставляющей клетки корня секретировать ионы в сосуды ксилемы, является спорным. Имеется мнение, что клетки, расположенные около сосудов ксилемы, обладают более низкой метаболической активностью по сравнению с более удаленными благодаря меньшему содержанию в них кислорода. В силу низкой интенсивности дыхания эти клетки не удерживают соли и отдают их в сосуды ксилемы. Затем соли вместе с водой благодаря градиенту водного потенциала поднимаются по сосудам вверх (массовый ток). Последние биохимические исследования показывают, что важную роль в переносе ионов в ксилему имеют паренхимные клетки ксилемы. Плазмалемма этих клеток содержит протонные помпы, водные каналы и различные ионные каналы, которые специализированы в поступлении и отдаче веществ. Так, в паренхиме идентифицированы два типа ионных каналов: К-специфичные и неспецифичные. Эти каналы регулируются благодаря мембранному потенциалу и концентрации калия. Из этих данных следует, что транспорт ионов из паренхимы в сосуды ксилемы находится под контролем обмена веществ путем регуляции H^+ -АТФазы плазмалеммы и ионных каналов.

■ РОЛЬ КОРНЕЙ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ

В работах русских физиологов Д.А. Сабина и А.Л. Курсанова обосновано представление о специфической физиологической роли клеток корня.

В корне запасаются питательные вещества, в том числе и минеральные. Таким образом, **корень** является органом, регулирующим скорость поступления веществ в надземные органы. Это хорошо проявляется в опытах по выращиванию растений в водных культурах на среде, содержащей все питательные элементы. Оказалось, что в пасоке, вытекающей из среза отделенных корней, выделяется меньше фосфора по сравнению с тем количеством, которое поступает в корневую систему. При переносе растений из полной питательной среды на дистиллированную воду в пасоке в течение длительного времени продолжают обнаруживаться соединения фосфора. Иначе говоря, в восходящем токе по сосудам ксилемы передвигаются не только питательные соли, поступившие непосредственно из почвы, но и предварительно аккумулялированные в клетках корня. Это положение имеет большое значение. Известно, что к концу онтогенеза, по мере старения клеток корня, их поглотительная способность резко падает. В этот же





период в почве уменьшается количество доступных питательных веществ. Тем не менее, клетки корня продолжают снабжать надземные органы питательными веществами.

В клетках корня происходят очень активные обменные процессы. Так, вне зависимости от того, какие соединения азота находились в питательной среде и поступали в клетки (аммиак или нитраты), в пасоке были обнаружены аминокислоты и амиды. Имеются данные, что 50—70% поступившего азота включается в метаболизм в корнях. Уже через несколько секунд после поступления неорганическая фосфорная кислота оказывается в составе АТФ. Правда, при переходе из клеток корня в полость сосудов фосфорная кислота обычно вновь отщепляется.

Есть вещества, которые синтезируются только в клетках корня. В работах академика А.А. Шмука было показано, что образование таких азотсодержащих веществ, как алкалоиды, происходит в клетках корня. В корнях синтезируются и другие вещества, например, порфирины, каучук, витамины (В₁, В₆, никотиновая кислота, аскорбиновая кислота).

Французский физиолог Р. де Ропп (1946) проращивал зародыши пшеницы на питательной среде в стерильных условиях, их корни не соприкасались с питательной средой, но находились во влажной атмосфере, благодаря чему сохраняли жизнеспособность, а питательные вещества поступали непосредственно через щиток. Проростки развивались нормально. Если корни обрывались, проростки погибали. Эти опыты демонстрировали, что клетки корня необходимы для нормальной жизнедеятельности организма, они снабжают его какими-то специфическими веществами, возможно, гормонального типа. Немецкий ученый К. Мотес (1958) установил, что если изолированные листья табака поместить в питательную среду и на них образуются корни, то они долгое время сохраняют зеленую окраску. Если корни обрывать, то при выдерживании на питательной смеси листья желтеют. При этом влияние корней оказалось возможным заменить нанесением на листья раствора фитогормона типа цитокининов, а именно кинетина. Показано (Е. Овсянникова), что фотосинтетическая деятельность листьев зависит от гормональных веществ, поступающих через корневую систему. В настоящее время не вызывает сомнения, что корневая система — место синтеза важнейшей группы фитогормонов — цитокининов. Таким образом, живые клетки корня являются источником многих важных и незаменимых органических веществ, в том числе гормонов.

■ ПОСТУПЛЕНИЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ

СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В РАСТЕНИЯХ ●●●●●●●●

Азот составляет около 1,5% сухой массы растений. Значение азота определяется тем, что он входит в состав важных органических веществ, таких, как аминокислоты и белки, нуклеотиды и нуклеиновые кислоты, фосфолипиды, алкалоиды, многие витамины, фитогормоны (ауксины и цитокинины). Азот содержится





в соединениях группы порфиринов, которые лежат в основе хлорофилла и цитохромов, многочисленных коферментов, в том числе НАД и НАДФ.

Формы азота в окружающей растения среде разнообразны: в атмосфере — газообразный азот и пары аммиака, в почве — неорганические формы азота (азот аммиака, аммония, нитратов, нитритов) и органические (азот аминокислот, амидов, белка, гумуса и др.). Такое разнообразие форм азота ставило перед исследователями вопрос об источниках азотного питания для растительного организма. В растениях соединения азота также находятся в разнообразной форме. В силу этого для понимания особенностей азотного питания требовалось установить основные этапы превращения его соединений. Данная проблема имеет исключительное практическое значение. Так, наиболее часто в естественных условиях встречаются растения, содержащие недостаточное количество азота. Между тем рациональное применение азотных удобрений требует обязательного знания особенностей азотного обмена. Большая роль в выяснении всех указанных вопросов принадлежит работам академика Д.Н. Прянишникова и его учеников.

Французский ученый Ж.Б. Буссенго установил, что при выращивании растений на прокаленном песке они содержат столько азота, сколько было в семени. Это доказало, что высшие растения не могут усваивать азот атмосферы. Таким образом, несмотря на то, что в атмосфере содержится около 80% азота, большинство растений не усваивают его. Однако есть растения, обогащающие почву азотом за счет атмосферы. К ним относятся представители семейства Бобовые. Г. Гельригель установил, что на корнях бобовых растений образуются вздутия — клубеньки, заполненные живыми клетками бактерий. Эти бактерии живут в симбиозе с высшими растениями и фиксируют азот атмосферы. Дальнейшие исследования показали, что фиксировать (усваивать) молекулярный азот атмосферы могут некоторые прокариотические организмы.

■ ОСОБЕННОСТИ УСВОЕНИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА

Биологическая фиксация азота атмосферы имеет важное значение. Об этом свидетельствуют масштабы процесса — до 200 млн т N/год. Благодаря биологической фиксации азот переходит в формы, которые могут использовать все растительные, а через них и животные организмы.

Характеристика азотфиксаторов. Организмы, способные к усвоению азота воздуха, можно разделить на группы: 1) симбиотические азотфиксаторы — микроорганизмы, которые усваивают азот атмосферы, только находясь в симбиозе с высшим растением; 2) не симбиотические азотфиксаторы — микроорганизмы, свободно живущие в почве и усваивающие азот воздуха; 3) ассоциативные азотфиксаторы — микроорганизмы, обитающие на поверхности корневой системы злаков, т. е. живущие в ассоциации с высшими растениями.





Важное значение имеют симбиотические азотфиксаторы, живущие в клубеньках корней бобовых растений (клубеньковые бактерии), относящиеся к роду *Rhizobium*. Связывание азота атмосферы возможно только при симбиотической ассоциации микроорганизмов этого вида и высшего растения в основном из семейства Бобовые. Существует большое количество разновидностей (штаммов) клубеньковых бактерий, каждая из которых приспособлена к заражению одного или нескольких видов бобовых растений. Это отражается в их названиях: *Rhizobium lupini* — клубеньковые бактерии люпина и *Rhizobium trifolii* — клубеньковые бактерии клевера и т. д.

Корневые системы бобовых растений обладают специфическими корневыми выделениями. Благодаря этому клубеньковые бактерии скапливаются вокруг корневых волосков, которые при этом скручиваются. Такая способность организмов передвигаться в ответ на узнавание химических продуктов, называется хемотаксисом. В осуществлении контактного взаимодействия микроорганизмов с растением важное значение имеет так называемое лектин-углеводное узнавание растения микроорганизмом. Суть этого в том, что лектин корневых волосков растений прочно связывается с углеводом поверхности бактерий. Бактерии, внедрившиеся в корневой волосок, в виде сплошного тяжа (т. н. инфекционные нити), состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий, проникают в паренхиму корня. Клетки пероцикла начинают усиленно делиться. Возможно, бактерии выделяют гормональные вещества типа ауксина и именно это является причиной разрастания тканей, образуются вздутия — клубеньки. Клетки клубеньков заполняются быстро размножающимися бактериями, но остаются живыми и сохраняют крупные ядра. Бактерии при этом трансформируются сами, увеличиваются в размерах, поэтому их называют *бактероиды*.

Клубеньковые бактерии заражают только полиплоидные клетки корня. Ткань клубеньков, заполненная бактериями, приобретает розовую окраску, так как после заражения в клетках бактерий образуется пигмент, сходный с гемоглобином, — *леггемоглобин*. Этот пигмент связывает кислород воздуха и тем самым предохраняет фермент нитрогеназу от воздействия кислорода. Исследования показали прямую зависимость между содержанием леггемоглобина и скоростью фиксации азота. При отсутствии леггемоглобина азот не усваивается. Информация об образовании леггемоглобина содержится в ДНК ядра клетки высшего растения. Синтезируется клетками растения-хозяина. Однако он образуется после их заражения.

Гены растений, кодирующие образование клубеньков, носят название *nod-GENE* (нодулин-гены). Показано, что скопление бактерий вокруг корня вызывает выделение веществ (возможно олигосахаров), которые активируют т. н. нодулин-белок, индуцирующий транскрипцию нодулин-генов.

Взаимоотношения между высшими растениями и клубеньковыми бактериями обычно характеризуют как симбиоз. Однако на первых этапах заражения





бактерии питаются целиком за счет высшего растения, т. е. практически паразитируют на нем. В этот период рост зараженных растений даже несколько тормозится. В дальнейшем азотфиксирующая способность бактерий увеличивается, и они начинают снабжать азотистыми веществами растение-хозяина, вместе с тем бактерии получают от высшего растения углеводы (симбиоз). По мере дальнейшего развития наступает этап, когда высшее растение паразитирует на клетках бактерий, потребляя все образующиеся там азотистые соединения. В этот период часто наблюдается растворение (лизис) бактериальных клеток.

Благодаря деятельности клубеньковых бактерий часть азотистых соединений из корней бобовых растений диффундирует в почву, обогащая ее азотом. Посев бобовых растений ведет к повышению почвенного плодородия. Гектар бобовых растений в симбиозе с бактериями может перевести в связанное состояние от 100 до 400 кг азота за год. Значение этого трудно переоценить, если учесть, что азотные удобрения наиболее дорогостоящи, а в почве соединения азота содержатся в небольших количествах.

Существуют и другие виды высших растений, у которых наблюдается симбиоз с микроорганизмами. Так, маленький водный папоротник азолла (*Azolla*) находится в симбиотических отношениях с азотфиксирующими цианобактериями. Азолла способна фиксировать до 0,5 кг азота на га в сутки. Некоторые деревья и кустарники (например, ольха, облепиха, лох) имеют в качестве симбионтов бактерии из рода актиномицеты.

Большое значение имеют свободноживущие бактерии — азотфиксаторы. В 1893 г. русским микробиологом С.Н. Виноградским была выделена анаэробная азотфиксирующая бактерия *Clostridium pasteurianum*. В 1901 г. голландский ученый М. Бейеринк выделил две аэробные азотфиксирующие бактерии — *Azotobacter chroococum*, *Azotobacter agile*. Сейчас известен ряд видов *Azotobacter*. Свободноживущие азотфиксаторы могут быть факультативными аэробными или факультативными анаэробными. Для того чтобы эти микроорганизмы осуществляли процесс фиксации азота, необходимо присутствие молибдена, железа и кальция. Особенно важно присутствие молибдена. Свободно живущие азотфиксаторы (*Azotobacter*) усваивают в среднем около 1 г азота на 1 м² в год. Усваивать атмосферный азот способны и многие другие бактерии: клебсиеллы, бациллы и т. д. Особый интерес представляют цианобактерии, вызывающие цветение пресных и океанических водоемов. В ряде стран их разведение практикуется на рисовых полях.

Ассоциативные азотфиксаторы были обнаружены в 70—80-х годах XX в. в лаборатории Д. Доберейнер в Бразилии (1976). Число их видов велико, как велико разнообразие ассоциативных взаимоотношений растений с микроорганизмами. Такие отношения характерны для ризосферных микроорганизмов, т. е. живущих на поверхности корневой системы растений. Часто микробиологи не делают различия между ассоциативными и свободноживущими





азотфиксаторами. Последовательность взаимоотношений с растением-хозяином ассоциативных азотфиксаторов имеет определенное сходство с симбиотическими организмами: хемотаксическое узнавание, лектин-углеводное узнавание и этап установления прочных связей. Отсутствует только этап образования клубеньков. Эффективность азотфиксации ассоциативной микрофлорой меньше по сравнению с симбиотической, но ассоциативные азотфиксаторы продуцируют гормоны роста растений и обладают другими свойствами, положительно влияющими на рост и развитие растений (защита от фитопатогенов, разрушение токсических веществ). Наиболее изучены из этой группы микроорганизмы из рода азоспирилл (*Azospirillum*). Они колонизируют корни злаков и в связи с этим представляет интерес технология их выращивания. Азоспириллы легко инфицируют корневую систему злаков и других растений.

Химизм фиксации атмосферного азота. Конечным продуктом фиксации азота является аммиак. В процессе восстановления азота до аммиака участвует мультиферментный комплекс — *нитрогеназа*. Нитрогеназа состоит из двух компонентов: МоFe-белок и Fe-белок. МоFe-белок молекулярной массой 200—250 КДа содержит молибден, железо и серу (рис. 62). По современным представлениям этот белок осуществляет связывание и восстановление азота. Fe-белок молекулярной массой 50—70 КДа содержит железо и серу. Эта субъединица участвует в транспорте электронов от их доноров (ферредоксин) на МоFe-белок. Источником

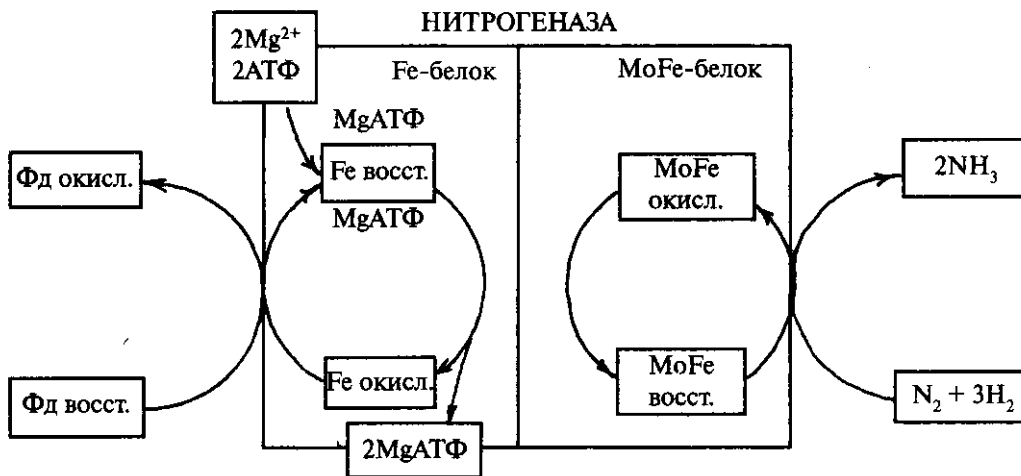
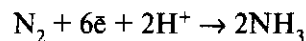


рис. 62

Схема образования аммиака из молекулярного азота при участии нитрогеназы (по Aus Dixon and Wheeler, 1986)

протонов и электронов для восстановления азота служит дыхательная электрон-транспортная цепь. Это указывает на связь усвоения азота атмосферы с процессами дыхания, а также фотосинтеза (источника углеводов). Для восстановления N_2 до NH_3 требуется шесть электронов, согласно уравнению:



Процесс требует АТФ как источника энергии: по расчетам для восстановления одной молекулы N_2 требуется не менее 12 молекул АТФ. Реальные затраты энергии значительно выше и составляют 25—35 молекул АТФ. Нитрогеназа — фермент с низкой субстратной специфичностью, поскольку восстанавливает и другие соединения с тройной связью: цианиды, ацетилен, азиды и др. Особенность нитрогеназы заключается и в том, что для работы фермента требуются анаэробные условия. Вместе с тем в клетках высшего растения кислород необходим для поддержания дыхания. Роль леггемоглобина заключается в связывании O_2 в организме бактерий и создании условий для работы нитрогеназы.

Для образования леггемоглобина необходимы Fe, Cu и Co. Для нормального протекания процесса азотфиксации необходимы Mo и Fe, поскольку они входят в состав фермента нитрогеназы. Молибден выполняет структурную функцию, поддерживая конформацию нитрогеназы, каталитическую, участвуя в связывании азота и переносе электронов, а также индуцирует синтез нитрогеназы. Кобальт необходим в связи с тем, что он входит в состав витамина B_{12} , который вовлекается в процесс биосинтеза леггемоглобина.

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

Как уже отмечалось, фиксирование атмосферного азота может осуществляться и рядом свободноживущих фотосинтезирующих организмов (цианобактериями, серными бактериями). В этом случае донором протонов и электронов может быть или вода, или сероводород.

Открытие азотфиксаторов привело к созданию бактериальных удобрений (нитрагин, ризотрофин, азотобактер и др.). Эти удобрения содержат естественные почвенные организмы и позволяют увеличить накопление биомассы высшими растениями. Перспективность такой технологии в том, что она позволяет частично заменить минеральные удобрения, и таким образом снизить уровень загрязнения, вызванный их интенсивным использованием. Новые перспективы для увеличения эффективности азотфиксации и улучшения азотного питания растений открывает использование достижений геной инженерии. Установлено, что фиксацию азота обеспечивают ферменты — продукты *nif*-генов. В настоящее время практически решена проблема увеличения дозы *nif*-генов у клубеньковых бактерий рода *Rhizobium*. Выполнены работы по переносу *nif*-генов



в другие организмы, поскольку большинство этих генов локализуется на плазмиде. Имеются предпосылки к созданию методами геной инженерии злаковых растений-азотфиксаторов.

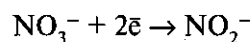
Исследование основ азотфиксации открывает перспективы создания экономных и эффективных технологий фиксации азота воздуха. Технология синтеза аммиака в промышленности предполагает использование катализаторов, поддержание температуры около 500°С и давления 300—350 атм. В клетке этот процесс идет при нормальной температуре, низком давлении и без загрязнения среды обитания.

■ ПИТАНИЕ АЗОТОМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. АЗОТНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Высшие растения поглощают соединения азота из почвы. Основным источником азотного питания для растений являются нитраты и аммиак. Изучение отдельных этапов превращения азотистых соединений, а также исследования, показавшие широкое распространение процессов реутилизации соединений азота, привели к представлению о круговороте азотистых веществ в растительном организме.

Корневые системы растений хорошо усваивают нитраты, которые, поступая в корни растения, подвергаются ферментативному восстановлению до нитритов и далее до аммиака. Этот процесс происходит главным образом в корнях, однако этой способностью обладают и клетки листьев.

Восстановление нитратов до аммиака идет через ряд этапов. На *первом этапе* нитраты восстанавливаются до нитритов при участии фермента нитратредуктазы:



Нитратредуктаза — это фермент с молекулярной массой 200—270 КДа, содержащий в своем составе ФАД, гем и молибден. Фермент локализован в цитозоле, где и протекает процесс восстановления нитратов до нитритов. Донором электронов при этой реакции у грибов является НАДФН, а у растений НАДН. В свою очередь поставщиком этих соединений являются процесс дыхания и отчасти световые реакции фотосинтеза. Именно поэтому восстановление нитратов тесно связано с дыхательным газообменом. Вместе с тем для нормального протекания процесса дыхания растение должно быть достаточно обеспечено углеводами. При искусственном снижении содержания углеводов (выдерживание растений в темноте) нитраты не восстанавливаются, а накапливаются во всех органах растения. При усиленном поступлении нитратов содержание углеводов падает. Интересно, что растения-нитратонакопители, например, некоторые среднеазиатские солянки, содержат мало углеводов и большое количество органических кислот.

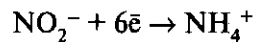




Показано, что нитратредуктаза относится к индуцибельным ферментам. Ее новообразование вызывается присутствием в среде нитратов. Вместе с тем накопление продукта реакции — нитритов репрессирует образование нитратредуктазы. Интересно, что фитогормоны цитокинины также индицируют синтез нитратредуктазы.

На восстановление нитратов большое влияние оказывает свет. Прежде всего, на свету в процессе фотосинтеза образуются углеводы, необходимые для восстановления, а также для дальнейшего превращения нитратов. Вместе с тем для восстановления нитратов могут быть непосредственно использованы продукты, образующиеся в процессе нециклического фотофосфорилирования (НАДФН, АТФ). Свет влияет и на уровень фермента нитратредуктазы. Показано, что при низкой освещенности, дефиците Fe и Mo активность фермента снижается, и нитраты накапливаются в клетке. Восстановление нитратов стимулируется при освещении синим светом. Возможно, это связано с тем, что флавин, который входит в состав нитратредуктазы, поглощает синий свет и активируется им.

Второй этап — восстановление нитратов до аммиака катализируется ферментом нитритредуктазой:



Нитритредуктаза — это фермент с молекулярной массой 60—70 КДа содержит в качестве простетической группы гем. Активность этого фермента значительно выше, чем нитратредуктазы. Нитритредуктаза локализована в хлоропластах листьев или пропластидах корней. Донором электронов в листьях служит восстановленный ферредоксин, который образуется при функционировании на свету ФС I.

Нитриты образуются не только на промежуточной стадии восстановления нитратов. Они, как и нитраты могут поступать в растение из почвы. При этом нитриты также подвергаются восстановлению до аммиака при участии нитритредуктазы. Однако нитриты при накоплении в цитоплазме могут оказаться ядовитыми, поскольку фермент локализован в хлоропластах. Передвижение нитритов в хлоропласты стимулируется Са. При недостатке Са нитриты не восстанавливаются до аммиака и накапливаются в клетках.

Установлено, что в высших растениях, так же как у прокариот и грибов, наряду с восстановлением нитратов до аммиака осуществляется и обратный процесс — окисление аммонийной формы азота в нитратную, что опровергает широко распространенное мнение об исключительно экзогенном происхождении нитратов в растениях (Б.А. Ягодин).

Процесс восстановления нитратов может осуществляться в листьях и корнях растений. Так, древесные растения, черника, люпин и другие восстанавливают нитраты преимущественно в корнях, а в листьях транспортируют в органической





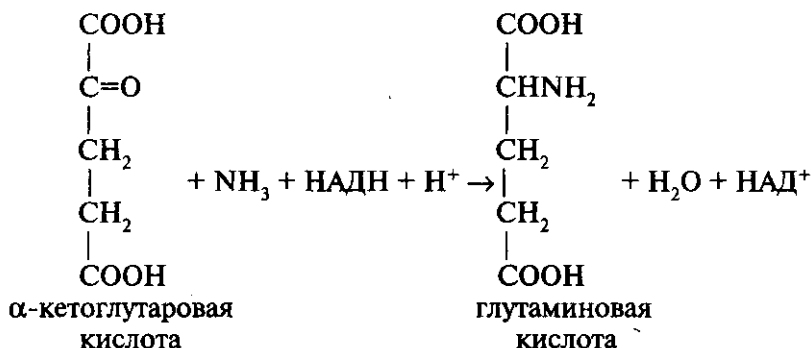
форме. К видам, осуществляющим этот процесс в листьях, относятся свекла, дурнишник, хлопчатник. Однако большинство растений (злаки, бобовые, томаты, огурцы и др.) могут восстанавливать нитраты как в листьях, так и в корнях, что зависит от уровня снабжения нитратами.

Важнейшим источником азотного питания является *аммонийный азот*. При этом он поступает в растения даже быстрее, чем нитраты. Более быстрое поглощение аммиака объясняется тем, что для его использования на построение органических веществ не требуется предварительного восстановления, которое необходимо при питании растений нитратами.

Аммиак представляет собой основное и, по-видимому, единственное соединение, вовлекаемое в процессы азотного обмена. При этом аммиак может быть разного происхождения: непосредственно поступивший из почвы, образовавшийся в результате восстановления нитратов или в результате вторичного распада белка в стареющих органах и клетках. Важно отметить, что накопление аммиака в клетках, как растений, так и животных приводит к нежелательным последствиям и даже отравлению организма. Однако растения обладают способностью обезвреживать аммиак путем присоединения его к органическим кислотам с образованием амидов (глутамина, аспарагина). Этот процесс аналогичен обезвреживанию аммиака животными организмами в виде мочевины.

Существует целая группа растений, накапливающая большое количество органических кислот и с их помощью обезвреживающая аммиак, образуя соли. Это позволило разделить растения на амидные, образующие амиды — аспарагин и глутамин, и аммиачные, образующие соли аммония. Изменяя pH клеточного сока, можно менять направление азотного обмена, превращать растения с амидным типом обмена в аммиачные и наоборот.

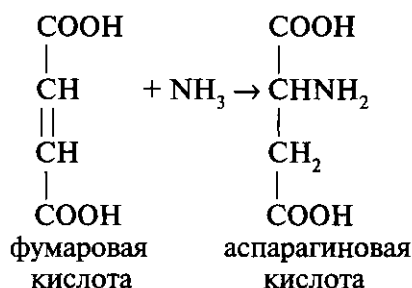
Каковы же пути образования амидов в растениях? В процессе дыхания в качестве промежуточных продуктов образуются органические кислоты, в том числе α -кетоглутаровая и щавелевоуксусная. Эти кислоты в результате реакции прямого восстановительного аминирования присоединяют аммиак:



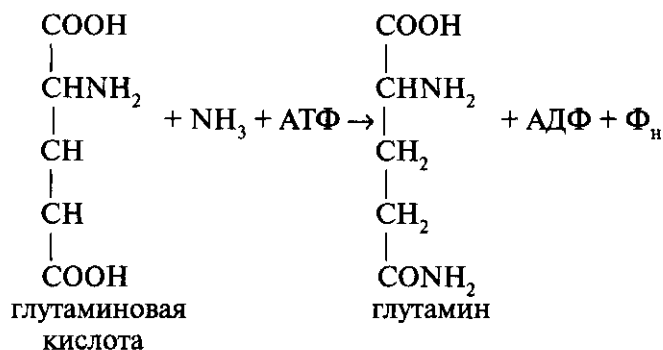


Реакция идет в две стадии. На промежуточном этапе образуется иминокислота. Катализируется реакция ферментом глутаматдегидрогеназой с активной группой НАД. Этот фермент локализован главным образом в митохондриях, так как именно в этих органеллах образуются органические кислоты и восстановленные никотинамидные коферменты, но может содержаться в цитозоле и хлоропластах. Аспарагиновая кислота образуется по аналогии с глутаминовой кислотой путем восстановительного аминирования щавелевоуксусной кислоты при участии фермента аспартатдегидрогеназы. Наконец, путем аминирования пировиноградной кислоты образуется аминокислота аланин.

Кроме того, аспарагиновая кислота может образовываться путем прямого аминирования фумаровой кислоты при участии фермента аспартат-аммиак-лиазы (аспартазы):



Синтез аспарагиновой кислоты стимулируется светом и локализован главным образом в хлоропластах. Глутаминовая и аспарагиновая аминокислоты, присоединяя еще одну молекулу аммиака, дают амиды — глутамин и аспарагин. Амидная группировка предохраняет глутаминовую и аспарагиновую кислоты от обратного отщепления аммиака при окислительном дезаминировании. Для того чтобы амиды образовались, необходимы затраты энергии (АТФ) и присутствие ионов магния. Реакция катализируется ферментом глутаминсинтетазой:





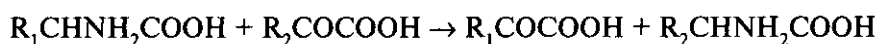
На активность глутаминсинтетазы влияет присутствие катионов: Mg^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} , Ca^{2+} . Фермент обнаружен в цитозоле, но может находиться и в хлоропластах. Образование аспарагина происходит аналогичным путем.

Для образования амидов особенное значение имеет возраст растений. Как правило, чем моложе растение, тем больше его способность к образованию амидов. В более молодых органах (листьях) и даже в более молодых клетках одного и того же органа образование амидов идет интенсивнее. В пасоке и в гутте (сок гуттации) обычно присутствуют амиды. Это показывает, что аммиак, поступивший в растение, может преобразовываться в форму амидов в живых клетках корня.

В тех случаях, когда не хватает углеводов или ослаблена интенсивность дыхания, амиды не образуются и накапливается аммиак. В результате может наступить отравление растений. Относительное количество образовавшегося аспарагина и глутамина и их роль различны в зависимости от вида растений и условий среды. Все же, по-видимому, образование аспарагина преобладает в том случае, когда происходит распад белков в семенах. В клетках корня и листа растущего растения идет, главным образом, образование глутамина. Таким образом, аспарагин — форма обезвреживания аммиака, образовавшегося на пути распада белка (регрессивная ветвь азотного обмена), тогда как глутамин — форма обезвреживания аммиака, используемого на пути синтеза белка (прогрессивная ветвь азотного обмена).

Роль амидов в растении разнообразна. Это не только форма обезвреживания аммиака, это и транспортная форма азотистых соединений, обеспечивающая отток их из одного органа в другие. Наконец, чрезвычайно важно, что амиды и их непосредственные предшественники — глутаминовая и аспарагиновая кислоты — являются материалом для построения многих других аминокислот в процессах переаминирования, а также перестройки их углеродного скелета.

Из 20 аминокислот, входящих в состав белка (протеиногенных), только три, как мы видим, могут образоваться в процессе прямого аминирования. Остальные аминокислоты образуются в процессе переаминирования и взаимопревращения. Каждая из аминокислот, образовавшихся путем прямого аминирования (глутаминовая, аспарагиновая и аланин), является предшественником целой группы аминокислот. Реакции переаминирования были открыты в 1937 г. отечественными биохимиками А.Е. Браунштейном и М.Г. Крицман. При этих реакциях аминокислота от указанных аминокислот обменивается с кетогруппой любой кетокислоты с образованием соответствующей аминокислоты. Эти реакции катализируются специальными ферментами — аминотрансферазами и идут при участии кофермента пиридоксальфосфата (производное витамина B_6):





Полученные путем переаминирования различные аминокислоты за счет перестройки углеродного скелета дают остальные аминокислоты. Таким образом, глутаминовая, аспарагиновая кислоты и их амиды являются как бы донорами аминогруппы. Д.Н. Прянишников называл их воротами, через которые должен пройти аммиак, для того чтобы включиться в остальные аминокислоты и белки.

Растительный организм, в отличие от животного, обладает способностью синтезировать все необходимые ему аминокислоты из неорганических соединений. В этом также выражается его автотрофность. Аминокислоты могут образовываться в разных органах растений — в листьях, корнях, верхушках стебля. Некоторые аминокислоты образуются непосредственно в хлоропластах и здесь используются на образование белка. Наиболее интенсивно синтез белка происходит в меристематических и молодых развивающихся тканях. Интересно, что в отрезанных листьях синтез белка полностью прекращается. Это служит еще одним доказательством, что для синтеза белка нужен какой-то фактор, образующийся в корнях растений. Можно предположить, что это фитогормон, относящийся к группе цитокининов.

Для нормального протекания синтеза белка в растительном организме нужны следующие условия: 1) обеспеченность азотом; 2) обеспеченность углеводами (углеводы необходимы как материал для построения углеродного скелета аминокислот и как субстрат для дыхания); 3) высокая интенсивность и сопряженность процесса дыхания и фосфорилирования. На всех этапах преобразования азотистых веществ (восстановление нитратов, образование амидов, активация аминокислот при синтезе белка и др.) необходима энергия, заключенная в макроэргических фосфорных связях (АТФ); 4) присутствие нуклеиновых кислот. ДНК необходима как вещество, в котором зашифрована информация о последовательности аминокислот в синтезируемой молекуле белка; мРНК — как агент, обеспечивающий перенос информации от ДНК в цитоплазму; тРНК — как обеспечивающая перенос аминокислот к рибосомам; 5) рибосомы — структурные единицы, где происходит синтез белка; 6) белки-ферменты — катализаторы синтеза белка (аминоацил-т-РНК-синтетазы); 7) ряд минеральных элементов (ионы Mg^{2+} , Ca^{2+} и др.).

Образованием белка заканчивается прогрессивная ветвь азотного обмена в растениях, которая преобладает главным образом в молодых растущих органах (первичный синтез белковых веществ). Однако в растениях идет и непрерывный распад белка. опыты с использованием меченого азота ^{15}N позволили исследователю Ф.В. Турчину подтвердить последовательность включения азота в различные соединения, постулированную схемой Прянишникова (рис. 63), и одновременно показать, что обновление белка происходит чрезвычайно быстро. За 48 ч до 60% белка организма синтезируется вновь.

Вторая половина схемы Прянишникова показывает последовательность появления соединений в процессе распада белков (регрессивная ветвь азотного



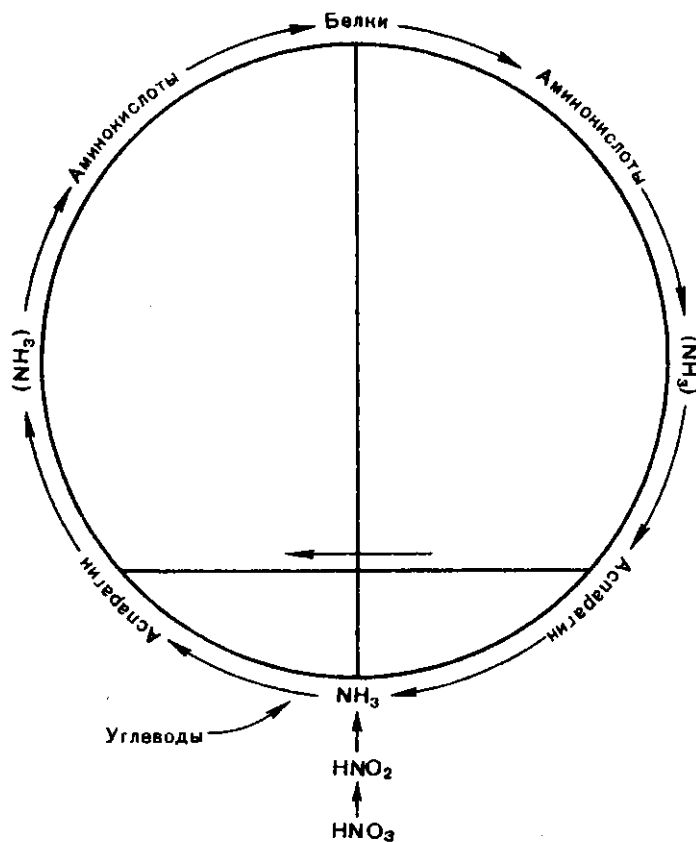


рис. 63

Схема превращения азотистых веществ (по Д.Н. Прянишникову)

обмена). Белки распадаются до аминокислот и далее до аммиака. Аммиак вновь обезвреживается в виде амидов (аспарагин и глутамин). На основе этих соединений образуются аминокислоты. Это позволяет организму синтезировать новый набор аминокислот, который обеспечит построение иных белков со своим специфическим набором и последовательностью аминокислот (вторичный синтез белковых веществ). Анализируя факты, Д.Н. Прянишников подчеркнул, что аммиак — это альфа и омега азотного обмена в растениях, т. е. его начальный и конечный этапы. В условиях, обеспечивающих достаточно высокий уровень синтетических процессов, аммиак представляет собой прекрасный источник азотного питания для растений.



Признание аммиака как источника азотного питания имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Получение удобрений, содержащих аммиачные соли, — процесс более простой и дешевый по сравнению с удобрениями, где азот содержится в форме нитратов.

В целом, оценивая сравнительное физиологическое значение аммиачных и нитратных форм азотных удобрений, необходимо учитывать следующее:

1. Аммиак как источник азотного питания имеет то преимущество, что он быстрее поступает и быстрее используется растением. Однако во избежание аммиачного отравления растения необходимо присутствие в нем достаточного количества углеводов. В силу этого применение аммиачных удобрений в рядки для культур с мелкими семенами не рекомендуется.

2. При внесении различных форм азота важно учитывать реакцию питательной среды: в слабокислой почве лучше поглощаются нитраты, в нейтральной преимущество имеет аммонийная форма. Поэтому для усвоения аммонийного азота большое значение имеет одновременное достаточное снабжение кальцием.

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

4. Наконец, аммиачные и нитратные удобрения оказывают различное влияние на процессы обмена веществ и, как следствие, на качество урожая. При внесении аммиачных форм в растении накапливаются восстановленные соединения, тогда как при нитратных — окисленные. Так, было показано, что внесение аммиачных форм удобрений под махорку позволяет усилить накопление в ней никотина, тогда как внесение нитратов вызывает преимущественное образование органических кислот (А.В. Владимиров).

Опыты, проведенные в стерильных условиях, показали, что в качестве источника азотного питания могут быть использованы растениями и растворимые органические соединения (аминокислоты, амиды и мочевины). Однако их содержание в почве, как правило, очень мало. Для некоторых растений с уклоняющимся типом питания (паразиты, полупаразиты, сапротифы, насекомоядные растения) источником питания может служить органический азот.





РАСТЕНИЯ С УКЛОНЯЮЩИМСЯ ТИПОМ ПИТАНИЯ

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Особую очень интересную физиологическую группу представляют насекомоядные растения. В изучении насекомоядных растений большой вклад внесли работы Ч. Дарвина и академика Н.Г. Холодного. Эти растения принадлежат к разным семействам, растущим в различных географических зонах. По-видимому, насекомоядность выработалась в процессе эволюции как приспособление к произрастанию на почвах, бедных минеральными соединениями (болотных). Листья этих растений имеют хлоропласты и осуществляют питание углеродом путем фотосинтеза. Вместе с тем азот и другие элементы минерального питания они усваивают, переваривая животные организмы (насекомых, в некоторых случаях мелких рыбок). К таким растениям, растущим в нашей полосе, относятся росянка и пузырчатка.

Росянка (*Drosera rotundifolia*) — мелкое растение, растущее на торфяных болотах. На верхней стороне листьев этого растения имеются волоски — щупальца с красной железистой головкой, окруженные прозрачной липкой слизью. Мелкие мухи или муравьи, привлеченные блеском этих капелек, садятся или вползают на лист и прилипают к нему. При этом листья выделяют вещества — алкалоиды (например, конитин), которые парализуют насекомое. Волоски изгибаются и обволакивают насекомое слизью. Как показали исследования Н.Г. Холодного, из тела попавшего насекомого диффундируют вещества, в том числе летучие. Показано, что листья росянки воспринимают даже запахи. Под влиянием механического и химического раздражения края листа загибаются и покрывают свою добычу. Слизь железистых волосков содержит ферменты, напоминающие по составу пищеварительный сок животных, в том числе такие, как амилаза, липаза, нуклеаза, фосфатаза. В слизи также обнаружены кислые полисахариды, состоящие из ксиллозы, маннозы, галактозы. Под влиянием этой смеси веществ насекомые разлагаются и имеющиеся там питательные вещества, соединения азота (в виде аммиака и аминокислот), фосфора, калия, магния и др. усваиваются растением. Поглощение питательных веществ осуществляется через железки, которые прямо соприкасаются с проводящей системой листа. Н.Г. Холодный, исследуя близкий к росянкам полукустарник — росоллист (*Drosophyllum lusitanicum*), показал, что в течение дня листья этого растения переваривают несколько десятков крупных мух.

К семейству росянковых относится также *Dionaea muscipula* — венерина мухоловка (штат Северная Каролина, США). Интересной особенностью этого растения является мгновенное захлопывание листьев. Некоторые ученые считают, что это связано с электрическим возбуждением, вызываемым прикосновением насекомыми.

Наряду с росянковыми встречается **пузырчатка** (*Utricularia vulgaris*), приуроченная к болотистым водоемам. Свое название это растение получило благодаря



наличию ловчих пузырьков. Эти тонкостенные полупрозрачные образования диаметром 2—5 мм расположены на листьях или стеблях. В пузырьках имеется отверстие, по краям которого расположены волоски. От верхнего края отверстия отходит тонкий клапан с железками, выделяющими сахара и клейкое вещество. Волоски представляют собой вместе с тем поглотительные железки, в которые непрерывно поступает вода из полости пузырьков. Отверстие пузырька плотно закрыто клапаном, и с уменьшением количества воды в полости боковые стенки пузырька постепенно втягиваются внутрь. Эти вдавленные внутрь стенки стремятся принять первоначальную форму, однако этому препятствует сила сцепления между молекулами воды. При прикосновении мелких насекомых или рачков клапан открывается, возникающая при этом струя воды увлекает животное внутрь полости, после чего клапан закрывается и животное переваривается протеолитическими ферментами.

■ ПАЗАРЫТЫ И ПОЛУПАЗАРЫТЫ

У полупаразитов (например, представителей семейства Норичниковые) полностью сохранилась фотосинтетическая функция листьев. В связи с этим, так же как насекомоядные растения, они по типу питания углеродом автотрофны. Вместе с тем полупаразиты характеризуются слабым развитием корневой системы и почти полным отсутствием корневых волосков. С помощью корневых присосок они получают воду и питательные вещества из корней растения-хозяина. В качестве растения-хозяина могут использоваться самые различные виды растений. Среди таких полупаразитов распространены погрэмки (*Alectorolophus*), иван-да-марья (*Melampyrum nemorosum*), с помощью выростов внедряющиеся в корни луговых трав. В некоторых случаях полупаразиты полностью лишены корней и присасываются к побегам — омела (*Viscum*). Явление перехода автотрофных видов на гетеротрофное питание получило название *вторичного паразитизма*. По-видимому, в процессе эволюции такая приспособленность возникла в результате невозможности растения обеспечить достаточное поглощение воды (С.П. Костычев).

Паразиты — это растения, которые либо полностью потеряли способность к фотосинтезу (заразиха), либо сохранили ее в малой степени (повилика). Заразиха (*Orobanchе*), главным образом, паразитирует на подсолнечнике и тыквенных, значительно снижая продуктивность этих растений. Семена заразихи прорастают только под влиянием веществ, выделяемых растением-хозяином. Проростки заразихи обладают в высокой степени хемотропизмом и растут по направлению к корню растения-хозяина. При соприкосновении с корнем растения-хозяина верхушка зародышевого корня заразихи внедряется в него, преобразуясь в присоску и выделяя протеолитические ферменты. Заразиха получает от растения-хозяина все необходимые питательные вещества, включая углеводы. На корнях деревьев и кустарников также паразитирует петров крест (*Lathraea squamaria*).





Повилика (*Cuscuta*) — вьющееся растение. При прорастании семян повилки кончик корня изгибается и частично погружается в почву. Нитевидный спиральный проросток вытягивается, и его верхушка производит вращательные движения. Направление движения регулируется химическими веществами, выделяемыми растением-хозяином. Затем корневой конец засыхает, а стебель обвивается вокруг растения-хозяина. С помощью присосок повилика прикрепляется к стеблю и получает от растения-хозяина все необходимые питательные вещества. Повилика часто приводит к гибели посевов культурных растений. Особенный вред она наносит посевам клевера.

■ МИКОТРОФНЫЙ ТИП ПИТАНИЯ

Корни многих растений, как голосеменных, так и покрытосеменных, инфицируются грибами и образуют грибокорень, или микоризу. Таким образом, **микориза** — это ассоциация корня высшего растения и непатогенного гриба. При этом взаимоотношения между высшим растением и грибом носят характер симбиоза, т. е. оба партнера не испытывают страдания и приносят друг другу пользу. Известно, что гриб получает от высшего растения сахара, аминокислоты, витамины группы В. В свою очередь гриб увеличивает доступность и улучшает снабжение высшего растения водой и минеральными веществами, в первую очередь фосфорными соединениями. Показано также, что грибы снабжают растение-хозяин фитогормонами (ауксином и цитокининами). Увеличение содержания фитогормонов в клетках высшего растения способствует быстрому поглощению и усвоению питательных веществ. Имеются данные, что грибы обладают способностью усваивать органические формы азота, труднорастворимые соединения фосфора и таким образом снабжают ими растение. Вместе с тем рост соответствующих грибов усиливается вблизи корневой системы высшего растения.

Способностью к симбиозу с грибами обладают большинство древесных и многие травянистые растения. Грибы, участвующие в образовании микоризы, относятся к базидиомицетам, хитеномицетам и гастромицетам. Обычно грибы инфицируют молодые корни. При этом корневые волоски, как правило, не развиваются. В большинстве случаев инфицированные грибом растения формируют короткие малоразветвленные корни с вздутиями на концах. Считается, что эти особенности вызываются *гормонами*.

■ ПОЧВА КАК ИСТОЧНИК ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Важнейшим свойством почвы является ее плодородие, или способность снабжать растение водой и питательными веществами. **Почва** — это сложное природное тело, которое влияет на жизнь растений различными путями. Система





почва — растение — сложный взаимодействующий комплекс. Расчеты показывают, что запасы питательных веществ в пахотном горизонте достаточно велики, чтобы полностью удовлетворить потребность в них растений. Между тем известно, что во многих случаях внесение небольших доз удобрений оказывает положительное влияние на рост и продуктивность растений. Это объясняется тем, что абсолютное (валовое) содержание того или иного питательного элемента еще не говорит о его доступности для растения.

1 ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ПОЧВЕ И ИХ УСВОЯЕМОСТЬ

Какие же формы питательных веществ являются усвояемыми, доступными для растительного организма? Вопрос этот осложняется тем, что в почве непрерывно идут многочисленные химические и микробиологические процессы, быстро меняющие формы всех питательных веществ. Большое значение имеют и особенности растения. Разные растения обладают различной усвояющей способностью. Это связано с их метаболической активностью и, что особенно важно, с характером корневых выделений. Во многих случаях корневые выделения могут переводить одну форму питательных веществ (плохо усвояемую) в другую (хорошо усвояемую). Так, выделяемые корнями органические кислоты: яблочная, лимонная, щавелевая, а также угольная — растворяют минеральные соединения. Вместе с тем ряд растений выделяют ферменты, которые разлагают органические вещества.

Наиболее доступной формой питательных веществ в почве являются вещества, находящиеся в почвенном растворе. Однако их недостаточно для поддержания нормального роста растений. При выращивании растения на воде, профильтрованной через почву, рост его будет чрезвычайно ослаблен по сравнению с тем, которое выращивалось прямо на почве.

Для питания растений значение имеет физико-химическая, или обменная, поглотительная способность почвы. Это свойство почвы связано с наличием в ней частиц почвенного поглощающего комплекса.

Доступность поглощенных катионов зависит от ряда условий:

1. От степени насыщенности почвы данным катионом. Чем больше данного катиона находится в почве по отношению ко всем другим поглощенным катионам, тем с меньшей силой он удерживается и легче поступает в клетки корня.

2. От насыщенности данным катионом поверхности клеток корня растения. Чем больше эта насыщенность, тем меньше способность клеток корня к его поглощению. Насыщенность клеток катионами зависит от быстроты их продвижения внутрь растения, а также от скорости их использования. Чем интенсивнее протекают в растении процессы обмена веществ, чем больше темпы его роста, тем выше способность к поглощению катионов.





3. От содержания воды в почве. Показано, что обмен ионов между коллоидами почвы и клетками корня осуществляется легче в том случае, когда поверхность соприкосновения увлажнена.

В некоторых случаях растения могут использовать питательные вещества из труднорастворимых соединений. Это относится, прежде всего, к фосфатам.

■ ЗНАЧЕНИЕ КИСЛОТНОСТИ ПОЧВЫ

Кислотность почвы влияет на растворимость, а также усвояемость растением различных питательных веществ. На кислых почвах более усвояемы такие питательные элементы, как фосфор (в определенных условиях), железо, цинк, марганец, бор и др. Вместе с тем большое увеличение кислотности почвы (низкое значение рН) может сильно тормозить рост и даже оказывать повреждающее влияние на растения.

Для каждого вида растений существуют свои границы значения рН, при которых возможен их рост. Оптимальные значения рН для некоторых растений следующие: люпин — 4—5, картофель — 5, овес — 5—6, рожь — 5—6, лен — 5—6, клевер — 6—6,5, горох — 6—7, свекла — 7. Как видно из приведенных данных, для большинства растений наиболее благоприятной является слабокислая (рН = 5—6) или нейтральная (рН = 7) реакция. Значительное изменение значения рН в ту или иную сторону оказывает вредное, а иногда и губительное влияние на растение. Менее вреден сдвиг значения рН почвы в щелочную сторону. Это объясняется тем, что клетки корня растения выделяют CO_2 , а иногда и органические кислоты, которые нейтрализуют избыточную щелочность. Резкий сдвиг реакции почвы в кислую сторону оказывает нежелательные последствия в силу нескольких обстоятельств: прямого повреждающего влияния на поверхностные слои протоплазмы; торможения поступления в клетки корня питательных катионов; перехода в раствор солей алюминия и железа. Последнее переводит фосфорную кислоту в неусвояемую для растений форму, а также оказывает непосредственное ядовитое влияние на растительный организм. Для устранения избыточной кислотности в агрономической практике широко применяется известкование.

■ ЗНАЧЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Почва представляет собой благоприятную среду для развития микроорганизмов. Приблизительные подсчеты показывают, что в 1 г почвы содержится 10^9 бактерий, 10^5 грибов, 10^3 водорослей. Суммарная масса всех микроорганизмов в пахотном слое составляет примерно 6—7 т на 1 га. Естественно, такое колоссальное количество живых организмов оказывает многообразное и разностороннее влияние на процессы, происходящие в почве, и на жизнь высших растений.





Особенно много микроорганизмов развивается около корневых систем — ризосферные микроорганизмы. Число микроорганизмов в прикорневой зоне в 50—100 раз превышает их число вне сферы влияния корневых систем. Это и понятно, так как благодаря выделениям около корневых систем создаются благоприятные условия для их питания. Поскольку корневые выделения различны у разных растений, ризосферные микроорганизмы тоже специфичны.

Под влиянием микроорганизмов происходят как нежелательные процессы, так и полезные. Микроорганизмы могут вызывать заболевания растений и накопление некоторых токсичных веществ, выступать как конкуренты высших растений, поглощая усвояемые питательные вещества. Вместе с тем микроорганизмы участвуют в минерализации органических веществ, переводя их в усвояемую форму. В этой связи органическое вещество почвы является важнейшим резервом питательных веществ для растений. Микроорганизмы осуществляют превращение (окисление, восстановление) ряда неорганических соединений, переводя их в более или, наоборот, менее усвояемую форму. Чрезвычайно полезное значение имеет усвоение азота атмосферы микроорганизмами, что является почти единственным источником азотистых соединений в почве. Важной особенностью микроорганизмов является выделение ряда биотических веществ (витамины, гормоны), которые способствуют росту высшего растения. Многие высшие растения живут в симбиозе с грибами, образуя микоризу, или грибокорень.

На надземных органах растений развивается эпифитная микрофлора. Ее микроорганизмы способствуют росту высшего растения, в данном случае путем снабжения их гормональными веществами. В целом рост высших растений возможен на минеральной питательной среде в стерильных условиях. Однако в присутствии микроорганизмов он идет более интенсивно. Даже при полной обеспеченности всеми питательными веществами в стерильных условиях темпы роста растений снижаются. Это, по-видимому, связано с недостатком гормонов. Внесение извне таких фитогормонов, как ауксины и гиббереллины, в стерильных условиях оказывает особенно благоприятное влияние (А.А. Тарасенко).

■ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Рациональное внесение питательных веществ в виде удобрений — мощный фактор повышения урожайности растений. Особое значение это приобретает при развитии интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур. Однако необходимо учитывать, что завышенные дозы удобрений представляют не только бесполезную их трату, но могут привести к ряду весьма вредных последствий. Прежде всего, это может создать повышенную концентрацию почвенного раствора. Большинство культурных растений чувствительны к этому показателю. Повышение содержания какой-либо питательной соли может





оказать непосредственное токсическое действие на растительный организм. Наконец, повышенное содержание солей в растении может ухудшать качество сельскохозяйственной продукции. Для установления обоснованных норм удобрений необходимо учитывать наличие питательных веществ в почве, потребности данного растения и свойства вносимых удобрений.

Растения резко различаются по содержанию, а следовательно, и по потребности в питательных веществах, по темпам их поступления, по усвояющей способности корневых систем. Растения с растянутым ходом поступления питательных веществ (в течение всего вегетационного периода), как правило, менее требовательны к удобрениям по сравнению с растениями со сжатым периодом поступления. Так, например, растения льна поглощают все необходимые вещества в течение 15 суток. Естественно, именно в этот период лен особенно требователен к содержанию питательных веществ в почве.

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

Важное значение имеет состав корневых выделений. Растения с кислыми корневыми выделениями (такие, как люпин, гречиха, горчица) могут усваивать фосфор из нерастворимой соли $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. Важное значение в этом отношении имеет и повышенная потребность указанных растений в кальции. Обменивая Ca^{2+} на H^+ эти культуры обладают способностью переводить фосфат в растворимую форму. В этом случае можно применять в качестве удобрения фосфоритную муку. Применение фосфоритной муки возможно также на кислых почвах или в сочетании с физиологически кислыми удобрениями.

Известно, что многие питательные соли вносятся с дополнительным ионом, например KCl содержит не только K^+ , но и Cl^- . Между тем Cl^- , хотя и необходим в небольших количествах, однако тормозит синтез крахмала и тем самым ухудшает качество картофеля. Как уже упоминалось, избыточное накопление нитратов в растениях может быть вредно для человека.

Важное значение имеет правильное установление сроков и способов внесения удобрений. Так, с физиологической точки зрения оправдано внесение гранулированных удобрений, создающих местные очаги с повышенной концентрацией питательных веществ. Это, с одной стороны, уменьшает соприкосновение питательных солей с почвой, а с другой — повышает их усвоение растением в результате способности корней расти по направлению питательных веществ (хемотропические изгибы). С физиологической точки зрения весьма существенное значение имеет внесение питательных веществ на протяжении вегетационного периода (подкормки). Это позволяет регулировать соотношение питательных





■ ■ ■ ■ глава IV. КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

веществ в зависимости от фазы развития растения и условий среды. Известно, что в осенний период для озимых культур не рекомендуется вносить азотные удобрения, так как они усиливают ростовые процессы, снижая устойчивость растений.

В осенний период должно быть усилено фосфорное питание. Вместе с тем весной очень благоприятное влияние оказывает подкормка азотом. В ряде случаев полезны внекорневые подкормки, основанные на способности клеток листьев поглощать минеральные соли. В этом случае можно воздействовать непосредственно на процессы, протекающие в листе. Как показывает практика, с помощью внекорневых фосфорных подкормок, проведенных незадолго до уборки, оказалось возможным усилить отток ассимилятов из листьев сахарной свеклы к корнеплодам и тем самым увеличить ее сахаристость (И.В. Якушкин, М.М. Эдельштейн). Ведущими в определении рационального питания растений были и остаются вегетационные и особенно полевые опыты. Именно эти опыты позволяют учесть все составляющие комплекса: почва — растение — удобрения. Поскольку на большинстве почв растения в первую очередь нуждаются в трех элементах питания — азоте, фосфоре, калии, то в простейшем случае опыт может быть заложен по схеме, включающей 5 вариантов: 1) контроль без удобрений; 2) N (внесение азотных удобрений); 3) P (внесение фосфорных удобрений); 4) K (внесение калийных удобрений); 5) NPK (сочетание всех трех видов удобрения).

Полевые опыты обязательно должны проводиться в определенной повторности и результаты подвергаться статистической обработке. Наряду с решением агрономических задач такие опыты могут иметь обучающий характер, и их следует применять как на агробиостанциях вузов, так и на пришкольных участках.

В настоящее время широко применяется метод программирования урожая. Это требует расчета норм удобрений, исходя из заданного урожая. При этом должно учитываться: 1) вынос питательных веществ данной культурой; 2) использование питательных веществ почвы данным растением; 3) нормы удобрений. Важно подчеркнуть при этом, что при планировании урожая той или иной культуры должны быть учтены возможности снабжения водой (транспирационные коэффициенты), а также уровень фотосинтетической деятельности листового аппарата. Наивысшая эффективность удобрений может быть достигнута при оптимальном течении фотосинтеза и достаточном снабжении водой.





Вопросы к главе IV

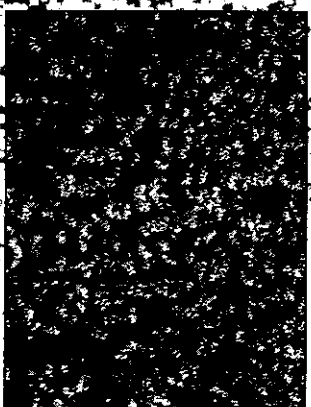
1. Какие основные признаки определяют необходимость данного элемента для жизни растения? Как это можно установить?
2. Какие основные функции выполняют питательные элементы?
3. С чем связана специфическая физиологическая роль фосфора? В состав каких необходимых соединений для жизни растений входит сера?
4. Каковы особенности физиологической роли металлов? Приведите примеры влияния отдельных металлов на активность ферментов.
5. На какие физиологические процессы оказывает влияние K^+ ? В чем специфическая роль Са для зеленых растений?
6. Почему при недостатке Mg нарушается процесс фотосинтеза?
7. Каким образом железо и медь участвуют в процессах фотосинтеза и дыхания?
8. Недостаток железа вызывает хлороз молодых листьев, а недостаток азота — старых. Объясните почему.
9. Что такое антагонизм ионов? Как он проявляется? Каковы его причины?
10. Почему поступление солей через корневую систему зависит от: а) присутствия кислорода; б) интенсивности дыхания; в) света? Какой вывод можно из этого сделать (сравните с вопросами к главе I)?
11. Что такое апопласт и симпласт? Каковы пути и особенности передвижения ионов от поверхности корня до сосудов ксилемы?
12. Где находятся пояски Каспари и как они влияют на передвижение ионов по сосудам ксилемы? Что вызывает десорбцию ионов в сосудах ксилемы?
13. Каково соотношение процессов пассивного и активного поступления ионов в клетки корневой системы в зависимости от возраста растений?
14. Какова физиологическая роль корневой системы? Какие существуют доказательства этого?
15. Какие организмы могут усваивать азот из воздуха? Отметьте отличительные особенности симбиотических азотфиксирующих организмов? Что такое ассоциативные азотфиксаторы?
16. Почему клубеньки на корнях бобовых растений имеют розоватую окраску? Имеет ли это физиологическое значение? Если да, то в чем оно заключается?
17. Каковы основные источники азотного питания высших растений? Каковы специфические особенности действия каждого из них на физиологическую деятельность растений?



■ ■ ■ ■ глава IV. КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

18. Какие основные этапы круговорота азотистых веществ в растении? Что позволило Д. Н. Прянишникову постулировать, что аммиак — это альфа и омега азотистого обмена в растениях?
19. Каковы основные особенности восстановления нитратов и нитритов?
20. Какие ферменты участвуют в восстановлении нитратов? Почему одни из них называются индуцибельными?
21. Восстановление нитратов до аммиака ускоряется на свету. С чем это связано?
22. Какова роль бобовых растений в обеспечении урожая последующих культур?
23. Какие свойства почвы и растения необходимо учитывать при внесении удобрений?





ПЕРЕДВИЖЕНИЕ

ЖИВАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

ПО РАСТЕНИЮ





глава V.....

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ПО РАСТЕНИЮ

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

Большую роль в изучении путей передвижения отдельных питательных веществ сыграл прием кольцевания растений. Этот прием заключается в наложении кольцевых вырезок на стебель растения; при этом кора (флоэма) удаляется, а древесина (ксилема) остается неповрежденной. С помощью этого приема еще в конце XVII в. итальянским исследователем М. Мальпиги было показано, что восходящий ток воды с минеральными веществами идет по ксилеме, нисходящий ток органических веществ из листьев — по элементам флоэмы. Вывод этот был сделан М. Мальпиги на основании того, что над кольцевой вырезкой листья оставались тургесцентными, несмотря на удаление коры, в них продолжала поступать вода. Ток органических веществ приостанавливался, и это приводило к образованию над вырезкой утолщения (наплывов). Ряд уточнений в вопрос о путях и направлении передвижения веществ по растению внесли исследования с применением меченых атомов.

В настоящее время ученые считают, что система транспорта у растений включает внутриклеточный, ближний и дальний транспорт. *Ближний* транспорт — передвижение веществ между клетками внутри органа по неспециализированным тканям, например по апопласту или симпласту. *Дальний* транспорт — это перемещение веществ между органами по специализированным тканям — проводящим пучкам, т. е. по ксилеме и флоэме. Вместе ксилема и флоэма образуют проводящую систему, которая пронизывает все органы растения и обеспечивает непрерывную циркуляцию воды и веществ.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ

■ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

(ВОСХОДЯЩИЙ ТОК)

Использование меченого фосфора позволило установить, что передвижение солей идет быстрее при усилении транспирации и замедляется при уменьшении этого процесса. Если листья закрыть полиэтиленовыми пакетами, то транспирация





задержится, и скорость перемещения соответственно уменьшится. Эти опыты подтвердили, что передвижение питательных веществ в восходящем направлении идет по сосудам ксилемы вместе с водой.

Однако скорость переноса растворенных веществ по ксилеме может отличаться от скорости передвижения воды. Это обстоятельство связано с тем, что растворенные вещества могут адсорбироваться стенками сосудов, а также передвигаться в радиальном направлении. В этом отношении интересные результаты были получены в опытах, где на определенном промежутке стебля кору (флоэму) тщательно отделяли от ксилемы. Между корой и ксилемой прокладывали вошпеную бумагу. Подготовленное таким образом растение помещали на питательную смесь, содержащую меченый калий. После пятичасовой экспозиции анализировались отдельные участки стебля. Оказалось, что передвижение калия в восходящем направлении идет главным образом по ксилеме. Вместе с тем в отщепленных участках флоэмы также было обнаружено некоторое количество калия. Из этого следует, что в небольшом количестве восходящий ток идет и по ситовидным трубкам. Там, где расщепление не проводилось, калий почти равномерно распределялся между ксилемой и флоэмой, что служит доказательством перемещения калия в радиальном направлении.

Таким образом, основной ток минеральных солей из корневой системы происходит по ксилеме. Поскольку между ксилемой и флоэмой существует постоянный обмен, часть веществ может передвигаться и по флоэме. Между проводящими элементами ксилемы и флоэмы располагаются живые клетки камбия, и растворенные вещества из сосудов ксилемы частично поступают в клетки камбия. Последние оказываются своего рода регуляторами количества и состава растворенных питательных веществ, передвигающихся по ксилеме. Если какого-либо элемента слишком много в восходящем токе ксилемы, то он аккумуляруется клетками камбия. Они же могут служить и источником недостающих элементов питания, передавая их по мере необходимости в ксилемный сок.

Передвижение питательных веществ по ксилеме в восходящем направлении — это пассивный процесс, мало связанный с процессами обмена. Понижение температуры и даже умерщвление стебля горячим паром не прекращают передвижения по ксилеме и почти не сказываются на его скорости. Вместе с тем направление и распределение питательных веществ, передвигающихся по сосудам ксилемы, по органам растения, зависит не только интенсивности транспирации, но и напряженности процессов обмена веществ, происходящих в данном органе. Опыты, проведенные с использованием меченого фосфора, показали, что чем выше расположен лист, чем он моложе, чем интенсивнее в нем процесс обмена, тем быстрее происходит использование питательных веществ и тем больше его аттрагирующая (притягивающая) способность. Одним из факторов, влияющих на распределение питательных веществ, являются фитогормоны. Показано, что удаление верхушки растения вызывает равномерное распределение





меченого фосфора по всем листьям независимо от их возраста, что связано с содержанием фитогормонов.

■ КРУГОВОРОТ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ. РЕУТИЛИЗАЦИЯ

Растительный организм, в отличие от животного, характеризуется большой экономностью в использовании питательных веществ. Это выражается в способности растений к реутилизации (повторному использованию) основных элементов минерального питания. Особенно подвижны в растениях соединения фосфора. Интересные результаты были получены в опытах с кукурузой. Проростки кукурузы в возрасте 10 суток переносили на питательную среду, содержащую ^{32}P . Затем в каждом вновь появившемся листе определяли соотношение ^{31}P и ^{32}P . Оказалось, что оно во всех листьях одинаково, так как отток фосфора шел из более старых в молодые листья. Дальнейшие исследования показали, что повторному использованию подвергается большинство элементов минерального питания, в том числе азот, сера, калий, магний и др. Однако есть элементы, которые практически не реутилизуются. К ним относятся кальций и бор. Это связано с малой подвижностью и плохой растворимостью соединений, в состав которых входят эти элементы.

Каждый лист растения проходит свой цикл развития. Лист растет, достигает максимального размера, затем начинаются процессы старения, наконец лист отмирает. На протяжении всей жизни в него поступают питательные вещества. Одновременно происходит отток веществ. В период физиологической молодости листа количество соединений, содержащих элементы минерального питания, в нем увеличивается, поскольку скорость притока веществ заметно превышает скорость оттока. Затем на короткий период эти два процесса (приток и отток) уравниваются друг друга. По мере старения листа начинает преобладать отток. Во время листопада отток питательных веществ идет интенсивно из всех листьев.

Если питательные вещества, содержащие минеральные элементы, передвигаются из корневой системы в надземные органы в основном по ксилеме, то их отток из листьев идет по флоэме. Распространяясь в радиальном направлении из проводящих элементов флоэмы, питательные вещества переходят вновь в сосуды ксилемы и с восходящим током направляются к более молодым органам и листьям. Следовательно, элементы питания совершают круговорот по растению. Переход из нисходящего тока (по флоэме) в восходящий ток (по ксилеме) может происходить в разных точках стебля. Повторное использование растительным организмом отдельных элементов оказывает влияние на их распределение. В растении существуют два градиента распределения минеральных веществ. Для элементов, подвергающихся повторному использованию, характерен базипетальный градиент распределения, т. е. чем выше расположен лист и чем он моложе, тем больше в нем





При анализе трансгенных растений оказалось, что действительно сахароза на пути к ситовидным трубкам передвигается по апопласту. Так, трансгенные томаты содержали в апопласте инвертазу, что приводило к гидролизу сахарозы, и она не поступала во флоэму. Соотношение апопластного или симпластного пути зависит от вида растения, транспортируемого сахара, типа сопутствующих клеток, числа плазмодесм. По апопласту главным образом передвигается сахароза, при этом отмечается малое количество плазмодесм в клетках флоэмы. По симпласту транспортируется не только сахароза, но и другие сахара (например, рафиноза и др.), а в клетках флоэмы наблюдается много плазмодесм. Путь ближнего транспорта зависит и от условий. Показано, что при низкой температуре и засухе симпластный транспорт заменяется на апопластный. Все это позволяет считать, что паренхимный транспорт осуществляется не только через плазмодесмы, но и по свободному пространству. Причем у одних растений преобладает апопластный транспорт, у других — симпластный.



рис. 64

Электронно-микроскопическая фотография фрагментов клеток флоэмы. Клеточная оболочка и плазмалемма сопровождающих клеток имеют выросты (по Н.В. Парамоновой)





Клетки флоэмных окончаний (передаточные) усиленно абсорбируют сахара и аминокислоты. Отличительной особенностью передаточных клеток являются многочисленные выросты клеточных стенок (рис. 64). Благодаря выростам, направленным внутрь клеток, поверхность плазмалеммы возрастает. Одновременно это увеличивает емкость свободного пространства и создает благоприятные условия для абсорбции веществ. Предполагается, что сахароза, образовавшаяся в клетках мезофилла листа, десорбируется в свободное пространство (апопласт). Выходя из паренхимных клеток в свободное пространство, сахароза расщепляется находящимся там ферментом инвертазой на гексозы. Гексозы передвигаются по апопласту к передаточным клеткам проводящих пучков по градиенту концентрации. При соприкосновении с паренхимными передаточными клетками флоэмы они снова превращаются в сахарозу. Частично сахароза из клеток мезофилла к проводящим пучкам может, по-видимому, передвигаться и по плазмодесмам (симпластный транспорт).

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

■ ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ ПО ФЛОЭМЕ — ФЛОЭМНЫЙ ТРАНСПОРТ

Структура флоэмы. Дальний транспорт органических питательных веществ в нисходящем направлении осуществляется в основном по флоэме. Это положение получило подтверждение в опытах с мечеными атомами. Так, при нанесении ^{32}C на листья в случае, если флоэму отщепляли от ксилемы и между ними прокладывали вощеную бумагу, меченый фосфор обнаруживался только во флоэме. Эти опыты подтвердили, что нисходящий ток как органических, так и минеральных веществ осуществляется именно по флоэме. На протяжении эволюции проводящая система растений постепенно изменялась. У мхов для передвижения ассимилятов служат просто удлиненные клетки. У водорослей поперечные стенки клеток перфорированы. По мере дальнейшей эволюции образуются ситовидные трубки, составленные из отдельных члеников.

В отличие от ксилемы флоэма представляет собой совокупность живых клеток. В ее состав входит несколько типов специализированных клеток: ситовидные трубки или ситовидные клетки (у голосеменных и низших сосудистых растений), клетки-спутницы, передаточные клетки.





Ситовидные трубки представляют собой вертикальные ряды вытянутых в большинстве случаев цилиндрических клеток с тонкими клеточными оболочками. Отдельные клетки (членики) отделены друг от друга ситовидными пластинками, пронизанными многочисленными порами, через которые проходят цитоплазматические тяжи.

Ситовидные трубки образуются из клеток камбия и в первое время не отличаются от других клеток флоэмы. Они содержат подвижную цитоплазму с многочисленными рибосомами, пластиды, митохондрии. В центре имеется вакуоль, окруженная тонопластом. По мере развития структура ситовидных трубок претерпевает значительные изменения: распадается ядро; уменьшаются размеры и количество пластид и митохондрий; исчезает тонопласт. На месте вакуоли образуется центральная полость. Цитоплазма располагается в пристенном слое. Отдельные продольные тяжи цитоплазмы пронизывают центральную полость (рис. 65). В полости располагаются сгустки округлой формы, по-видимому, это скопления микротрубочек. Одновременно с этими изменениями в ситовидных пластинках образуются поры, через которые проходят тонкие тяжи цитоплазмы (филаменты). По-видимому, именно в этот период ситовидные трубки служат местом транспорта веществ. По мере старения в порах ситовидных пластинок откладывается углевод каллоза. Каллоза, сужая просветы пор, затрудняет передвижение веществ. Каллоза синтезируется ферментом на плазматической мембране и откладывается между клеточной стенкой и мембраной. Предполагают, что в активно функционирующих элементах каллоза выполняет защитную роль.

Кроме каллозы в порах ситовидных пластинок, а также в пространстве ситовидной трубки обнаружен флоэмный белок (Ф-белок). В зависимости от вида растения и фазы развития белок может быть разной формы (фибрилярным, глобулярным и др.). Синтезируется в клетках-спутницах. Предполагают, что Ф-белок не только участвует в транспорте органических веществ и предохраняет от потери флоэмного сока при повреждении, но и помогает противостоять высокому давлению, которое испытывают ситовидные трубки. У древесных растений отдельные элементы флоэмы функционируют всего один год. По мере образования новых листьев отток из них идет по вновь образовавшимся ситовидным элементам.

К каждой клетке ситовидной трубки примыкает богатая цитоплазмой клетка-спутница (у голосеменных — альбуминовые клетки). Эти клетки содержат крупное ядро и ядрышко, многочисленные митохондрии и рибосомы. Было показано, что клетки-спутницы имеют высокую метаболическую активность и снабжают ситовидные трубки АТФ. Клетки-спутницы и ситовидные трубки связаны между собой многочисленными плазмодесмами. В процессе онтогенеза они возникают из одной меристематической клетки. Клетки-спутницы участвуют в загрузке флоэмы и в передвижении ассимилятов. Также показано, что они необходимы для дифференциации ситовидных трубок. Ситовидные трубки и клетки-спутницы окружены паренхимными (передаточными) клетками.



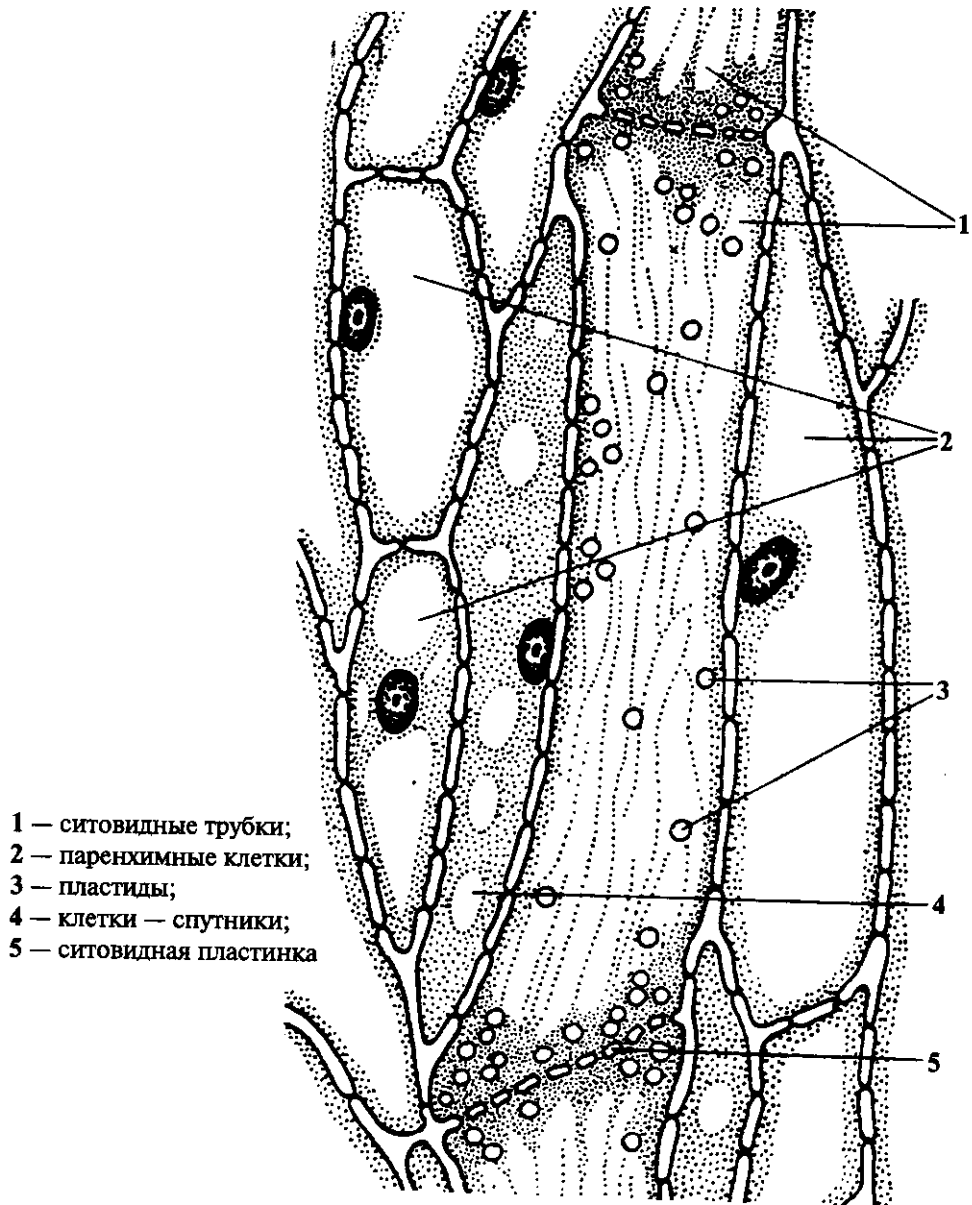


рис. 65
Флоэма





Состав флоэмного экссудата. Применение ряда методов позволило определить, в какой форме вещества передвигаются по флоэме:

1. Большое значение имела разработка метода получения флоэмного сока с помощью сосущих насекомых — афид, которые погружают хоботок в ситовидную трубку. Если тело насекомого отрезать, из хоботка будет вытекать флоэмный сок, который и подвергается анализу.

2. Использование $^{14}\text{CO}_2$ позволило проводить анализ меченых соединений непосредственно в проводящих элементах флоэмы.

Концентрация флоэмного экссудата колеблется в пределах от 8 до 20%. 90% или более всех веществ, передвигающихся по флоэме, составляют углеводы. Основной транспортной формой углеводов служит сахароза ($\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$). В опытах А.Л. Курсанова и М.В. Туркиной уже через 5 мин после начала ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ в проводящих пучках обнаруживалась именно сахароза. Вместе с тем у некоторых видов наряду с сахарозой транспортной формой углеводов служат олигосахара (раффиноза, стахиоза), а также некоторые спирты (маннитол, сорбитол). Моносахара (глюкоза и фруктоза) составляют малую долю передвигающихся углеводов. Как уже упоминалось, образование сахарозы происходит в паренхимных клетках флоэмы. Сахароза активно, с затратой энергии, секретруется в ситовидные трубки. Ситовидные трубки лишены ферментов, разлагающих сахарозу (инвертазы), что и определяет сохранность этого соединения на всем пути его транспорта. По флоэме и в нисходящем направлении может идти передвижение и других питательных веществ как в виде минеральных, так и органических соединений при их оттоке из стареющих органов в процессе реутилизации. Азотистые вещества при их повторном использовании транспортируются по флоэме в виде аминокислот и амидов. Во флоэмном соке обнаружены также низкомолекулярные белки, органические кислоты, витамины, фитогормоны. Отличительной особенностью флоэмного сока является слабощелочная реакция ($\text{pH} = 8,0\text{—}8,5$), высокая концентрация АТФ и ионов K^+ .

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

Скорость передвижения по флоэме. Влияние условий. Скорость передвижения веществ по флоэме определяли, наблюдая за быстротой распространения меченых соединений. Оказалось, что скорость передвижения в ситовидных трубках достаточно высока и составляет в среднем 50—100 см/ч. У разных групп растений этот показатель может несколько варьировать. У одного и того же растения различные органические вещества могут передвигаться с разной скоростью.



Значительное влияние на скорость передвижения оказывают условия внешней среды. В отличие от перемещения по ксилеме на транспорт веществ по флоэме влияют все факторы, изменяющие напряженность процессов обмена веществ. Передвижение по флоэме зависит от температуры. Это можно проследить на опытах, в которых пластинки листа погружали в раствор сахарозы, а черешки заключали в специальную муфту и подвергали воздействию различных температур. Оказалось, что оптимальная температура колеблется между 20 и 30°C. Дальнейшее повышение температуры уже тормозит отток ассимилятов из пластинки листа. Отношение к резкому охлаждению флоэмы у разных растений неодинаково. У южных растений (фасоль) полностью приостанавливается транспорт при температуре 1—2°C, тогда как у сахарной свеклы подобное охлаждение лишь замедляет передвижение.

Условия минерального питания оказывают заметное влияние на транспорт веществ по флоэме. Особенно много исследований посвящено влиянию бора. Показано, что под влиянием бора скорость передвижения сахарозы заметно возрастает. Возможно, это связано с образованием комплексных соединений бора с углеводами. Скорость передвижения ассимилятов ускоряется также под влиянием фосфора. Фосфорилированные формы сахаров передвигаются быстрее. Скорость передвижения меняется под влиянием калия. В последнее время появилась гипотеза, согласно которой калий поддерживает мембранный потенциал в ситовидных пластинках и тем самым способствует передвижению ассимилятов.

Передвижение веществ по флоэме тормозится в присутствии всех метаболических ингибиторов, таких, как азид натрия, йодацетат, динитрофенол и др. Транспорт по флоэме ускоряется при добавлении АТФ. Все эти данные указывают на тесную связь между передвижением веществ по флоэме и метаболизмом.

Механизм флоэмного транспорта. Этот вопрос представляется наиболее сложным. Еще в 1930 г. Э. Мюнх выдвинул гипотезу «массового тока», согласно которой по ситовидным трубкам из одного членика в другой через поры движется жидкость с растворенными веществами. Движущей силой этого потока является тургорное давление (потенциал давления). Клетки, в которых образуются сахара (донор), характеризуются высокой концентрацией клеточного сока и высоким тургорным давлением, а клетки, в которых сахара потребляются, — низким тургорным давлением (акцептор). Если эти клетки соединены между собой, то жидкость должна перетекать из клеток с высоким давлением в клетки с низким давлением. Все сказанное можно представить в виде схемы (рис. 66).

Гипотеза Мюнха в последнее время приобрела сторонников, однако она не согласуется с многими факторами. Далекое не всегда передвижение идет по градиенту тургорного давления (в сторону его уменьшения). Так, эта гипотеза не позволяет объяснить интенсивную переборску ассимилятов из опадающих



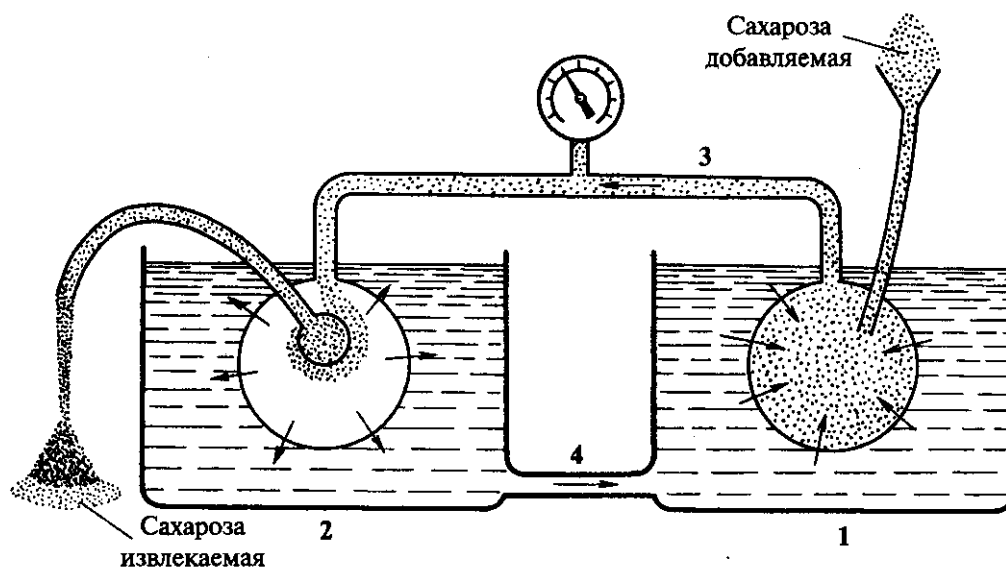


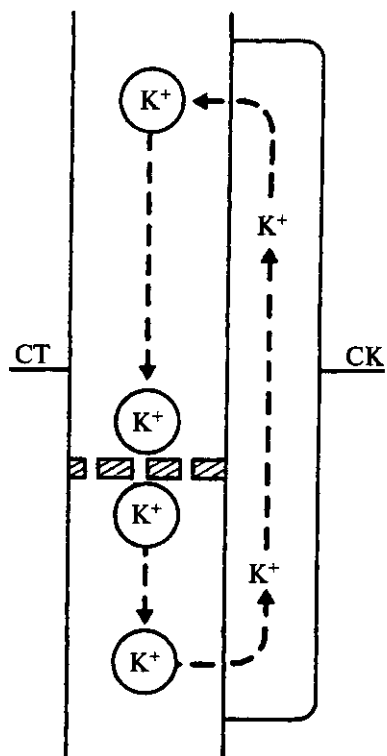
рис. 66

Схема перетекания раствора под давлением (по Мюнху):

- | | |
|--------------------------------------|-------------|
| 1 — соответствует тканям листа; | 3 — флоэма; |
| 2 — тканям, потребляющим ассимиляты; | 4 — ксилема |

листьев или завядающих лепестков цветка, которые обладают, естественно, низким тургорным давлением. Расчеты показывают также, что для передвижения раствора сахарозы с той скоростью, которая наблюдается в ситовидных трубках, нужна сила, значительно превосходящая силу тургорного давления, развиваемую в клетках-донорах.

Альтернативной является гипотеза, согласно которой передвижение органических веществ идет с затратой энергии. По данным А.Л. Курсанова, существует взаимосвязь между флоэмным транспортом и напряженностью энергетического обмена. Источником энергии для транспорта веществ может быть АТФ, образовавшаяся как в самих ситовидных элементах, так и, главным образом, в клетках-спутницах. Показано, что клетки-спутницы характеризуются исключительно высокой интенсивностью дыхания и окислительного фосфорилирования. Однако механизм активного транспорта веществ, проходящего с затратой энергии, еще не ясен. Высказываются соображения, что периодические сокращения белковых тяжей ситовидных трубок могут способствовать перемещению веществ в определенном направлении. Электронно-микроскопические исследования показали наличие белковых нитей и в порах ситовидных пластинок.



■ рис. 67
Ситовидная пластинка и возникающий электрический потенциал (по А.Л. Курсанову):
СТ — ситовидная трубка;
СК — клетки-спутники

Возможно, что эти белковые тяжи способны к перистальтическим сокращениям, что и вызывает проталкивание ими раствора или особых гранул-носителей, на которых сконцентрированы ассимиляты. Конечно, эти перистальтические сокращения требуют затраты энергии.

Ряд исследователей (Спаннер) придает значение электроосмотическим явлениям. Согласно этой гипотезе, на каждой ситовидной пластинке возникает электрический потенциал. Возникновение электрического потенциала связано с циркуляцией ионов K^+ . Предполагается, что K^+ активно (с затратой энергии АТФ) поглощается выше ситовидной перегородки и проникает через нее в нижний членник. По другую сторону перегородки ионы K^+ пассивно выходят в сопровождающую клетку. Активное поступление K^+ с одной стороны ситовидной трубки обеспечивается тем, что ассимиляционный поток обогащает ситовидную трубку АТФ именно с той стороны, к которой он первоначально подходит. Возникающий на каждой ситовидной пластинке электрический потенциал и является движущей силой потока сахарозы по флоэме (рис. 67).

Важно отметить, что флоэма, имеет и вторую функцию — распространение импульсов возбуждения, что может являться одним из механизмов, обеспечивающих транспорт (В.А. Опритов). Д. Фенсом выдвинута гипотеза, что транспорт ассимилятов по флоэме осу-

ществляется с помощью нескольких механизмов. Основное значение при этом придается тем механизмам, которые были рассмотрены, т. е. перетеканию раствора под давлением, электроосмотической гипотезе и передвижению, связанному с перистальтическим сокращением белковых тяжей. Каждый из этих механизмов может осуществляться и усиливаться при отсутствии условий для функционирования других.

Важное значение имеет направление движения и распределение ассимилятов. Оно во многом определяется интенсивностью использования веществ, потребностями того или иного органа, интенсивностью его роста, иначе говоря,



«запросом». Потребляющие ассимиляты органы как бы притягивают к себе питательные вещества, являются аттрагирующими центрами. Значение в распределении питательных веществ в растении имеют фитогормоны. Транспорт питательных веществ идет в направлении к тем органам, которые характеризуются большим содержанием фитогормонов, в частности ауксинов и цитокининов. Обработка отдельных органов растений ауксином вызывает усиление притока к ним различных органических веществ. Влияние фитогормонов на передвижение ассимилятов связано с усилением напряженности энергетического обмена (Н.И. Якушкина). Направление передвижения ассимилятов несколько ограничено расположением производящих их органов, а именно листьев. Показано, что листья, расположенные по разные стороны стебля, а также различные по ярусу (верхние и нижние), снабжают продуктами фотосинтеза разные части и органы растения. Так, известно, что плоды томатов и других растений снабжаются ассимилятами, главным образом образовавшимися в листьях, расположенных в непосредственной близости от них.





Вопросы к главе V

1. По каким тканям передвигаются минеральные питательные вещества? От чего зависит скорость и направление их передвижения?
2. Образовавшиеся в хлоропластах ассимиляты передвигаются по направлению к сосудам флоэмы. Какие превращения претерпевают они на этом пути? Каков механизм этого транспорта? его локализация?
3. Каковы особенности строения флоэмы?
4. В какой форме органические вещества передвигаются по флоэме? Каков состав флоэмного экссудата? Укажите методы его определения.
5. Какие из элементов минерального питания влияют на транспорт органических веществ по флоэме?
6. Какие факторы оказывают влияние на передвижение веществ по флоэме и по ксилеме? Какой вывод можно из этого сделать?
7. Какое значение для транспорта питательных веществ имеют донорно-акцепторные отношения? Какую роль в этом играют фитогормоны?
8. Какие существуют гипотезы, объясняющие механизм флоэмного транспорта?



глава VI

**ВЫХАНИЕ
РАСТЕНИЙ**

.....

.....

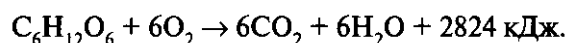




веществе, высвобождается, — это дыхание и брожение. **Дыхание** — это аэробный окислительный распад органических соединений на простые неорганические, сопровождаемый выделением энергии. Брожение — анаэробный процесс распада органических соединений на более простые, сопровождаемый выделением энергии. В случае дыхания акцептором электрона служит кислород, в случае брожения — органические соединения. Процессы, входящие в энергетический цикл, имеют настолько важное значение, что в XX в. возникла наука биоэнергетика, изучающая молекулярные и субмолекулярные основы трансформации энергии.

■ ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ДЫХАНИЯ

Суммарное уравнение процесса дыхания:



Не вся энергия, высвобождаемая при дыхании, может быть использована в процессах жизнедеятельности, а только та, которая аккумулируется в АТФ. Синтезу АТФ во многих случаях предшествует образование разности электрических зарядов на мембране, что, в свою очередь, связано с разностью концентраций ионов водорода (протонный градиент или электрохимический градиент ионов H^+ — $\Delta\mu H^+$) по разные стороны мембраны. Согласно современным представлениям, не только АТФ, но и $\Delta\mu H^+$ служат источниками энергии для различных процессов жизнедеятельности клетки (В.П. Скулачев). Обе формы энергии могут быть использованы на процессы синтеза (химическая работа), ноступления и передвижения веществ, движение (механическая работа), создание разности потенциалов между цитоплазмой и внешней средой (электрическая работа). Энергия, не накопленная в $\Delta\mu H^+$ и АТФ, в основном рассеивается в виде тепла и для растения является бесполезной. Выделение энергии в виде тепла приводит к уменьшению упорядоченности структур, т. е. к возрастанию энтропии.

■ ЗНАЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЯ

Дыхание — один из важнейших процессов обмена веществ растительного организма. Выделяющаяся при дыхании энергия тратится как на процессы роста, так и на поддержание в активном состоянии уже закончивших рост органов растения. Вместе с тем значение дыхания не ограничивается тем, что это процесс, поставляющий энергию. Дыхание, подобно фотосинтезу, сложный окислительно-восстановительный процесс, идущий через ряд этапов. На его промежуточных стадиях образуются органические соединения, которые затем используются в различных метаболических реакциях. К промежуточным



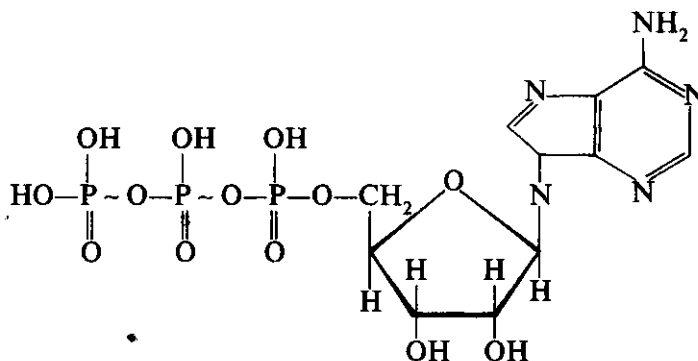


■ ■ ■ ■ глава VI. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

соединениям относят органические кислоты и пентозы, образующиеся при разных путях дыхательного распада. Таким образом, процесс дыхания — источник многих метаболитов. Несмотря на то, что процесс дыхания в суммарном виде противоположен фотосинтезу, в некоторых случаях они могут дополнять друг друга. Оба процесса являются поставщиками как энергетических эквивалентов (АТФ, НАДФН), так и метаболитов. Как видно из суммарного уравнения, в процессе дыхания образуется также вода. Эта вода в крайних условиях обезвоживания может использоваться растением и предохранить его от гибели. В некоторых случаях, когда энергия дыхания выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. В этой связи при рассмотрении процесса дыхания надо помнить, что не всегда усиление процесса дыхания является полезным для растительного организма.

■ АДЕНОЗИНТРИФОСФАТ. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

Процессы обмена вещества включают в себя реакции, идущие с потреблением энергии, и реакции с выделением энергии. В некоторых случаях эти реакции сопряжены. Однако часто реакции, в которых энергия выделяется, отделены в пространстве и во времени от реакций, в которых она потребляется. В процессе эволюции у растительных и животных организмов выработалась возможность хранения энергии в форме соединений, обладающих богатыми энергией связями. Среди них центральное место занимает аденозинтрифосфат (АТФ). АТФ представляет собой нуклеотидфосфат, состоящий из азотистого основания (аденина), пентозы (рибозы) и трех молекул фосфорной кислоты. Две конечные молекулы фосфорной кислоты образуют макроэргические, богатые энергией связи (рис. 69). В клетке АТФ содержится, главным образом, в виде комплекса



■ рис. 69

Структура АТФ



с ионами магния. Аденозинтрифосфат в процессе дыхания образуется из аденозиндифосфата и остатка неорганической фосфорной кислоты (Φ_n) с использованием энергии, освобождающейся при окислении различных органических веществ: $\text{АДФ} + \Phi_n \rightarrow \text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$. При этом энергия окисления органических соединений превращается в энергию фосфорной связи.

В 1939—1940 гг. Ф. Липман установил, что АТФ служит главным переносчиком энергии в клетке. Особые свойства этого вещества определяются тем, что конечная фосфатная группа легко переносится с АТФ на другие соединения или отщепляется с выделением энергии, которая может быть использована на физиологические функции. Эта энергия представляет собой разность между свободной энергией АТФ и свободной энергией образующихся продуктов (ΔG). ΔG — это изменение свободной энергии системы или количество избыточной энергии, которая освобождается при реорганизации химических связей. Распад АТФ происходит по уравнению: $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АДФ} + \Phi_n$, при этом происходит как бы разрядка аккумулятора, при $\text{pH} = 7$ выделяется $\Delta G = -30,6$ кДж. Этот процесс катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФаза).

Равновесие гидролиза АТФ смещено в сторону завершения реакции, что и обуславливает большую отрицательную величину свободной энергии гидролиза. Это связано с тем, что при диссоциации четырех гидроксильных группировок при $\text{pH} = 7$ АТФ имеет четыре отрицательных заряда. Близкое расположение зарядов друг к другу способствует их отталкиванию и, следовательно, отщеплению фосфатных группировок. В результате гидролиза образуются соединения с одноименным зарядом (АДФ^{3-} и HPO_4^{2-}), которые отталкиваются друг от друга, что препятствует их соединению. Уникальные свойства АТФ объясняются не только тем, что при ее гидролизе выделяется большое количество энергии, но и тем, что она обладает способностью отдавать концевую фосфатную группу вместе с запасом энергии на другие органические соединения. Энергия, заключенная в макроэргической фосфорной связи, используется на физиологическую деятельность клетки. Вместе с тем по величине свободной энергии гидролиза — 30,6 кДж/моль АТФ занимает промежуточное положение. Благодаря этому система АТФ — АДФ может служить переносчиком фосфатных групп от фосфорных соединений с более высокой энергией гидролиза, например фосфоенолпируват (53,6 кДж/моль), к соединениям с более низкой энергией гидролиза, например сахарофосфатам (13,8 кДж/моль). Таким образом, система АТФ — АДФ является как бы промежуточной или сопрягающей.

■ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ. РАБОТЫ А.Н. БАХА И В.И. ПАЛЛАДИНА

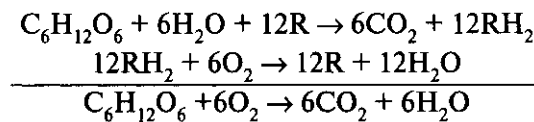
С химической точки зрения *дыхание* — это медленное окисление. При окислительно-восстановительных реакциях происходит перенос водорода или электрона





от донора $ДН_2$ (который окисляется) к акцептору A (который восстанавливается): $ДН_2 + A \rightarrow Д^+ + АН_2$. Для того чтобы судить о направлении движения электронов между какими-либо двумя веществами, вводится понятие стандартного восстановительного потенциала (E_0) — это мера электронного давления. За нуль потенциала условно принят восстановительный потенциал реакции $H_2 \rightarrow 2H^+ + 2e^-$. Чем более отрицательна величина восстановительного потенциала, тем больше способность данного вещества отдавать электроны (окисляться) или служить восстановителем. Наоборот, чем положительнее величина восстановительного потенциала данного вещества, тем больше его способность воспринимать электроны (восстанавливаться или служить окислителем). Восстановительный потенциал кислорода равен $+0,81В$.

В создании современных представлений о биологическом окислении большое значение имели работы двух крупнейших русских ученых — В.И. Палладина (1859—1922) и А.Н. Баха (1857—1946). Работы А.Н. Баха были посвящены возможности активации кислорода воздуха. Молекулярный кислород — достаточно инертное соединение. Бах выдвинул предположение, что имеются ферменты — оксигеназы, активирующие кислород. Он считал, что процесс активации состоит в том, что происходит образование пероксидных соединений. В.И. Палладин впервые стал рассматривать дыхание как ряд ферментативных реакций. Основное значение в процессе окисления он придавал процессу отнятия водорода от субстрата при участии воды. Содержание своей теории В.И. Палладин выразил в виде следующих уравнений:



Символом R В.И. Палладин обозначал дыхательный пигмент, способный к обратимым окислительно-восстановительным превращениям. Из приведенной схемы вытекают следующие важные положения:

1. Непременным участником дыхания является вода. 2. Вода наряду с окисляемым субстратом выполняет роль донора водорода. 3. В процессе дыхания участвуют специфические активаторы водорода, отнимающие водород от субстрата. 4. Первые этапы дыхания являются анаэробными и не требуют присутствия молекулярного кислорода. 5. Молекулярный кислород используется на заключительном этапе дыхания для регенерации акцепторов водорода с образованием воды.

Все указанные положения легли, как мы увидим, в основу современных представлений о процессе дыхания, согласно которым дыхание происходит в две фазы — *анаэробную* и *аэробную*, и молекулярный кислород используется на регенерацию ферментов за счет H^+ воды и субстрата. В процессе дыхания активируется как водород субстрата, так и кислород воздуха.





■ СУБСТРАТЫ ДЫХАНИЯ

Вопрос о веществах, используемых в процессе дыхания, издавна занимал физиологов. Еще в работах И.П. Бородина (1876) было показано, что интенсивность процесса дыхания прямо пропорциональна содержанию в тканях растений углеводов. Это дало основание предположить, что именно углеводы являются основным веществом, потребляемым при дыхании (субстратом). В выяснении данного вопроса большое значение имеет определение дыхательного коэффициента. *Дыхательный коэффициент* (ДК) — это объемное или молярное отношение CO_2 , выделившегося в процессе дыхания, к поглощенному за этот же промежуток времени O_2 . При нормальном доступе кислорода величина ДК зависит от субстрата дыхания. Если в процессе дыхания используются углеводы, то процесс идет согласно уравнению $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$. В этом случае ДК равен единице: $6\text{CO}_2/6\text{O}_2 = 1$. Однако если разложению в процессе дыхания подвергаются более окисленные соединения, например органические кислоты, поглощение кислорода уменьшается, ДК становится больше единицы. Так, если в качестве субстрата дыхания используется яблочная кислота, то $\text{ДК} = 1,33$. При окислении в процессе дыхания более восстановленных соединений, таких, как жиры или белки, требуется больше кислорода и ДК становится меньше единицы. Так, при использовании жиров $\text{ДК} = 0,7$. 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. Особенно это проявляется на проростках, развивающихся из семян, в которых в качестве запасного питательного вещества содержатся жиры или белки. В этом случае 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. Использованию белков в качестве субстрата дыхания предшествует их расщепление до аминокислот.



■ ПУТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Существуют две основные системы и два основных пути превращения дыхательного субстрата, или окисления углеводов: 1) гликолиз + цикл Кребса (*гликолитический*); 2) пентозофосфатный (*апотомический*). Относительная роль этих путей дыхания может меняться в зависимости от типа растений, возраста, фазы развития, а также в зависимости от факторов среды. Процесс дыхания растений осуществляется во всех внешних условиях, при которых возможна жизнь. Растительный организм не имеет приспособлений к регуляции температуры, поэтому





■ ■ ■ ■ глава VI. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

процесс дыхания осуществляется при температуре от -50 до $+50^{\circ}\text{C}$. Нет приспособлений у растений и к поддержанию равномерного распределения кислорода по всем тканям. Именно необходимость осуществления процесса дыхания в разнообразных условиях привела к выработке в процессе эволюции разнообразных путей дыхательного обмена и к еще большему разнообразию ферментных систем, осуществляющих отдельные этапы дыхания. При этом важно отметить взаимосвязь всех процессов обмена в организме. Изменение пути дыхательного обмена приводит к глубоким изменениям во всем метаболизме растений.

■ ГЛИКОЛИТИЧЕСКИЙ ПУТЬ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Данный путь дыхательного обмена является наиболее распространенным и, в свою очередь, состоит из двух фаз. **Первая фаза** — *анаэробная* (гликолиз), **вторая фаза** — *аэробная*. Эти фазы локализованы в различных компартментах клетки. Анаэробная фаза гликолиз — в цитоплазме, аэробная фаза — в митохондриях. Обычно химизм дыхания начинают рассматривать с глюкозы. Вместе с тем в растительных клетках глюкозы мало, поскольку конечными продуктами фотосинтеза являются сахароза как основная транспортная форма сахара в растении или запасные углеводы (крахмал и др.). Поэтому, чтобы стать субстратом дыхания сахароза и крахмал должны гидролизироваться с образованием глюкозы.

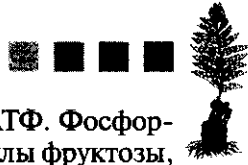
■ Анаэробная фаза дыхания (гликолиз)

Гликолиз осуществляется во всех живых клетках организмов. В процессе гликолиза происходит преобразование молекулы гексозы до двух молекул пировиноградной кислоты: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_2 + 2\text{H}_2$. Этот окислительный процесс может протекать в анаэробных условиях (в отсутствие кислорода) и идет через ряд этапов. Прежде всего, для того чтобы подвергнуться дыхательному распаду, глюкоза должна быть активирована. Активация глюкозы происходит путем фосфорилирования шестого углеродного атома за счет взаимодействия с АТФ:

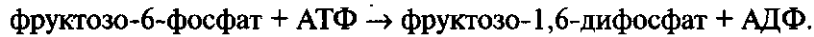


Реакция идет в присутствии ионов магния и фермента гексокиназы. Затем глюкозо-6-фосфат изомеризуется до фруктозо-6-фосфата. Процесс катализируется ферментом фосфоглюкоизомеразой:

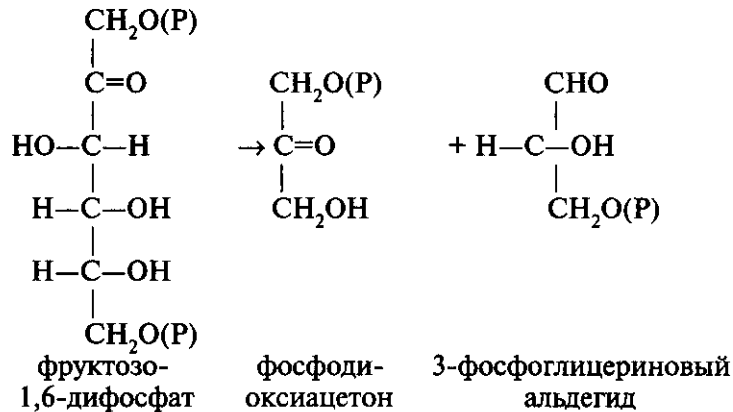




Далее происходит еще одно фосфорилирование при участии АТФ. Фосфорная кислота присоединяется к первому углеродному атому молекулы фруктозы, процесс катализируется ферментом фосфофруктокиназой:



Дальнейшие реакции, составляющие процесс гликолиза, складываются следующим образом: фруктозо-1,6-дифосфат расщепляется с образованием двух триоз, реакция катализируется ферментом альдолазой, которая состоит из четырех субъединиц и содержит свободные SH-группы. Реакция протекает по уравнению:

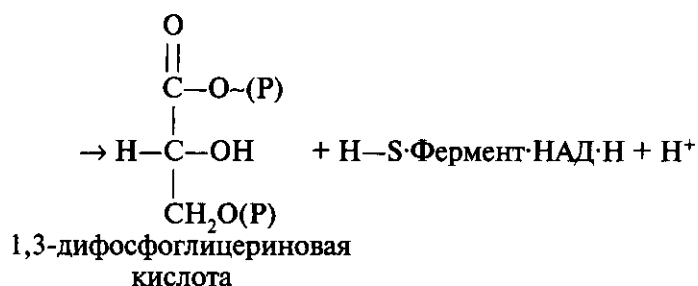
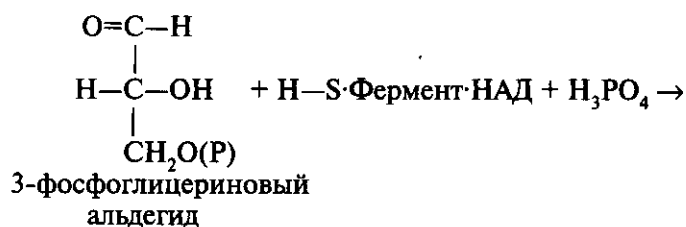


Молекула фосфодиоксиацетона при участии фермента триозофосфатизомеразы превращается также в 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА). Дальнейшим превращениям подвергается именно ФГА, окисляясь до 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (ДФГК). Это важнейший этап гликолиза. Процесс идет с участием неорганического фосфата (H_3PO_4) и фермента глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы. Молекула этого фермента состоит из четырех идентичных субъединиц. Каждая субъединица представляет одиночную полипептидную цепь приблизительно из 220 аминокислотных остатков. Фермент содержит SH-группы и кофермент НАД, который взаимосвязан с ферментом на всем протяжении процесса. Сущность процесса заключается в окислении альдегидной группы ФГА в карбоксильную ДФГК. Окисление идет с выделением энергии. За счет энергии окисления при участии неорганического фосфата (H_3PO_4) в молекуле ДФГК образуется макроэнергетическая фосфатная связь. Одновременно происходит восстановление кофермента НАД.





В целом реакция выглядит следующим образом:

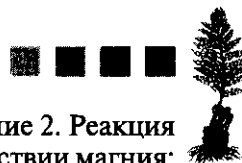


На следующем этапе за счет имеющейся макроэргической связи в 1,3-дифосфоглицериновой кислоте образуется АТФ. Процесс катализируется ферментом фосфоглицераткиназой:

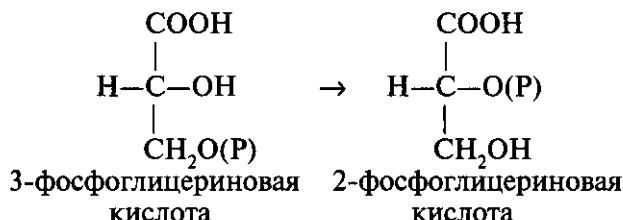


Таким образом, на этом этапе энергия окисления аккумулируется в форме энергии фосфатной связи АТФ. Затем 3-ФГК превращается в 2-ФГК, иначе

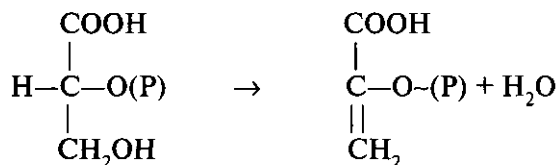




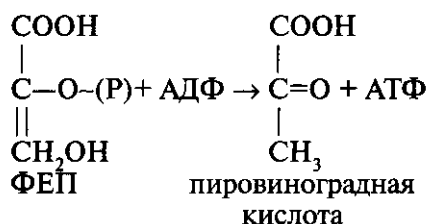
говоря, фосфатная группа переносится из положения 3 в положение 2. Реакция катализируется ферментом фосфоглицеромутазой и идет в присутствии магния:



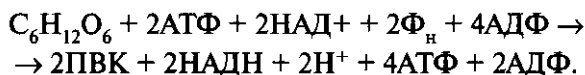
Далее происходит дегидратация ФГК. Реакция идет при участии фермента енолазы в присутствии ионов Mg^{2+} или Mn^{2+} . Дегидратация сопровождается перераспределением энергии внутри молекулы, в результате чего возникает макроэнергетическая связь. Образуется фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП):



Затем фермент пироваткиназа переносит богатую энергией фосфатную группу на АДФ с образованием АТФ и пировиноградной кислоты. Для протекания реакции необходимо присутствие ионов Mg^{2+} или Mn^{2+} :



Поскольку при распаде одной молекулы глюкозы образуются две молекулы ФГА, то все реакции повторяются дважды. Таким образом, суммарное уравнение гликолиза следующее:



В результате процесса гликолиза образуются четыре молекулы АТФ, однако две из них покрывают расход на первоначальное активирование субстрата. Следовательно, накапливаются две молекулы АТФ. Образование АТФ в процессе



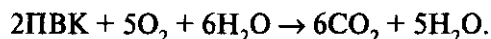


■ ■ ■ ■ глава VI. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

гликолиза носит название субстратного фосфорилирования, поскольку макроэргические связи возникают на молекуле окисляемого субстрата. Если считать, что при распаде АТФ из АДФ и Φ_n выделяется 30,6 кДж, то за период гликолиза накапливается в макроэргических фосфатных связях всего 61,2 кДж. Прямые определения показывают, что распад молекулы глюкозы до пировиноградной кислоты сопровождается выделением 586,6 кДж. Следовательно, энергетическая эффективность гликолиза невелика. Кроме того, образуются 2 молекулы НАДН, которые вступают в дыхательную цепь, что приводит к дополнительному образованию АТФ. Образовавшиеся две молекулы пировиноградной кислоты участвуют в аэробной фазе дыхания.

■ Аэробная фаза дыхания

Вторая фаза дыхания — аэробная — локализована в митохондриях и требует присутствия кислорода. В аэробную фазу дыхания вступает пировиноградная кислота. Общее уравнение этого процесса следующее:



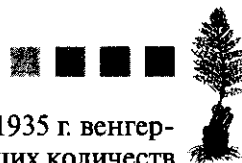
Процесс можно разделить на *три основные стадии*: 1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты; 2) цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса); 3) заключительная стадия окисления — электронтранспортная цепь (ЭТЦ) требует обязательного присутствия O_2 . Первые две стадии происходят в матриксе митохондрий, электронтранспортная цепь локализована на внутренней мембране митохондрий.

Первая стадия — окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты. Общая формула данного процесса следующая:



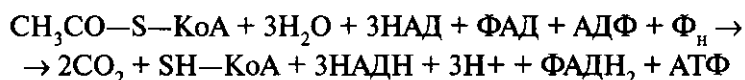
Процесс этот состоит из ряда реакций и катализируется сложной мультиферментной системой пируватдекарбоксилазой. Пируватдекарбоксилаза включает в себя три фермента и пять коферментов (тиаминпирофосфат, липоевая кислота, коэнзим А — КоА-SH, ФАД и НАД). Вся эта система имеет молекулярную массу $4,0 \cdot 10^6$. В результате этого процесса образуется активный ацетат — ацетилкоэнзим А (ацетил-КоА), восстановленный НАД (НАДН + H^+), и выделяется углекислый газ (первая молекула). Восстановленный НАД поступает в цепь переноса электронов, а ацетил-КоА вступает в цикл трикарбоновых кислот. Важно отметить, что пируватдегидрогеназная система ингибируется АТФ. При накоплении АТФ выше определенного уровня превращение пировиноградной кислоты подавляется. Это один из способов регуляции интенсивности протекания аэробной фазы.





Вторая стадия — цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). В 1935 г. венгерский ученый А. Сент-Дьердьи установил, что добавление небольших количеств органических кислот (фумаровой, яблочной или янтарной) усиливает поглощение кислорода измельченными тканями. Продолжая эти исследования, Г. Кребс пришел к выводу, что главным путем окисления углеводов являются циклические реакции, в которых происходит постепенное преобразование ряда органических кислот. Эти преобразования и были названы циклом трикарбоновых кислот или циклом Кребса. Сам исследователь за эти работы в 1953 г. был удостоен Нобелевской премии.

Общая схема цикла представлена на *рисунке 70*. В цикл вступает активный ацетат, или ацетил-КоА. Сущность реакций, входящих в цикл, состоит в том, что ацетил-КоА конденсируется с щавелевоуксусной кислотой (ЩУК). Далее превращение идет через ряд ди- и трикарбоновых органических кислот. В результате ЩУК регенерирует в прежнем виде. В процессе цикла присоединяются три молекулы H_2O , выделяются две молекулы CO_2 и четыре пары водорода, которые восстанавливают соответствующие коферменты (ФАД и НАД). Суммарная реакция цикла выражена уравнением:



Отдельные реакции протекают следующим образом. Ацетил-КоА, конденсируясь с ЩУК, дает лимонную кислоту, при этом КоА выделяется в прежнем виде. Этот процесс катализируется ферментом *цитратсинтазой*. Лимонная кислота превращается в изолимонную. На следующем этапе происходит окисление изолимонной кислоты, реакция катализируется ферментом *изоцитратдегидрогеназой*. При этом протоны и электроны переносятся на НАД (образуется НАДН + H^+). Для протекания этой реакции требуются ионы магния или марганца. Одновременно происходит процесс декарбоксилирования. За счет одного из атомов углерода, вступившего в цикл Кребса, первая молекула CO_2 выделяется. Образовавшаяся α -кетоглутаровая кислота подвергается окислительному декарбоксилированию подобно тому, которое разбиралось по отношению к пировиноградной кислоте. Этот процесс также катализируется мультиферментным комплексом *кетоглутаратдегидрогеназой*, содержащим тиаминпирофосфат, липоевую кислоту, коэнзим А, ФАД и НАД. В результате за счет второго атома углерода, вступившего в цикл, выделяется вторая молекула CO_2 . Одновременно происходит восстановление еще одной молекулы НАД до НАДН и образуется сукцинил-КоА. На следующем этапе сукцинил-КоА расщепляется на янтарную кислоту (сукцинат) и $HS-CoA$. Выделяющаяся при этом энергия накапливается в макроэргической фосфатной связи АТФ. Такой этап важен, так как выделяющаяся энергия непосредственно накапливается в АТФ. Этот тип образования



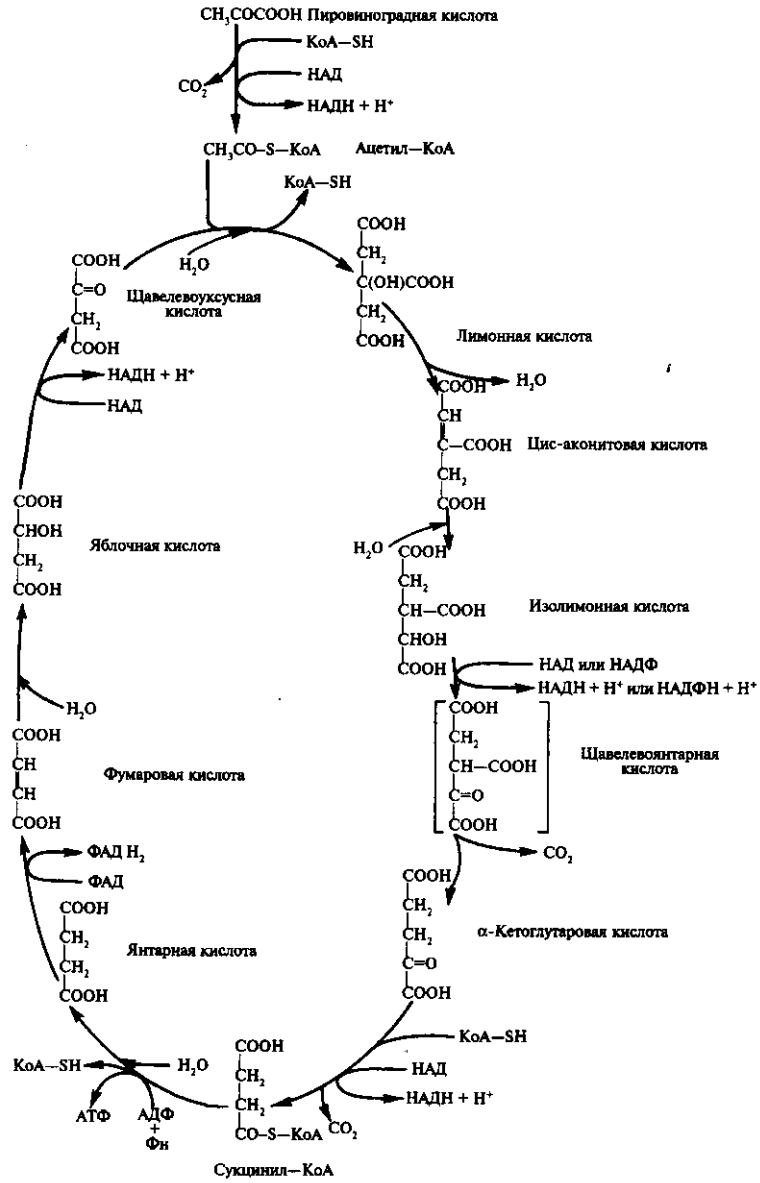
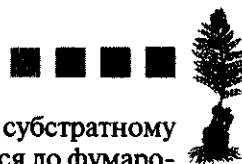


рис. 70
Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)



АТФ, подобно ее образованию в процессе гликолиза, относится к субстратному фосфорилированию. Образовавшаяся янтарная кислота окисляется до фумаровой кислоты. Реакция катализируется ферментом *сукцинатдегидрогеназой*, простетической группой которого является ФАД. Одновременно выделяется третья пара водородов, образуя ФАД·Н₂.

На следующем этапе фумаровая кислота, присоединяя молекулу воды, превращается в яблочную кислоту с помощью фермента *фумаратдегидрогеназы*. На последнем этапе цикла яблочная кислота окисляется до ЩУК. Эту реакцию катализирует фермент *малатдегидрогеназа*, активной группой которого является НАД, и происходит выделение четвертой пары протонов — образуется НАДН + Н⁺. Таким образом, ЩУК регенерирует в прежнем виде и может реагировать со следующей молекулой активного ацетата, поэтому практически ЩУК в процессе цикла не расходуется. Одновременно в ходе каждого цикла выделяются две молекулы СО₂ и образуются три молекулы НАДН + Н⁺ и молекула ФАД·Н₂.

Многие реакции цикла Кребса обратимы. Важно также отметить, что образовавшиеся в рассмотренных реакциях органические кислоты могут служить материалом для построения аминокислот, жиров и углеводов. В этом случае они выводятся из цикла. Вместе с тем соединения, входящие в цикл, могут образовываться в ряде других реакций (например, при декарбоксилировании аминокислот) и вступать в цикл. Таким образом, рассмотренные превращения не отделены от других реакций метаболизма, а тесно с ними взаимосвязаны.

Для реакций цикла Кребса кислород не требуется. Кислород необходим для регенерации или окисления восстановленных коферментов (НАДН + Н⁺ и ФАД·Н₂). Количество окисленных форм этих коферментов ограничено. В анаэробных условиях, когда регенерация коферментов невозможна, они быстро оказываются исчерпанными и весь процесс прекращается. Окисление коферментов осуществляется в дыхательной цепи, или цепи переноса водорода и электронов. Конечным акцептором в этой цепи является кислород воздуха. Энергия, высвобождаемая при окислении коферментов, накапливается в макроэргических фосфатных связях АТФ.

Подводя итог, можно отметить, что в результате распада 1 молекулы ПВК в аэробной фазе (декарбоксилирование ПВК + цикл Кребса) выделяется 3СО₂, 4 молекулы НАДН + Н⁺ и 1 молекула ФАД·Н₂. Таким образом, 5 пар Н₂, образующихся из ПВК и воды, поступают в дыхательную цепь.

Третья стадия — электронтранспортная цепь (ЭТЦ). В процессе окисления пировиноградной кислоты в цикле Кребса образовались пары водорода 2Н, которые мы можем рассматривать как 2Н⁺ + 2e. Именно в таком виде они, акцептированные НАД и ФАД, передаются по цепи переносчиков. В процессе переноса протонов и электронов важную роль играют ферменты, относящиеся к классу оксидоредуктаз. *Оксидоредуктазы*, участвующие в дыхательной цепи, делятся на следующие основные группы.





Пиридиновые дегидрогеназы, у которых коферментом служит НАД или НАДФ, отнимают два протона и два электрона от субстрата. При этом к коферментам присоединяются один протон и два электрона. Протон и один электрон связываются с атомом углерода в молекуле НАД, а второй электрон нейтрализует положительный заряд атома азота. Один протон выделяется в среду (рис. 71). НАД⁺ и НАДН хорошо растворимы в воде и присутствуют в цитоплазме и митохондриях. Коферменты НАД и НАДФ связаны с ферментом с помощью ионов металла и сульфгидрильных группировок. В зависимости от белкового носителя, к которому присоединен кофермент (НАД или НАДФ), различают более 150 пиридиновых дегидрогеназ. Каждая из них специфична по отношению к определенному субстрату. Необходимо учитывать, что НАД и НАДФ могут воспринимать протоны и электроны лишь в том случае, если субстрат имеет более отрицательное значение потенциала по сравнению с ними.

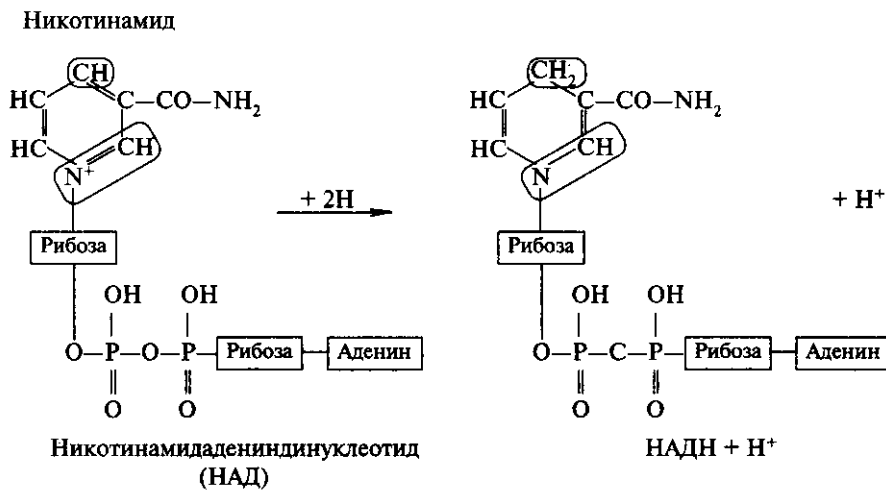


рис. 71

Окисленная и восстановленная форма никотинамидадениндинуклеотида (НАД)

Флавиновые дегидрогеназы. Это также большая группа ферментов, катализирующая отнятие двух протонов и двух электронов от различных субстратов. Простетической группой этих ферментов служат производные витамина В₂ (рибофлавин) — флавинадениндинуклеотид (ФАД) и флавиномононуклеотид (ФМН). Активной частью флавиновых дегидрогеназ служит изоаллоксазиновое кольцо. В процессе восстановления именно к этой группировке присоединяется 2H (2H⁺ + 2e⁻) (рис. 72). Простетическая группа у флавиновых дегидрогеназ

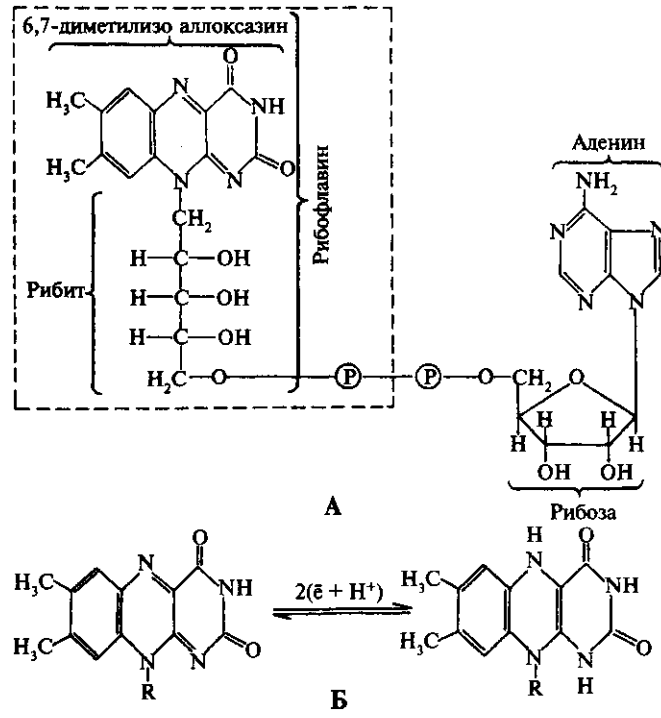
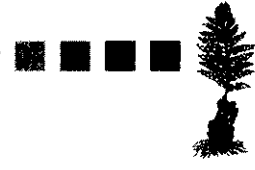


рис. 72

А — структурные формулы флавиновых нуклеотидов:
 ФМН (в рамке) и ФАД (вся формула);
 Б — восстановление и дегидрирование флавиновых нуклеотидов

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 делят на четыре главных класса: *a*, *b*, *c*, *d*, отличающихся между собой природой простетической группы: цитохромы *a* содержат железформилпорфирины, цитохромы *b* — железопропорфирины, цитохромы *d* — железогидропорфирины. В каждую группу цитохромов входит по несколько различающихся между собой ферментов. Роль цитохромов заключается в переносе электронов. Содержащееся в цитохромах железо способно к обратимым окислительно-восстановительным реакциям. Воспринимая электрон, железо восстанавливается,



■ ■ ■ ■ глава VI. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

теряя его, окисляется: $Fe^{3+} \pm e \leftrightarrow Fe^{2+}$. В ЭТЦ митохондрий направление транспорта электронов определяется величиной окислительно-восстановительного потенциала цитохромов: $цит.b \rightarrow цит.c_1 \rightarrow цит.c \rightarrow цит.aa_3 \rightarrow O_2$. Непосредственно с кислородом воздуха может реагировать только цитохромоксидаза (цитохром aa_3), которая кроме железа содержит атомы меди.

Помимо перечисленных ферментов в переносе электронов по дыхательной цепи принимают участие кофермент Q и железосерные белки. Кофермент Q — это производное бензохинона, получившее название *убихинон*. Убихинон представляет собой кольцевую молекулу с двумя присоединенными к ней атомами кислорода, для которой возможны три состояния. В полностью окисленном состоянии или хиноновой форме оба атома кислорода связаны с кольцом двойными связями. Присоединение одного атома водорода к одному из атомов кислорода дает полухиноновую форму QH. В полностью восстановленной форме атомы водорода присоединяются к обоим атомам кислорода. Эта форма носит название гидрохиноновой — QH_2 (рис. 73). Таким образом, кофермент Q может присоединять 2 протона и 2 электрона. Убихинон растворим в жирах и в связи с этим подвижен в липидной фазе мембран. Железосерные белки содержат FeS — это переносчики электронов подобно цитохромам. Содержащееся в них железо обратимо восстанавливается и окисляется.

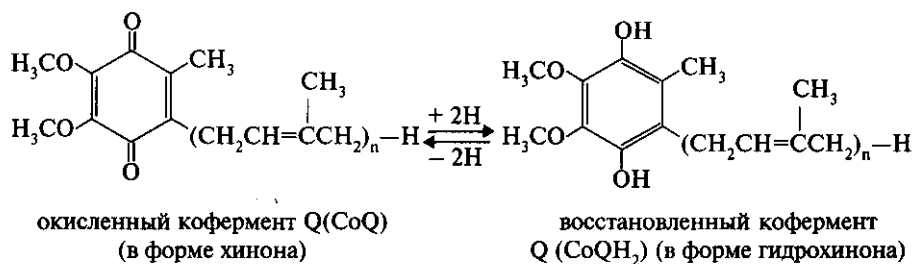


рис. 73

Окисленная и восстановленная формы кофермента Q

Путь переноса протонов и электронов от одной молекулы переносчика к другой (рис. 74) представляет собой окислительно-восстановительный процесс. При этом молекула, отдающая электрон или (и) протон, окисляется, а молекула, воспринимающая электрон или (и) протон, восстанавливается. Движущей силой транспорта электронов в дыхательной цепи является разность потенциалов. В связи с этим расположение отдельных переносчиков в дыхательной цепи, так же как и в цепи фотосинтетической, определяется величиной их окислительно-восстановительного потенциала (О/В). В начале цепи расположен НАД, обладающий наибольшей отрицательной величиной О/В потенциала

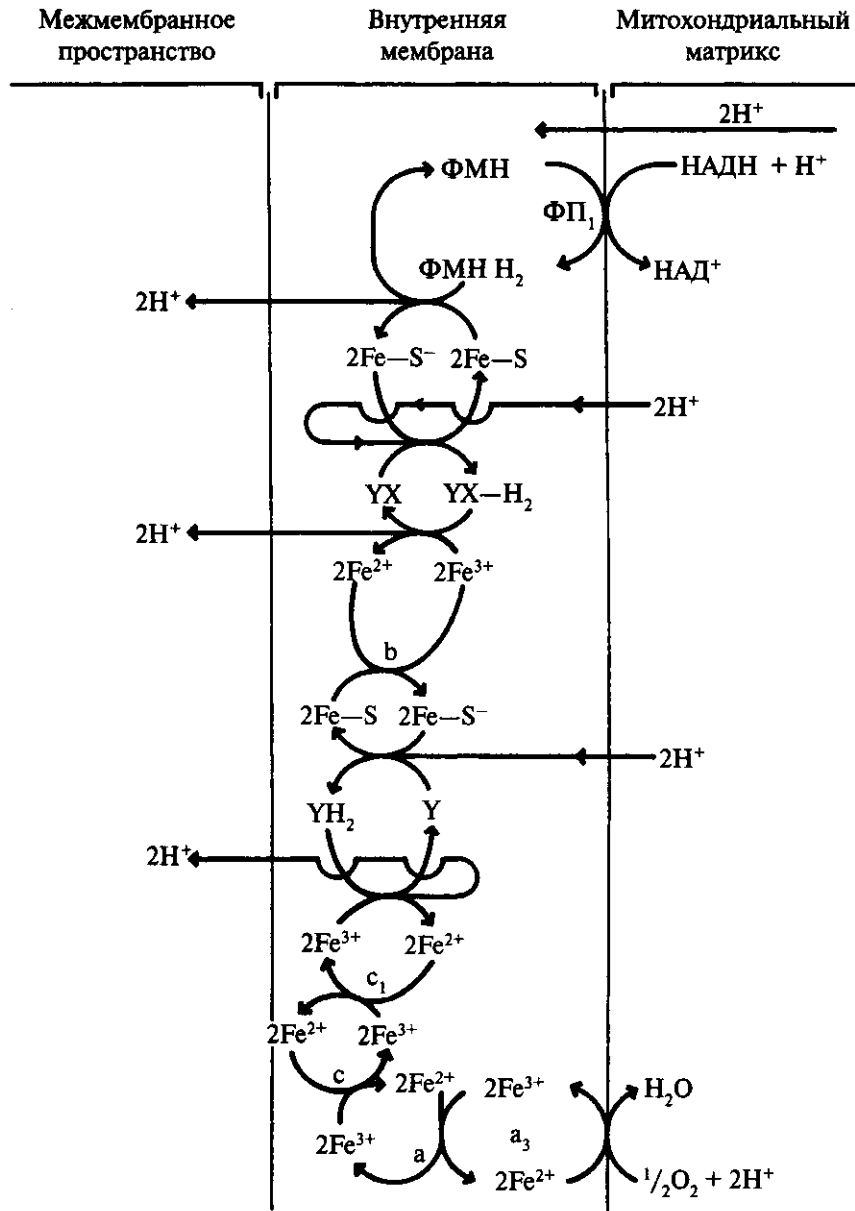


рис. 74

Дыхательная цепь (расположение переносчиков в мембране митохондрий)



($-0,32$ В), а в конце—кислород с наиболее положительной величиной ($+0,82$ В). Остальные переносчики ФАД, КоQ цитохромы расположены между ними в порядке последовательного повышения потенциала. Это и позволяет электронам передвигаться по направлению к кислороду (наивысший положительный потенциал). Таким образом, роль ферментов дыхательной цепи состоит не только в выполнении каталитической функции, но, что особенно важно, в обеспечении упорядоченного транспорта электронов от одного компонента к другому на кислород, что сопровождается запасанием энергии.

В 1939—1940 гг. биохимик В.А. Белицер указал, что выделяющаяся в процессе передачи по дыхательной цепи электронов энергия частично накапливается в АТФ. При переносе электронов свободная энергия системы постепенно уменьшается. Общее изменение энергии при переносе пары водородов и пары электронов от НАД на кислород можно рассчитывать по формуле: $\Delta G_0 = n \cdot F \cdot \Delta E_0$, где n — число электронов, равное 2; F — фарада = $96633,97$ Дж; ΔE_0 — разность потенциалов между участком цепи от $-0,32$ до $+0,82 = 1,14$; ΔG_0 — стандартное изменение свободной энергии, $2 \cdot 96633,97$ Дж $\cdot 1,14 = 220,8$ кДж. Таким образом, изменение свободной энергии системы составляет около $220,8$ кДж. Свободная энергия гидролиза АТФ равна $30,6$ кДж. Исходя из того, что уменьшение свободной энергии системы при переносе пары электронов с НАД на кислород составляет $220,8$ кДж, можно было предположить возможность образования из АДФ + Φ_n семи молекул АТФ. Однако было показано, что при прохождении пары электронов от НАДН до $1/2$ O_2 образуется всего 3 молекулы АТФ. Из этого был сделан вывод, что в цепи переноса электронов имеется три пункта фосфорилирования.

Окислительное фосфорилирование. Накопление энергии окисления в АТФ при продвижении электрона по цепи переносчиков называют *окислительным фосфорилированием*. Механизм образования АТФ в процессе окислительного фосфорилирования, так же как и фотофосфорилирования, объяснен благодаря работам английского биохимика П. Митчелла. Его теория получила название хемиосмотической. Для понимания этой теории существенным является представление о том, что мембраны являются непроницаемыми для протонов. В то же время мембраны хорошо проницаемы для воды и поэтому благодаря диссоциации в водных растворах нет дефицита протонов.

Согласно хемиосмотической теории свободная энергия, образованная при окислительно-восстановительных реакциях в дыхательной цепи, преобразуется в электрохимический градиент ионов водорода ($\Delta \mu H^+$). При этом мембрана переходит в высокоэнергетическое состояние. Ионы H^+ (протоны) переносятся с внутренней стороны внутренней мембраны на ее внешнюю сторону (из матрикса митохондрии в межмембранное пространство) с помощью переносчиков. $\Delta \mu H^+$, в свою очередь, является источником энергии для образования АТФ из АДФ и имеет две составляющие: градиент значения рН и градиент электрического потенциала. Переносчики дыхательной цепи сосредоточены на внутренней





мембране митохондрии. При этом они как бы вплетены в митохондриальную мембрану и составляют дыхательные ансамбли. Так же как в мембранах хлоропластов, переносчики, расположенные в митохондриях, неоднородны. Одни из них переносят протоны и электроны, а другие — только электроны. Использование переносчиков второго типа (переносящих электрон) возможно потому, что протоны могут находиться в водной среде клетки в свободном состоянии. В мембране митохондрии, так же как и в мембране хлоропластов, переносчики протонов и электронов чередуются с переносчиками электронов, что имеет принципиальное значение для хемиосмотической теории. Молекула переносчика, несущая протоны и электроны, взаимодействует с переносчиком, воспринимающим только электроны, и протоны освобождаются в межмембранное пространство. Именно это, согласно хемиосмотической теории, лежит в основе преобразования энергии, выделяющейся в процессе окисления, в энергию электрохимического мембранного потенциала и далее в энергию АТФ. Согласно теории П. Митчелла, при переносе пары электронов от НАД на кислород они пересекают мембрану 3 раза, и этот перенос сопровождается выделением на внешнюю сторону мембраны 6 (3 пар) протонов (рис. 75).

При рассмотрении рисунков 74 и 75 надо учитывать, что это лишь предположительная схема расположения переносчиков. Многое в ней нуждается в уточнении. Как видно из приведенной схемы, восстановленный кофермент НАДН + H⁺, образующийся в реакциях цикла Кребса, располагается на внутренней стороне мембраны митохондрий. На первом этапе ФАД воспринимает протоны и электроны от НАД и восстанавливается, образуя ФАД·H₂. С помощью этого фермента 2H⁺ переносятся на другую (внешнюю) сторону мембраны, и здесь происходит первое разделение зарядов. Два протона выделяются на внешнюю сторону внутренней мембраны, а электроны присоединяются к переносчику (железосерный белок), с помощью которого переносятся на внутреннюю сторону мембраны. При этом происходит восстановление железа $Fe^{3+} + e \rightarrow Fe^{2+}$. Этот переносчик переправляет электроны снова на внутреннюю сторону мембраны. Здесь электроны акцептируются КоQ (убихинон — переносчик H), который, заряжаясь отрицательно, захватывает двумя электронами два протона из внутренней среды. Поскольку КоQ растворим в липидах, он диффундирует к внешней стороне мембраны и выделяет там еще 2H⁺ (второе разделение зарядов), а электроны передаются на цитохром *b*.

Рассматривая схему, мы указали на два места выделения (всего четырех) протонов. Между тем, согласно хемиосмотической теории, локализация пунктов фосфорилирования в дыхательной цепи определяется пунктами выделения ионов H⁺. Поскольку, как указывалось выше, показано наличие трех мест фосфорилирования, то необходима транслокация через внутреннюю мембрану трех пар протонов. Однако точно место выделения третьей пары протонов не установлено. Предполагается, что третья пара H⁺ выделяется также при переносе электронов от КоQ (убихинона) к цитохрому *b*. При этом участвуют 2 молекулы убихинона, которые сначала переходят в полухинон, а затем в гидрохинон



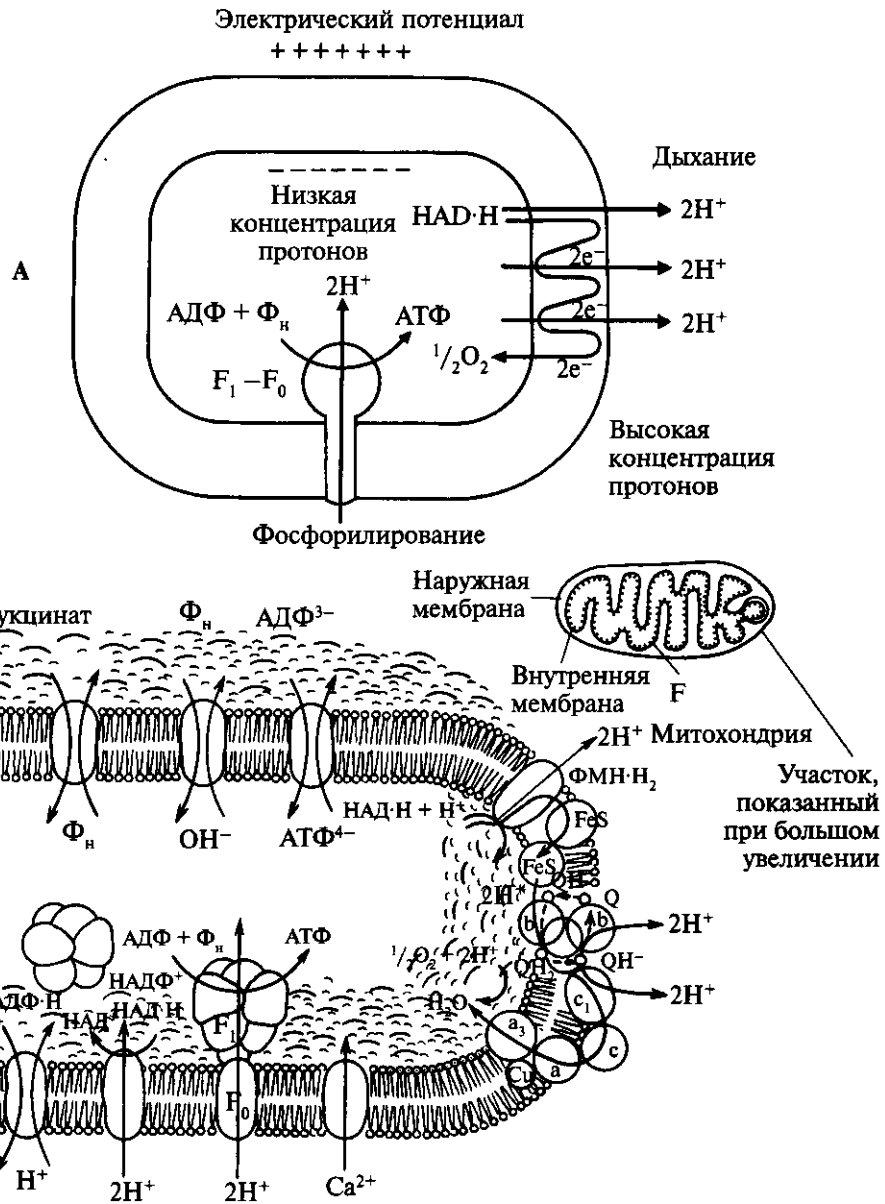
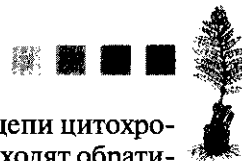


рис. 75

Окислительное фосфорилирование в митохондриях:

А — схема Митчелла; Б — расположение переносчиков в мембране митохондрий



(выделяется третья пара H^+). Далее электроны передвигаются по цепи цитохромов $b \rightarrow c_1 \rightarrow c \rightarrow aa_3$, содержащих железо. В каждом из них происходят обратимые окислительно-восстановительные превращения железа. На заключительном этапе электроны переносятся ферментом цитохромоксидазой (содержащей наряду с железом медь) на внутреннюю сторону мембраны на кислород. Кислород, заряжаясь, воспринимает протоны из внутренней среды с образованием H_2O : $4H^+ + 4e + O_2 \rightarrow 2H_2O$. В результате выброса ионов H^+ на внешнюю сторону мембраны митохондрий и создается электрохимический градиент протонов.

Таким образом, сам механизм процессов, происходящих на мембранах хлоропластов и митохондрий, сходен. Однако имеются *два основных отличия*: 1) в случае хлоропластов источником энергии потока электронов служит энергия света, а у митохондрий — энергия окислительных процессов; 2) распределение протонов на мембране противоположно: у митохондрий протоны накапливаются на наружной стороне, а у хлоропластов — на внутренней.

Протонный градиент представляет собой как бы резервуар свободной энергии. Эту энергию можно использовать при обратном потоке протонов через мембрану. При этом происходит разрядка мембраны. В частности, энергия может быть затрачена на синтез АТФ. Процесс синтеза АТФ идет с помощью специального макромолекулярного комплекса, катализирующего синтез и гидролиз молекул АТФ в хлоропластах и митохондриях — АТФ-синтазы. Этот фермент локализован на мембранах в виде грибовидных частиц. Мембранная часть АТФ-синтазы («ножка») — фактор сопряжения F_0 — представляет собой гидрофобный белковый комплекс. Фактор сопряжения F_1 — выступает из мембраны в виде «шляпки». За расшифровку структуры комплекса F_1 и установление механизма образования АТФ исследователи Дж. Уокер и П. Бойер в 1997 г. были удостоены Нобелевской премии по химии.

В хлоропластах фактор сопряжения F_1 ориентирован во внешнюю сторону мембран тилакоидов. В митохондриях комплекс F_1 обращен в сторону матрикса, т. е. внутренней части митохондрии. Образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата Φ_n происходит в каталитических центрах АТФ-синтазы, расположенных в комплексе F_1 . В последние годы появились данные о том, что каталитическая активность фермента связана с вращением отдельных субъединиц фактора F_1 . АТФ-синтаза — это фермент обратимого действия и в зависимости от условий может осуществлять не только синтез АТФ с поглощением, но и ее гидролиз с выделением энергии. Синтез АТФ обеспечивается потоком ионов водорода через АТФ-синтазу, который возникает за счет разности протонных потенциалов (протонный градиент) по обе стороны мембраны.

Существуют две гипотезы, объясняющие механизм синтеза АТФ — прямой и косвенный (рис. 54). Согласно прямому механизму, АДФ и Φ_n связываются с активным центром фермента, куда по каналу поступают протоны. Протоны взаимодействуют с кислородом Φ_n с образованием H_2O . Это делает Φ_n активным, и он присоединяется к АДФ. После этого молекула АТФ отделяется от фермента.



Согласно второй гипотезе, синтез АТФ из АДФ и Φ_n происходит в активном центре фермента самопроизвольно. Однако образующаяся при этом молекула АТФ прочно связывается с ферментом, поэтому для ее освобождения затрачивается энергия протонного градиента. Предполагают, что структурные перестройки фермента, приводящие к высвобождению АТФ, связаны с циклическими процессами протонирования и депротонирования функционально важных групп фермента. Как уже обсуждалось, этот механизм в последние годы получил экспериментальные подтверждения.

Доказательством того, что именно градиент протона обеспечивает фосфорилирование, являются опыты с разбавителями окисления и фосфорилирования. Как уже упоминалось, к таким разбавителям относится динитрофенол. Оказалось, что действие динитрофенола связано с тем, что он делает мембрану проницаемой для протонов и тем самым ликвидирует протонный градиент. При этом скорость окисления даже усиливается, однако образование АТФ не происходит. Таким образом, процесс окисления сопряжен с процессом фосфорилирования. Степень сопряженности окисления и фосфорилирования может быть разной в зависимости от условий и от состояния клеток. Показателем сопряженности окисления и фосфорилирования служит коэффициент фосфорилирования Р/О, который соответствует отношению количества связанного неорганического фосфора ($\text{АДФ} + \Phi_n \rightarrow \text{АТФ}$) к поглощенному в процессе дыхания кислороду. Как уже рассматривалось выше, перенос двух электронов к кислороду по дыхательной цепи сопровождается не более чем тремя фосфорилированиями. Следовательно, коэффициент Р/О может быть не более 3. На величину Р/О оказывают влияние внешние условия. При засухе окисление усиливается, а накопление энергии в виде АТФ не происходит, коэффициент Р/О резко падает. Коэффициент фосфорилирования резко падает и при заболевании организмов. В ряде случаев может наблюдаться непосредственное использование энергии протонного градиента ($\Delta\mu\text{H}^+$). Действительно, поскольку внутренняя сторона мембраны оказывается заряженной отрицательно, возникает трансмембранный потенциал. Катионы в силу электрического притяжения могут поступать и накапливаться во внутреннем пространстве митохондрий. Имеются данные, что протонный градиент может обеспечить также приток углеводов, в частности поступление сахарозы в ситовидные трубки. Таким образом, $\Delta\mu\text{H}^+$ обеспечивает осмотическую работу и транспорт веществ против градиента их концентрации. Наконец, показана возможность использования $\Delta\mu\text{H}^+$ на механическую работу (движение бактерий). Вместе с тем важно отметить, что $\Delta\mu\text{H}^+$ может играть роль как транспортная форма энергии, передаваясь вдоль мембран (В.П. Скулачев).

Таким образом, клетка обладает двумя формами используемой энергии, двумя энергетическими «валютами» — АТФ и $\Delta\mu\text{H}^+$:

1) АТФ — химическая «валюта», растворимая в воде и легко используемая в водной фазе; 2) $\Delta\mu\text{H}^+$ — электрохимическая, неразрывно связанная с мембранами.





Важно заметить, что эти две формы используемой клеткой энергии могут переходить друг в друга. При образовании АТФ используется энергия $\Delta\mu\text{H}^+$, при распаде АТФ энергия может аккумулироваться в $\Delta\mu\text{H}^+$.

Альтернативный путь дыхания. У растений существует иной путь переноса электронов на кислород. Этот путь не ингибируется цианидом и поэтому назван *цианидустойчивым*, или альтернативным. Цианидустойчивое дыхание связано с функционированием в дыхательной цепи помимо цитохромоксидазы альтернативной оксидазы, которая впервые была выделена в 1978 г. При этом пути дыхания энергия в основном не аккумулируется в АТФ, а рассеивается в виде тепла. Ингибируется цианидустойчивое дыхание салициловой кислотой. Ученым удалось установить, что функцию альтернативной оксидазы в разных тканях выполняют 1—3 белка, которые кодируются в ядерном геноме. У большинства растений цианидустойчивое дыхание составляет 10—25%, но иногда может достигать 100% общего поглощения кислорода. Это зависит от вида и условий произрастания растений. Функции альтернативного дыхания до конца не ясны. Этот путь активируется при высоком содержании АТФ в клетке и ингибировании работы основной цепи транспорта электронов при дыхании.

Предполагают, что цианидустойчивый путь играет роль при действии неблагоприятных условий. Доказано, что альтернативное дыхание принимает участие в образовании тепла. Рассеивание энергии в виде тепла может обеспечивать повышение температуры растительных тканей на 10—15°C выше температуры окружающей среды. Впервые этот процесс был описан Ж.Б. Ламарком у представителей семейства Ароидные. Выделение тепла имеет важное значение в осуществлении функции опыления и оплодотворения (выделение нектара, испарение эфирных масел, привлекающих насекомых-опылителей), а также для выживания растений в условиях действия низких температур.

■ Энергетический баланс процесса дыхания

Подводя итоги энергетики процесса дыхания, подсчитаем, сколько всего молекул АТФ может образоваться при распаде одной молекулы глюкозы. В первую анаэробную фазу дыхания при распаде одной молекулы глюкозы до двух молекул пировиноградной кислоты в процессе субстратного фосфорилирования накапливаются две молекулы АТФ. Одновременно на этой фазе дыхания при окислении ФГА до ФГК в цитозоле образуются две молекулы восстановленных коферментов НАД. Они диффундируют через наружную мембрану и окисляются в дыхательной цепи благодаря наличию у растений НАДН-дегидрогеназы, локализованной на наружной поверхности внутренней мембраны. При этом синтезируется 6 молекул АТФ.

В аэробной фазе дыхания при окислении пировиноградной кислоты образуются 4 молекулы НАДН + H^+ . Их окисление в дыхательной цепи приводит к образованию 12 АТФ. Кроме того, в цикле Кребса восстанавливается одна





молекула флавиновой дегидрогеназы (ФАД·Н₂). Окисление этого соединения в дыхательной цепи приводит к образованию 2 АТФ, поскольку одно фосфорилирование не происходит. При окислении молекулы α-кетоглутаровой кислоты до янтарной кислоты энергия непосредственно накапливается в одной молекуле АТФ (субстратное фосфорилирование). Таким образом, окисление одной молекулы пировиноградной кислоты сопровождается образованием 3СО₂ и 15 молекул АТФ. Однако при распаде молекулы глюкозы получается две молекулы пировиноградной кислоты.

Следовательно, всего в аэробной фазе дыхания образуется 6 молекул СО₂ и 30 молекул АТФ. В анаэробной фазе образуются 2 молекулы АТФ и еще 6 молекул АТФ при окислении 2 молекул НАДН в дыхательной цепи. Итого за две фазы выделяется 6 молекул СО₂ и образуется 38 молекул АТФ в процессе окислительно-дыхательного распада молекулы гексозы. На образование 38 молекул АТФ затрачено 38·30,6 кДж = 1162,8 кДж. Всего при сжигании 1 моль глюкозы выделяется 8824 кДж: С₆Н₁₂О₆ + 6О₂ → 6СО₂ + 6Н₂О + 2824 кДж. Таким образом, КПД процесса дыхания при самых благоприятных условиях составляет около 40%.

Подводя итоги, можно сказать, что *биологическое окисление* — это многоступенчатый ферментативный процесс, сопровождаемый выделением энергии.

■ Взаимосвязь процессов дыхания и брожения

Брожение — это внутренний окислительно-восстановительный процесс, при котором акцептором электронов служит органическая молекула и суммарная степень окисления образующихся продуктов, отличается от степени окисления сбраживаемого вещества. С.П. Костычев выдвинул положение о *генетической связи* процессов брожения и дыхания. При этом он опирался на следующие *факты*:

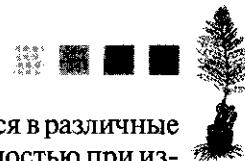
1. У высших растений был найден весь набор ферментов, который катализирует отдельные этапы процесса брожения.

2. При временном попадании в условия анаэробнозиса высшие растения определенное время существуют за счет энергии, выделяющейся в процессе брожения. Правда, поскольку процесс брожения энергетически значительно менее эффективен, в анаэробных условиях рост растений приостанавливается. Кроме того, продукты брожения, в частности спирт, ядовиты, и их накопление приводит к гибели растения.

3. При добавлении к клеткам факультативных анаэробов (дрожжи) полусброженных сахаров интенсивность дыхания у них резко возрастает, следовательно, полусброженные продукты являются лучшим субстратом дыхания по сравнению с неизменными сахарами.

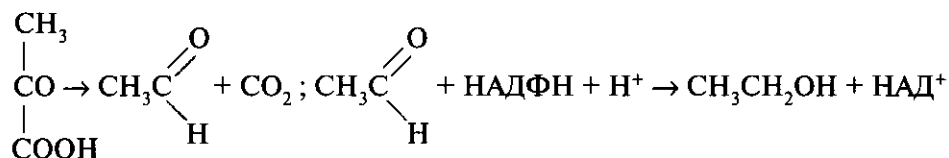
В настоящее время общепризнано, что первые этапы (гликолиз) протекают одинаково при процессах, как дыхания, так и брожения. Поворотным моментом является образование пировиноградной кислоты. В аэробных условиях пировиноградная кислота распадается до СО₂ и воды в результате декарбоксилирования



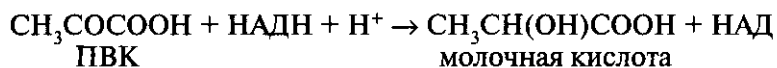


и цикла Кребса (дыхание), тогда как в анаэробных она преобразуется в различные органические соединения (брожение). Организм обладает способностью при изменении условий переключать процессы, прекращая брожение и усиливая дыхание и наоборот. Впервые в опытах Пастера было показано, что в присутствии кислорода процесс брожения у дрожжей тормозится и заменяется процессом дыхания. Одновременно резко сокращается распад глюкозы. Это явление оказалось характерным для всех факультативных анаэробных организмов, включая высшие растения, и получило название эффекта Пастера. Сокращение расхода глюкозы в присутствии кислорода целесообразно, поскольку при дыхательном распаде выход энергии значительно выше, а следовательно, глюкоза используется более экономно. Однако осуществление разбираемого эффекта требует специальных механизмов, которые будут рассмотрены далее (с. 303).

В зависимости от получаемого продукта различают разные типы брожения. При спиртовом брожении пировиноградная кислота, образовавшаяся в процессе гликолиза, декарбоксилируется с образованием уксусного альдегида при участии фермента пируватдекарбоксилазы, а затем восстанавливается до этилового спирта ферментом алкогольдегидрогеназой:



Обе эти реакции не сопровождаются образованием АТФ. В связи с этим выход АТФ при спиртовом брожении такой же, как при гликолизе (первой фазы брожения и дыхания), и составляет две молекулы при распаде 1 моль глюкозы. Восстановленные никотинамидные коферменты НАДН + H⁺, образовавшиеся в процессе гликолиза, не поступают в дыхательную цепь (у анаэробных организмов ее и нет), а используются для восстановления уксусного альдегида до спирта. Следовательно, энергетический выход процессов брожения крайне низок. Разные микроорганизмы осуществляют и разные типы брожения. Так, молочнокислые бактерии накапливают молочную кислоту. При этом пировиноградная кислота восстанавливается до молочной кислоты:

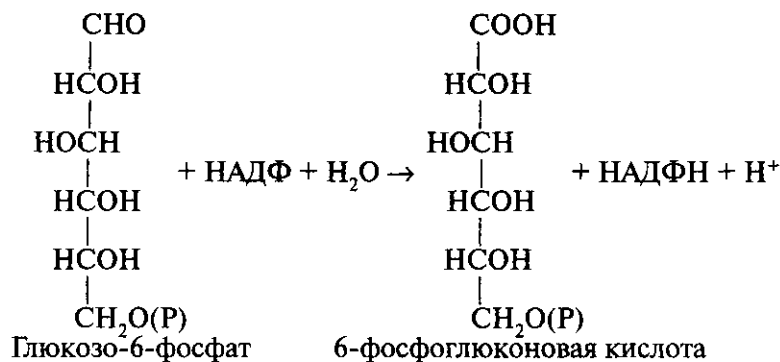


Для некоторых облигатных анаэробных микроорганизмов, например азотфиксирующей бактерии *Clostridium pasteurianum*, характерно образование в процессе брожения масляной кислоты, CO₂ и N₂. Процесс брожения служит источником энергии для облигатных (обязательных) или факультативных анаэробных организмов.

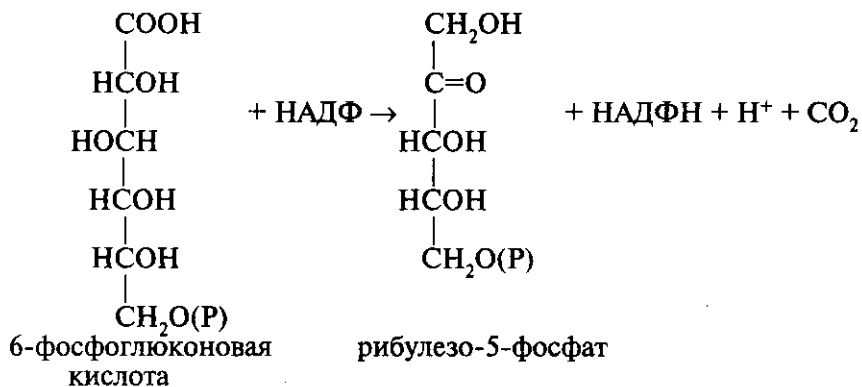


ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ПУТЬ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Наряду с разложением глюкозы в процессе гликолиза существует другой, не менее распространенный путь — *пентозофосфатный, или апотомический*. В этом случае глюкоза также подвергается первоначальному фосфорилированию с образованием глюкозо-6-фосфата, затем пути расходятся. Монофосфорный эфир глюкозы подвергается окислению при участии фермента глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы. Коферментом является НАДФ, при этом образуется фосфоглюконовая кислота. Процесс происходит следующим образом:

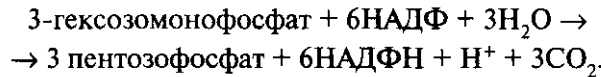


На следующем этапе происходит процесс окислительного декарбоксилирования фосфоглюконовой кислоты. В результате этой реакции отщепляется одна молекула углекислого газа и образуется пятиуглеродный сахар рибулезо-5-фосфат. Отсюда и название — *пентозофосфатный цикл или апотомический путь* (апотомия — усекновение). Реакция катализируется ферментом фосфоглюконатдегидрогеназой с коферментом НАДФ:

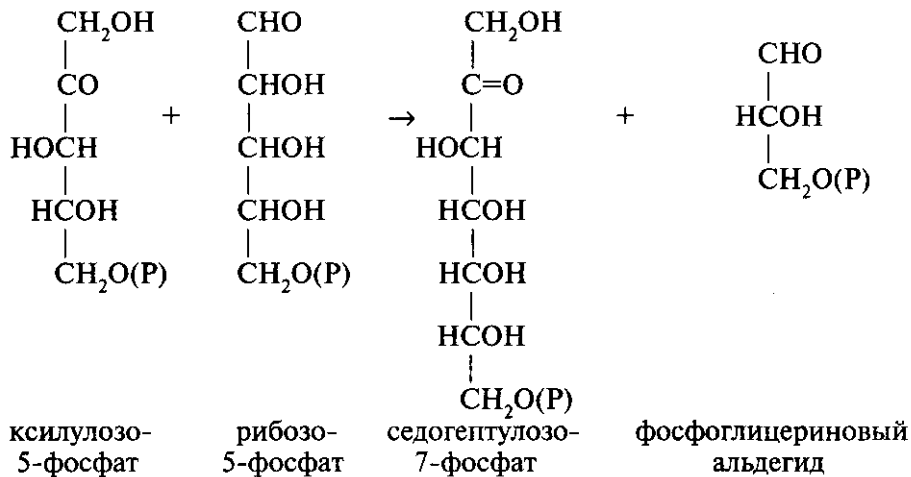




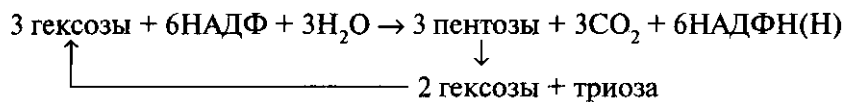
Обе рассмотренные реакции необратимы. Последующие реакции представляют цикл. Для прохождения полного цикла реакций необходимы три молекулы гексозомонофосфата, которые превращаются в три молекулы рибулезо-5-фосфата по уравнению:



Три образовавшиеся молекулы пентозы (рибулезо-5-фосфат) претерпевают превращения. *Первая молекула* рибулезо-5-фосфата под влиянием фермента эпимеразы превращается в ксилулозо-5-фосфат. *Вторая молекула* рибулезо-5-фосфата превращается в рибозо-5-фосфат под влиянием фермента фосфопентоизомеразы. Ксилулозо-5-фосфат реагирует с рибозо-5-фосфатом, в результате получается семиуглеродный сахар — седогептулозо-7-фосфат и фосфоглицериновый альдегид. Эта последняя реакция идет под влиянием фермента транскетолазы:



Семиуглеродный сахар реагирует с ФГА, при этом образуется фруктозо-6-фосфат и эритрозофосфат. Фруктозо-6-фосфат изомеризуется до глюкозо-6-фосфата. Эритрозофосфат вместе с *третьей молекулой* рибулезо-5-фосфата также дает глюкозо-6-фосфат и ФГА. В целом процесс представлен на *рисунке 76*, а также может быть суммирован в следующем виде:



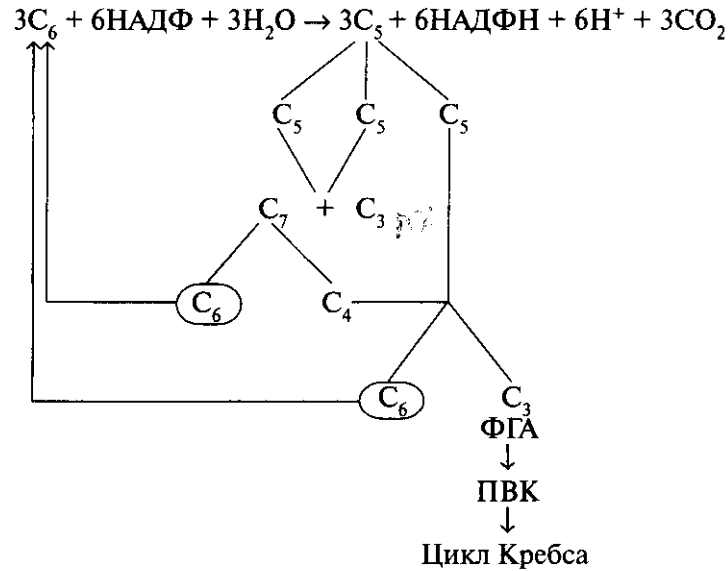


рис. 76
Пентозофосфатный цикл

Триоза (ФГА) может претерпевать превращения по гликолитическому пути до пировиноградной кислоты и далее вступать в цикл Кребса. Как видно из уравнения, в пентозофосфатном цикле из каждой трех молекул глюкозы распадается одна, при этом выделяются 3 молекулы CO_2 и образуются 6 молекул НАДФН и ФГА. Окисление НАДФН идет через дыхательную цепь, при этом первоначально НАДФН взаимодействует с НАД. При включении 6 молекул НАДФН в дыхательную цепь образуется 18 молекул АТФ. Если считать, что 1 молекула АТФ используется на предварительное фосфорилирование гексозы, то накапливается 17 молекул АТФ. Вместе с тем при превращении фосфоглицеринового альдегида в пировиноградную кислоту и ее окислении через цикл Кребса образуется еще 20 молекул АТФ. Таким образом, при окислении по пентозофосфатному пути одной молекулы глюкозы выделяется 37 молекул АТФ. Следовательно, с энергетической стороны апотомический путь почти не отличается от гликолитического. Однако они сильно различаются по промежуточным продуктам. В процессе апотомического распада глюкозы образуется восстановленный НАДФ, который может быть использован на различные синтетические процессы, в том числе и в темновых реакциях фотосинтеза. Важное значение имеет образование пентоз. Пентозы входят в состав нуклеиновых кислот. Нельзя не



отметить, что образующийся в этом процессе эритрозофосфат является предшественником лигнина и ряда других соединений.

Внимательное рассмотрение реакций окисления глюкозы, связанных с пентозофосфатным путем, показывает его большое сходство с превращением углеводов в фотосинтетическом цикле Кальвина. Возможно, что благодаря наличию одинаковых промежуточных продуктов эти процессы в ряде пунктов взаимосвязаны. Интересно отметить, что наряду с локализацией пентозофосфатного пути в цитоплазме он может в отсутствие света осуществляться и в хлоропластах. На протяжении онтогенеза растений и в зависимости от условий происходит смена дыхательных путей. В силу образования различных промежуточных продуктов это оказывает значительное влияние на обмен веществ и физиологическую деятельность растительного организма. Существует ряд методов, с помощью которых можно установить соотношение путей дыхательного обмена (применение специфических ингибиторов, метод с использованием меченых атомов и др.). Однако все они имеют свои недостатки и в силу этого к экспериментальным данным по этому вопросу надо подходить с большой осторожностью.

■ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ

Показатели интенсивности дыхания прямо противоположны показателям интенсивности фотосинтеза. Интенсивность дыхания можно определить: 1) по количеству выделенного CO_2 ; 2) по количеству поглощенного кислорода; 3) по убыли сухой массы. Все эти три показателя рассчитываются на единицу массы в единицу времени.

■ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕСС ДЫХАНИЯ

Температура. Дыхание у ряда растений осуществляется и при температуре ниже 0°C . Так, у хвой ели процесс дыхания идет даже при температуре -25°C . Как всякая ферментативная реакция с повышением температуры интенсивность дыхания возрастает. Однако это происходит до определенного предела, выше которого начинается инактивация ферментов и интенсивность дыхания снижается. При этом надо учитывать длительность выдерживания растения при данной температуре. При кратковременной экспозиции интенсивность дыхания возрастает при повышении температуры до 35°C и даже 40°C . При длительном выдерживании в такой температуре интенсивность дыхания уменьшается. Для суждения о влиянии температуры на какой-либо процесс обычно используют



такой показатель как температурный коэффициент. Температурный коэффициент (Q_{10}) процесса дыхания зависит от типа растений и от градаций температуры. Так, при повышении температуры от 5 до 15°C Q_{10} может возрасти до 3, тогда как повышение температуры от 30 до 40°C увеличивает интенсивность дыхания менее значительно (Q_{10} около 1,5). Это может быть связано с тем, что повышение температуры в большей степени ускоряет ферментативные процессы по сравнению с поступлением кислорода в клетки. В силу этого возникает недостаток кислорода, что и лимитирует процесс. В процессе эволюции растения приспособляются к определенным температурным условиям. На характер реагирования сказывается происхождение растений, географический ареал их распространения.

Большое значение имеет фаза развития растений. По данным Б.А. Рубина, на каждой фазе развития растений для процесса дыхания наиболее благоприятны те температуры, на фоне которых обычно происходит эта фаза. Изменение оптимальных температур при дыхании растений в зависимости от фазы их развития связано с тем, что в процессе онтогенеза меняются пути дыхательного обмена. Между тем для разных ферментных систем наиболее благоприятными являются различные температуры. Так, температурный минимум работы цитохромов лежит выше по сравнению с флавиновыми дегидрогеназами. В этой связи интересно, что в более поздние фазы развития растений наблюдаются случаи, когда флавиновые дегидрогеназы выступают в роли конечных оксидаз, передавая водород непосредственно кислороду воздуха.

Снабжение кислородом. Кислород необходим для протекания дыхания, поскольку является конечным акцептором электронов, движущихся по дыхательной цепи. Увеличение содержания кислорода до 5—8% сопровождается повышением интенсивности дыхания. Дальнейшее возрастание концентрации O_2 обычно уже не сказывается на интенсивности дыхания. Однако из этого общего положения имеются исключения. Снабжение растительных тканей и клеток кислородом зависит не только от его содержания во внешней среде, но и от скорости его поступления. Между тем часто проникновение кислорода к тем или иным тканям затруднено. Это обстоятельство может проявляться на семенах и на плодах с плотной оболочкой. В этом случае увеличение концентрации кислорода в среде до 20% и более повышает интенсивность дыхания. Если семя гороха лишить оболочки, то интенсивность дыхания возрастает с повышением содержания кислорода в среде примерно до 5—10%. Однако дыхание неповрежденных семян возрастает при увеличении содержания кислорода до 20% и более.

Большое значение в снабжении кислородом отдельных органов и тканей имеет система межклетников, способствующая циркуляции воздуха. Воздух, проникая через устьица листа, достигает по межклетному пространству других органов, что и позволяет им осуществлять аэробное дыхание. Доступ кислорода по межклетникам важен для корневых систем растений, произрастающих на плохो





аэрируемых почвах. Известно, что приспособление корневых систем к росту в анаэробных условиях связано с развитием особенно большого объема межклетников. Вместе с тем нельзя забывать, что корни многих растений не имеют подобных приспособлений и для них очень важна хорошая аэрация почвы. В отсутствие кислорода дыхание уступает место брожению. При содержании кислорода ниже 5% брожение усиливается, и выделение углекислого газа начинает превышать поглощение кислорода. Это приводит к тому, что дыхательный коэффициент, как правило, становится больше единицы. При повышении содержания кислорода процесс брожения полностью ингибируется (эффект Пастера) и дыхательный коэффициент становится равным единице. Так, в опытах с плодами яблони было показано, что при снижении концентрации O_2 выделение CO_2 начинает расти. Это увеличение выделения CO_2 по сравнению с поглощением O_2 связано с усилением гликолиза и сопровождаемым брожением. Вместе с тем добавление O_2 ингибирует гликолиз. Необходимо также отметить, что кислород оказывает стимулирующее влияние на процесс фотодыхания.

Содержание углекислого газа. CO_2 является конечным продуктом как брожения, так и аэробного дыхания. При довольно высоких концентрациях CO_2 , значительно превышающих те, которые обычно окружают растительный организм (выше 40%), процесс дыхания тормозится. Торможение вызывается несколькими причинами: 1) высокая концентрация CO_2 может оказывать общее анестезирующее влияние на растительный организм; 2) CO_2 тормозит активность ряда дыхательных ферментов; 3) повышение содержания CO_2 вызывает закрытие устьиц, что затрудняет доступ кислорода и косвенно тормозит процесс дыхания.

Содержание воды. Небольшой водный дефицит растущих тканей увеличивает интенсивность дыхания. Это связано с тем, что водный дефицит и даже подвядание листьев усиливают процессы распада сложных углеводов (крахмала) на более простые (сахара). Увеличение содержания сахаров (основного субстрата дыхания) усиливает сам процесс. Вместе с тем при водном дефиците нарушается сопряжение окисления и фосфорилирования. Дыхание в этих условиях представляет в основном бесполезную трату сухого вещества. При длительном завядании растение расходует сахара, и интенсивность дыхания падает. Иная закономерность характерна для органов, находящихся в состоянии покоя. Увеличение содержания воды в семенах с 12 до 18% уже увеличивает интенсивность дыхания в 4 раза. Дальнейшее повышение содержания воды до 33% приводит к увеличению интенсивности дыхания примерно в 100 раз. При перемещении растения или ткани из воды в раствор солей дыхание усиливается — это так называемое *солевое дыхание*.

Свет. Вопрос о влиянии света на интенсивность дыхания изучался многими физиологами. Решение этого вопроса осложнено методическими трудностями,





поскольку на свету трудно разграничить процессы фотосинтеза и дыхания, прямое и косвенное влияние света. В свою очередь, влияние фотосинтеза на дыхание может быть различным и даже противоположным. Так, в процессе фотосинтеза образуются основные субстраты дыхания — углеводы. Вместе с тем промежуточные продукты, образовавшиеся при дыхании, могут вовлекаться в фотосинтетический цикл. Установлено, что свет стимулирует процесс фотодыхания (с. 188). Все же применение метода меченых атомов позволило, хотя и не полностью, отграничить процесс фотосинтеза от дыхания. В настоящее время полагают, что влияние света на процесс дыхания многообразно. Под влиянием света, особенно коротковолновых сине-фиолетовых лучей, интенсивность обычного темнового дыхания возрастает. Активация дыхания светом показана на бесхлорофилльных растениях. Возможно также, что свет активирует дыхательные ферменты (оксидазы).

Питательные соли. Интенсивность дыхания сильно зависит от снабжения растения элементами минерального питания. Такие элементы, как фосфор, сера, железо, медь, марганец, принимают непосредственное участие в процессе дыхания, входя в промежуточные продукты (фосфор) или являясь составной частью дыхательных ферментов.

Поранение. Поранение органов и тканей растения усиливает интенсивность дыхания. Это связано с разрушением клеток, из-за чего повышается соприкосновение дыхательных субстратов и ферментов. Частично поранение может вызывать переход клеток в меристематическую фазу роста. Интенсивность дыхания делящихся клеток всегда выше по сравнению с клетками, закончившими рост.

ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЦЕСС ДЫХАНИЯ

Различные виды и экологические формы растений дышат с разной интенсивностью. Как уже упоминалось, светолюбивые растения характеризуются более высокой интенсивностью дыхания по сравнению с теневыносливыми. Растения северных широт по сравнению с растениями, произрастающими на юге, дышат более интенсивно, особенно при пониженной температуре.

Интенсивность дыхания зависит от возраста. Как правило, более молодые растущие органы и ткани дышат более интенсивно. Интенсивность дыхания проростков обычно резко возрастает в течение периода их наибольшего роста (первые 4—5 суток после начала прорастания), а затем начинает падать. По-видимому, это связано с образованием закончивших рост тканей. Определенным закономерным образом изменяется интенсивность дыхания листьев. После появления листа в первые дни его роста интенсивность дыхания возрастает, а затем резко падает, а в период пожелтения часто вновь немного повышается. Такое же





явление наблюдается у плодов перед их созреванием (климактерический период). Перед отмиранием организма или органа обычно наступает кратковременное усиление процесса дыхания. Это связано, по-видимому, с какими-то необратимыми процессами дегенерации тканей, при которых сложные соединения распадаются на более простые, что увеличивает количество субстратов дыхания. В этот период дыхание не сопровождается фосфорилированием. Коэффициент Р/О резко падает. По-видимому, разрушается упорядоченное расположение окислительных и фосфорилирующих систем.

Изменение возраста всего растительного организма также сказывается на интенсивности дыхания. Наивысшей интенсивностью дыхания обладают растения перед началом цветения. Низкой интенсивностью дыхания отличаются органы растения, закончившие рост или находящиеся в состоянии покоя. Очень низкое дыхание характерно для сухих семян, завершивших рост плодов, тканей, в которых имеется большой процент мертвых клеток. Низкая интенсивность дыхания у покровных тканей. Высокой интенсивностью дыхания характеризуются цветки (особенно тычинки и пестики), клетки флоэмы и камбия. Как уже упоминалось, различные органы и ткани растения сильно различаются по условиям снабжения их кислородом. В листе кислород свободно поступает практически к каждой клетке. Сочные плоды, корнеплоды, клубни вентилируются очень плохо; они слабо проницаемы для газов, не только для кислорода, но и для углекислого газа. Естественно, в этих органах процесс дыхания сдвигается в анаэробную сторону, дыхательный коэффициент возрастает. Возрастание дыхательного коэффициента и сдвиг процесса дыхания в анаэробную сторону наблюдаются в меристематических тканях. Таким образом, разные органы характеризуются не только различной интенсивностью, но и неодинаковым качеством дыхательного процесса.

■ ПУТИ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА



■ ЛОКАЛИЗАЦИЯ В КЛЕТКЕ РЕАКЦИЙ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА



Отдельные этапы дыхания осуществляются в разных частях растительной клетки. Это определяется распределением ферментов по отдельным органеллам с характерными для них метаболическими функциями. Изучение локализации, топографии ферментных систем имеет большое значение и для понимания взаимодействия отдельных частей клетки, а также возможности взаимодействия отдельных метаболитов. В цитоплазме сосредоточены ферменты, катализирующие





процесс гликолиза и пентозофосфатного пути. Есть данные, что ферменты гликолиза имеются также в матриксе митохондрий. Ферменты цикла Кребса сосредоточены в основном в матриксе митохондрий. Ферменты дыхательной цепи вплетены в определенной последовательности во внутреннюю мембрану митохондрий. Приблизительно 20—25% общего белка внутренней мембраны митохондрий составляют белки-ферменты, участвующие в переносе протонов и электронов. Предполагается, что ферменты-переносчики сгруппированы так, что каждая группа представляет самостоятельную единицу — дыхательный ансамбль. В митохондрии может быть несколько тысяч таких ансамблей, которые равномерно распределены в мембранах. Во внутренней мембране митохондрий локализованы также ферменты, обеспечивающие процесс фосфорилирования (АТФ-синтаза). Там же сосредоточен и переносчик АТФ. Благодаря этому образовавшаяся в митохондриях АТФ может выходить из них и использоваться в других частях клетки. Одновременно этот же переносчик осуществляет перенос АДФ во внутреннее пространство митохондрий. Через внутреннюю мембрану проникают также пировиноградная кислота и некоторые органические кислоты цикла Кребса. Специфический переносчик осуществляет перенос внутрь митохондрий фосфат-ионов. Вместе с тем для коферментов НАД и НАДФ и некоторых других веществ внутренняя мембрана непроницаема.

Как рассматривалось выше, часть никотинамидных коферментов восстанавливается в цитоплазме в процессе гликолиза. Для того чтобы осуществить их окисление, существуют специальные механизмы. У растений НАДН-дегидрогеназа, под действием которой НАДН может вступать в дыхательную цепь, локализована на наружной поверхности внутренней мембраны. В случае отсутствия наружной НАДН-дегидрогеназы перенос НАДН на внутреннюю мембрану осуществляется с помощью челночного механизма. Суть этого механизма следующая. Образовавшийся в цитоплазме НАДН реагирует с фосфодиоксиацетоном, восстанавливая его до глицерофосфата. Глицерофосфат проникает через мембрану и отдает водород флавиновой дегидрогеназе и через нее в дыхательную цепь. При этом глицерофосфат снова превращается в фосфодиоксиацетон, который выходит из митохондрий в цитоплазму и опять подвергается восстановлению $\text{НАДН} + \text{H}^+$. Сходный механизм переноса энергетических эквивалентов через мембраны обнаружен и в хлоропластах. Таким образом, в клетке одновременно осуществляется как распределение веществ по разным компартаментам, так и взаимосвязь между ними.

Важным является вопрос, как обеспечиваются энергией процессы, происходящие в ядре клетки. По-видимому, частично АТФ поступает в ядро из цитоплазмы. В ядре имеются и собственные дыхательные ферменты. Так, в нуклеоплазме обнаружены ферменты гликолиза. Есть данные, что в ядре функционируют ферменты дыхательной цепи, подобные митохондриальным. Наконец, ферменты дыхания обнаружены и в хлоропластах.





■ РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Потребности организма в энергии и метаболитах непрерывно меняются в зависимости от этапа его развития и от условий среды, в которых он находится. В соответствии с этим на протяжении развития организм способен изменять метаболизм, приспособляясь к изменяющимся условиям. Вместе с тем в организме сохраняется взаимосвязанность всех процессов обмена. Все это достигается с помощью имеющихся в организме и клетке специфических регуляторных механизмов. Подобные механизмы существуют и для регуляции путей дыхательного обмена. Нерегулируемое дыхание может привести к бесполезной трате сухого вещества. Рассмотрим некоторые регуляторные механизмы.

Как уже упоминалось, в присутствии кислорода пирувиноградная кислота претерпевает превращения по пути аэробного дыхания и перестает служить субстратом для процесса брожения (эффект Пастера). Это связано с тем, что для процесса брожения необходим НАДН. Между тем в аэробных условиях НАДН окисляется в дыхательной цепи и, следовательно, не может быть использован на восстановление пирувата до спирта. В результате под влиянием кислорода процесс брожения затормаживается. В аэробных условиях уменьшается и скорость гликолиза, так как образуются значительные количества АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. Образовавшаяся АТФ тормозит активность фермента фосфофруктокиназы. По-видимому, под влиянием АТФ меняется конфигурация данного фермента. В связи с этим тормозится одна из первых реакций гликолиза — превращение фруктозо-6-фосфата во фруктозо-1,6-дифосфат. Эта регуляция имеет большой биологический смысл, так как ставит расход сахара в зависимость от накопления АТФ. При большем расходе АТФ ее содержание падает, а гликолиз ускоряется, при накоплении АТФ гликолиз тормозится. Отношение АДФ к АТФ имеет регуляторное значение и для реакций цикла Кребса. Многие дегидрогеназы активируются под влиянием АДФ и одновременно ингибируются высокими концентрациями АТФ. Здесь также проявляется способность организма к регуляции своего энергетического обмена.

Важное значение имеет регулирование с помощью конечных продуктов реакций. Так, при замедлении подачи активного ацетата (ацетил-КоА) в цикле Кребса щавелевоуксусная кислота накапливается. Это ингибирует активность фермента малатдегидрогеназы и тем самым приостанавливает работу цикла Кребса, предупреждая полное превращение всех интермедиатов цикла в ЩУК. Физиологи придают большое значение регуляции соотношения распада глюкозы (гликолитический или пентозофосфатный путь). Исходным материалом, как для того, так и для другого пути служит глюкоза, поэтому в большинстве случаев между этими двумя процессами имеются конкурентные взаимоотношения. Преимущественное осуществление того или иного пути связано с тем, какой из ферментов — глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа или фосфофруктокиназа — образуется





в первую очередь и в большем количестве. Возможно, что этот тип регуляции осуществляется на уровне генома.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ ПРОЦЕССАМИ ОБМЕНА

Процесс дыхания представляет собой центральное звено обмена веществ организма и тесно связан с другими процессами метаболизма. Необходимо подчеркнуть, что, несмотря на противоположную направленность двух центральных процессов растительного организма — фотосинтеза и дыхания и на их локализацию в разных органеллах клетки, между ними существует тесная взаимосвязь. Прежде всего, для протекания процесса дыхания нужны органические вещества (субстраты). Такими субстратами в первую очередь являются углеводы, которые у зеленых растений образуются в процессе фотосинтеза. Вместе с тем превращение веществ в процессе фотосинтеза и дыхания идет через ряд сходных промежуточных продуктов. Особенно много сходного в превращениях между фотосинтетическим циклом Кальвина и реакциями пентозофосфатного пути дыхательного обмена. Как в том, так и в другом случае происходят взаимные превращения сахаров с разной длиной углеродной цепочки (3, 4, 5, 6 и 7 углеродных атомов). По-видимому, несмотря на различное распределение (компартиментацию) этих метаболитов в клетке, между ними существует обмен. Иначе говоря, промежуточные продукты дыхания могут быть использованы в процессе фотосинтеза. Одновременно возможен и обратный процесс. Много общего в энергетике фотосинтеза и дыхания в процессах фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. Между этими двумя процессами возможен обмен энергетическими эквивалентами. АТФ, образовавшаяся на свету при фотосинтетическом фосфорилировании, может служить основным источником энергии для различных биосинтетических процессов, заменяя АТФ, образовавшуюся в процессе дыхания. С другой стороны, АТФ и НАДФН, образовавшиеся в процессе дыхания, могут быть использованы для реакций цикла Кальвина. Имеются данные, что на свету у растений основными органеллами, поставляющими АТФ, являются хлоропласты.

Многие промежуточные продукты процесса дыхания являются основой биосинтеза важнейших соединений. Уже на протяжении первой, анаэробной фазы дыхания (гликолиз) триозофосфаты, преобразуясь в глицерин, могут служить источником для синтеза жиров. Пировиноградная кислота путем аминирования может дать аланин. Не менее важное значение имеют и промежуточные продукты цикла Кребса. Например, α -кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислоты в процессе аминирования дают аминокислоты — глутаминовую и аспарагиновую. Благодаря реакции переаминирования эти кислоты могут быть источником аминокислот для других аминокислот и, таким образом, являться важнейшими





промежуточными продуктами для синтеза, как белка, так и пуриновых и пиримидиновых азотистых оснований. Янтарная кислота, образовавшаяся в цикле Кребса, дает основу для образования порфиринового ядра хлорофилла. Ацетил-КоА служит основой для образования жирных кислот. Поскольку имеется ряд реакций и процессов, благодаря которым отдельные компоненты извлекаются из цикла Кребса, должны быть и обратные процессы, поставляющие их в цикл. Если бы этого не было, скорость превращения в аэробной фазе дыхания заметно бы снизилась. Такой реакцией является окислительное дезаминирование аминокислот, приводящее к образованию органических кислот. Имеет значение также реакция карбоксилирования пировиноградной кислоты или ее фосфорилированной формы, в результате чего образуется шавелевоуксусная кислота. Основным процессом, при котором образуются пентозы в растении, — это пентозофосфатный путь дыхательного обмена. Пентозы входят в состав нуклеотидов, нуклеиновых кислот и ряда коферментов, в том числе таких важных, как никотинамидные (НАД и НАДФ) и флавиновые (ФМН, ФАД).

Пентозофосфатный путь дыхания является также источником образования эритрозо-4-фосфата. Эритрозофосфат, взаимодействуя с фосфоенолпируватом, образует шикимовую кислоту. Шикимовая кислота — материал для образования фенольных соединений, лигнина, ряда ароматических аминокислот, например триптофана, а из триптофана образуется один из главных гормонов роста растений — ауксин (β -индолилуксусная кислота).

Рассмотренные связи дыхания и других процессов метаболизма растения не являются постоянными, раз навсегда данными. Они возникают и нарушаются под влиянием, как внутренних особенностей растения, так и внешних условий. При неблагоприятных условиях эти нарушения могут быть значительными и даже летальными.



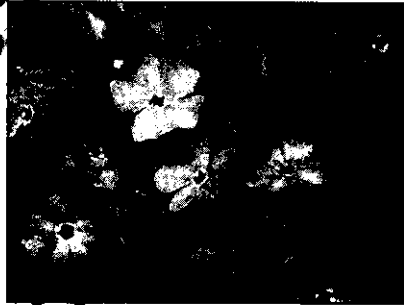


Вопросы к главе VI

1. Что такое дыхание? Каково значение дыхания в жизни растений?
2. Что такое окисление и восстановление? Докажите, что дыхание — это окислительно-восстановительный процесс.
3. Какие вы знаете основные пути дыхательного обмена? От чего зависит разнообразие дыхательных путей?
4. Каковы основные особенности анаэробной фазы гликолитического пути? Где она локализована? На каких этапах этого процесса и за счет энергии каких реакций накапливается АТФ? Что является конечным продуктом этой фазы?
5. Где локализованы процессы аэробной фазы дыхания? На какие этапы она делится? Какие соединения, выделяющиеся в цикле Кребса, поступают в дыхательную цепь?
6. Какие переносчики входят в дыхательную цепь? Каков источник энергии для функционирования дыхательной цепи? Почему необходим кислород для ее функционирования?
7. Как осуществляются положения хемиосмотической теории Митчелла о преобразовании свободной энергии окислительно-восстановительных реакций дыхательной цепи в электрохимический градиент ионов водорода ($\Delta\mu\text{H}^+$)?
8. Что такое окислительное фосфорилирование? В чем сходство и различия окислительного и фотосинтетического фосфорилирования?
9. Что такое сопряженные процессы? Что определяет показатель Р/О? На чем основано разобщение окисления и фосфорилирования, в частности под влиянием динитрофенола?
10. В каких формах энергия, выделяющаяся в процессе дыхания, может быть использована растительным организмом?
11. Что представляет прямой и косвенный механизм синтеза АТФ? Что такое АТФ-синтаза? Где она расположена?
12. Какое количество АТФ образуется при распаде одной молекулы глюкозы: а) в анаэробную фазу дыхания; б) в аэробную?
13. Что такое цианидоустойчивое дыхание? С работой какого фермента связан этот процесс? В чем его роль?
14. Каковы основные особенности пентозофосфатного пути? В чем его значение? Какие важные продукты образуются в результате его функционирования?
15. Какие внешние и внутренние факторы оказывают влияние на процесс дыхания?
16. Приведите примеры механизмов регуляции дыхательного обмена.
17. Приведите примеры взаимосвязи дыхания с фотосинтезом. Какие промежуточные продукты процесса дыхания являются основой биосинтеза важнейших соединений?



глава VII



**РОСТ
И РАЗВИТИЕ
РАСТЕНИЙ**





глава VII.....

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост и развитие — неотъемлемые свойства любого живого организма. Это интегральные процессы. Растительный организм поглощает воду и питательные вещества, аккумулирует энергию, в нем происходят многочисленные реакции обмена веществ, в результате чего он растет и развивается. Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Однако темпы роста и развития могут быть разными, быстрый рост может сопровождаться медленным развитием или быстрое развитие медленным ростом. Так, например, растение хризантемы в начале лета (длинный день) быстро растет, но не зацветает, следовательно, развивается медленно. Подобное происходит с высеянными весной озимыми растениями: они быстро растут, но не переходят к репродукции. Из этих примеров видно, что критерии, определяющие темпы роста и развития, различны. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению, к репродукции. Для цветковых растений это закладка цветочных почек, цветение. Критерии темпов роста обычно определяют скоростью нарастания массы, объема, размеров растения. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий и позволяет рассмотреть процессы роста и развития последовательно.

■ РОСТ РАСТЕНИЙ.....

Существует много определений роста, однако ни одно из них полностью не может считаться удовлетворительным. Прежде всего рост — это необратимое увеличение размеров, объема, массы организма. Однако Д.А. Сабинин справедливо указывал, что это определение неполно и неточно. Дело в том, что у растений увеличение в процессе роста уже имеющихся органов все время сопровождается образованием новых органов (листьев, побегов). Иначе говоря, рост растений включает формообразовательные процессы. При этом вновь появляющиеся побеги, листья качественно отличаются друг от друга. Таким образом, рост растений нельзя рассматривать как чисто количественный процесс. Сказанное позволяет дать следующее определение этого процесса. **Рост** — это необратимое увеличение объема, массы растений, сопровождаемое новообразованием элементов структуры организма. Под элементами структуры понимают органы, ткани, клетки, а также отдельные клеточные органеллы. В отличие от животных организмов растения в течение всей жизни растут и образуют новые клетки, хотя обычно с некоторыми перерывами (период покоя).

Из приведенного определения роста видно, что дать общий критерий, который бы позволил определить темпы этого процесса, очень трудно. В качестве





критериев можно брать: 1) высоту и толщину (для стебля); 2) площадь (для листьев и стеблей); 3) массу (сырую и сухую); 4) число клеток; 5) содержание белка; 6) содержание ДНК и др. Однако ни один из этих показателей не дает полной картины процесса роста. Нередко в зависимости от выбранного критерия мы получаем различные, а иногда и прямо противоположные результаты. Дело в том, что разные органы растения растут с различной скоростью. Не всегда увеличение высоты растения сопровождается увеличением массы, и изменение сырой массы не всегда аналогично изменению сухой. Нередки случаи, когда параметры роста изменяются прямо противоположным образом. Так, например, при прорастании семян в темноте увеличивается объем, но сухая масса уменьшается. Этиолированные проростки интенсивно растут в длину, но масса их не увеличивается. В покоящихся растениях идет скрытый рост, который выражается в новообразовании элементов структуры и может не сопровождаться увеличением массы и даже объема. В силу сказанного, говоря о росте, необходимо уточнять, что именно имеется в виду — увеличение длины или массы, числа клеток или их размеров.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА КЛЕТОК

В основе роста многоклеточных организмов лежит увеличение числа и размеров клеток, сопровождаемое их дифференциацией, т. е. возникновением и накоплением различий между клетками, образовавшимися в результате деления.

Еще со времени Ю. Сакса рост клеток принято делить на три фазы: эмбриональную, растяжения, дифференцировки (*рис. 77*). Такое разделение носит условный характер. За последнее время внесены изменения в само понимание основных особенностей, характеризующих эти фазы роста. Если прежде считалось, что процесс деления клетки происходит лишь в эмбриональную фазу роста, то сейчас показано, что клетки могут иногда делиться и в фазу растяжения. Важно, что дифференцировка отнюдь не является особенностью только третьей, последней фазы роста. Дифференцировка клеток, в смысле появления и накопления внутренних физиологических различий между ними, проходит на протяжении всех трех фаз и является важной особенностью роста клеток. В третьей фазе эти внутренние физиологические различия лишь получают внешнее морфологическое выражение. Все же ряд существенных отличий между фазами роста имеется, и физиологи продолжают рассматривать их отдельно.

Эмбриональная фаза. Клетка возникает в результате деления другой эмбриональной клетки. Затем она несколько увеличивается, главным образом за счет увеличения веществ цитоплазмы, достигает размеров материнской клетки и снова делится. Таким образом, эмбриональная фаза делится на два периода: период между делениями—интерфаза продолжительностью 15—20 ч и собственно деление клетки — 2—3 ч. Время это колеблется в зависимости от вида растений и условий (температуры).



глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

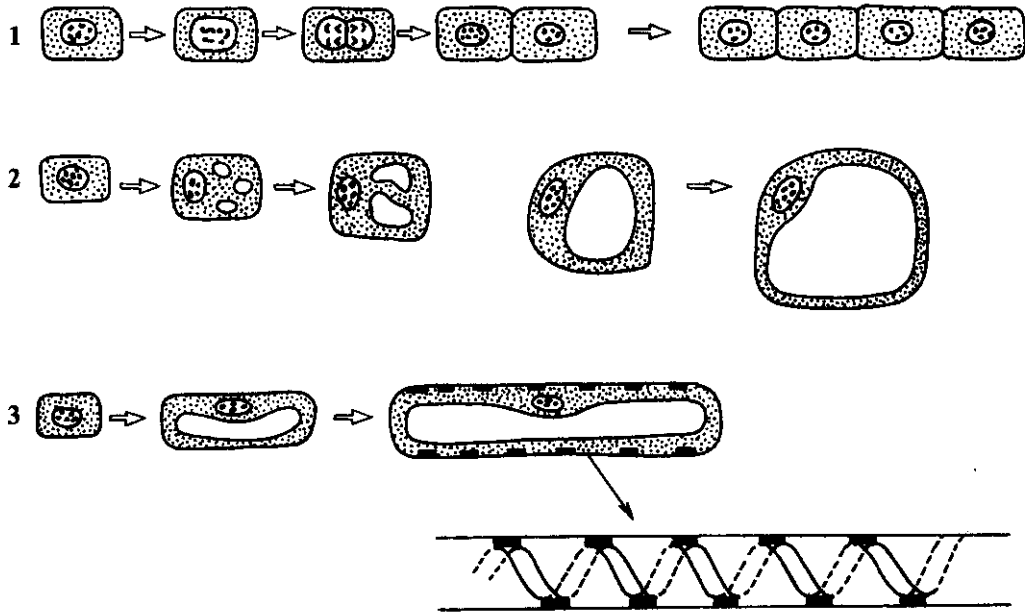


рис. 77

Диаграммы, иллюстрирующие рост растительной клетки:

1 — деление клетки; 2 — растяжение клетки; 3 — дифференциация клетки

Структура клетки в интерфазе имеет ряд особенностей: густая цитоплазма с хорошо развитой эндоплазматической сетью, каналы которой узкие, с малым количеством расширений (цистерн); мелкие вакуоли; большое количество рибосом, многие из которых свободно располагаются в цитоплазме и не прикреплены к мембранам эндоплазматической сети; митохондрий много, но они еще не достигли окончательного размера, с малоразвитыми кристами и густым матриксом. Имеются промитохондрии и пропластиды, деление которых можно наблюдать. Ядро относительно небольшого размера, с крупным ядрышком. Нуклеоплазма — гомогенная, мелкозернистая. Хроматин в виде нитей и глыбок. Первичная клеточная оболочка тонкая, пронизана плазмодесмами.

В период между делениями в клетке идут интенсивные процессы обмена веществ — активный синтез, высокая интенсивность дыхания, сопровождаемая образованием АТФ. Именно в этот период в ядре клетки происходит удвоение ДНК. Интерфаза, в свою очередь, делится на *три периода*: 1) предсинтетический (g_1), длительность 3—8 ч; 2) синтетический (S) — 10—11 ч; 3) постсинтетический (g_2), — 4—5 ч. Переход из одного периода в другой регулируется ферментом циклинзависимой протеинкиназой. Большую роль в этом процессе



играет белок циклин. При переходе от $g_1 \rightarrow S, g_2 \rightarrow$ митоз происходит последовательное фосфорилирование и дефосфорилирование протеинкиназы, а также ее циклическое связывание с циклином и освобождение от него. В культуре тканей показано, что влияние фитогормонов на клеточный цикл осуществляется благодаря тому, что ауксин стимулирует синтез протеинкиназ, а цитокинин — циклина.

В предсинтетический (g_1) период ядро соматической клетки имеет определенное количество ДНК, характерное для данного вида организма. В этот период подготавливаются условия для репликации ДНК, происходит усиленный синтез РНК и соответствующих белков, в том числе белков-ферментов, участвующих в репликации. Сам процесс репликации начинается в синтетический период. Как известно, репликация ДНК — чрезвычайно сложный процесс, в котором участвует комплекс ферментов. Синтез РНК в период S , по-видимому, сокращается. Однако синтез белка продолжает идти, в частности образуются белки-гистоны. В постсинтетический период (перед переходом к митозу) в ядре уже находится четверное (соответствующее тетраплоидному) количество ДНК (материнские и дочерние молекулы), репликация ДНК прекращается, однако идет синтез РНК. Кроме того, происходит так называемый процессинг, при котором происходит превращение предшественника РНК (про-мРНК) в матричную РНК (мРНК) (с. 43). Репликация митохондриальной и пластидной ДНК происходит на протяжении всей интерфазы. Если процесс самовоспроизведения ДНК по какой-либо причине приостановлен, деление клетки не происходит. Таким образом, основные синтетические и энергетические процессы в клетке происходят именно в период между делениями.

Существует несколько гипотез, объясняющих переход клетки к делению. Наиболее распространена гипотеза, согласно которой в меристематической клетке должно быть определенное соотношение между размерами ядра и цитоплазмы (**ядерно-плазменное отношение**). Когда это отношение ниже определенного уровня, ядро как бы уже не может управлять возросшей массой цитоплазмы и клетка переходит к делению. Перед делением происходят заметные изменения в энергетическом состоянии клетки. Во время интерфазы клетка характеризуется очень высоким энергетическим потенциалом — отношением АТФ к АМФ. При переходе к митозу благодаря глубокой структурной перестройке наступает как бы энергетическая разрядка и частично энергия выделяется в виде коротковолнового излучения (А.Г. Гурвич, В.Н. Жолкевич). В период деления интенсивность процессов обмена, в том числе и дыхания, падает.

Делению клетки предшествует деление ядра. Первым признаком перехода ядра к делению является увеличение его объема. Это связано с возрастанием содержания воды и разжижением нуклеоплазмы. В ядре становятся видимыми извитые нити, сначала имеющие вид клубка. Постепенно нити утолщаются и укорачиваются. Выявляются хромосомы, каждая из которых состоит из двух





хроматид. Вокруг ядра появляется светлая зона. Органеллы сосредотачиваются на периферии клетки. В конце этой первой фазы митоза (профазы) оболочка ядра разрывается и остается в клетке в виде отдельных фрагментов, ядрышко исчезает. В следующей фазе митоза (метафазе) хромосомы окончательно обособляются и перемещаются в экваториальную область клетки. В анафазе сестринские хромосомы расходятся к полюсам клетки. На следующем этапе (телофаза) образуются два ядра. Около каждого ядра формируется ядерная оболочка, появляется ядрышко. Хромосомы постепенно деспирализуются и переходят в нитевидную форму. Каждое ядро дочерней клетки получает ровно такое же число хромосом и такое же количество ДНК, как и материнская. Во время митоза движение цитоплазмы прекращается, митохондрии и пластиды распределяются примерно поровну между дочерними клетками.

На конечной фазе митоза, когда образовались два ядра, начинается собственно деление клетки (цитокinesis). В экваториальной области клетки формируется клеточная стенка. В начале этого процесса происходит скопление микро-трубочек. В плоскости, перпендикулярной делению, образуется так называемый фрагмопласт. Затем от аппарата Гольджи и частично от эндоплазматической сети отделяются пузырьки (везикулы). Эти везикулы содержат галактуроновую кислоту, из которой образуются пектиновые вещества. Передвижение везикул, отделяющихся от аппарата Гольджи, осуществляется, по-видимому, также с помощью микро-трубочек, которые ориентированы перпендикулярно и тянутся от полюсов делящихся клеток. Везикулы, отделяющиеся от аппарата Гольджи, сливаются и образуют разделительную (клеточную) пластинку, которая имеет форму диска. Удлиняясь, она смыкается с продольными оболочками клетки (*рис. 78*). Клеточная пластинка состоит в основном из пектиновых веществ. С двух сторон к ней прилегает мембрана (плазмалемма), образовавшаяся из мембран везикул аппарата Гольджи. Далее с обеих сторон клеточной пластинки на наружной поверхности плазмалеммы образуются микрофибриллы целлюлозы. В результате в каждой из дочерних клеток возникает первичная клеточная оболочка. Клеточная пластинка сохраняется в виде так называемой срединной или межклеточной пластинки. Обычно она очень тонкая. Таким образом, между двумя дочерними клетками возникает трехслойное образование — с двух сторон первичная клеточная оболочка, а в середине межклеточная пластинка. Первичная клеточная оболочка состоит из переплетенных микро- и макрофибрилл целлюлозы (около 30%) и сильно гидратированного матрикса — пектиновых веществ, гемицеллюлоз, белка экстенсина (*см. рис. 8*).

Таким образом, в первой фазе роста некоторое увеличение объема клетки происходит за счет деления и возрастания массы цитоплазмы. Одновременно идет формирование структурных компонентов клетки. Следовательно, рост уже в этой фазе сопровождается формообразовательными процессами. Образовавшаяся в результате деления клетка вновь увеличивается в объеме и снова делится. После



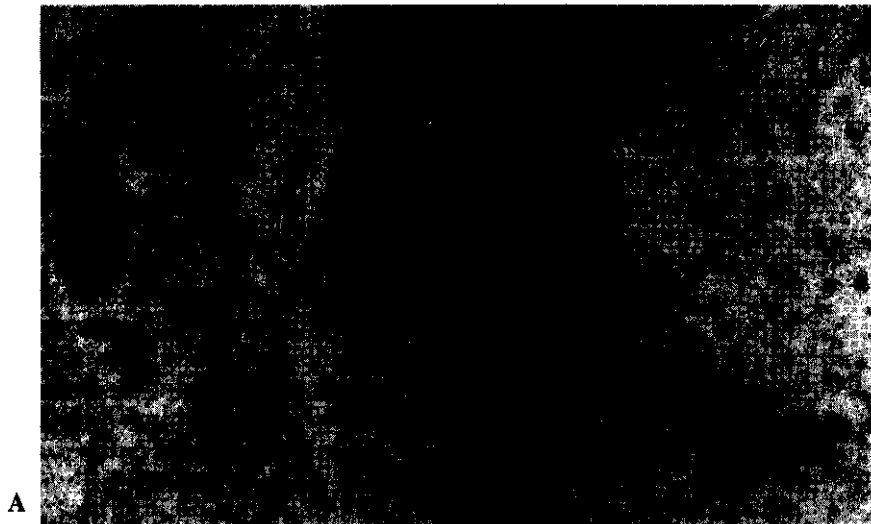


рис. 78

Различные стадии развития срединной пластинки. Электронно-микроскопическая фотография (по Н.В. Парамоновой):

- 1 — диктиосома аппарата Гольджи с отпочковывающимися пузырьками;
- 2 — пузырьки аппарата Гольджи в области будущей срединной пластинки





того как клетка разделится 3—5 раз, она переходит во вторую фазу роста. Исключение составляют лишь инициальные клетки, которые продолжают делиться в течение всего периода роста растительного организма.

Фаза растяжения. Переход к фазе растяжения сопровождается значительными структурными и физиологическими изменениями. Цитоплазма становится менее вязкой, более оводненной. Каналы эндоплазматической сети расширяются, в ряде мест они переходят в цистерны. Мембраны этой сети становятся шероховатыми, поскольку к ним прикрепляются рибосомы. Система внутренних мембран митохондрий (кrist) получает полное развитие. Рост митохондриальных мембран происходит путем добавления новых компонентов. При этом белки и липиды синтезируются и включаются в мембраны координировано. Наблюдается увеличение контакта между митохондриями и эндоплазматической сетью, что облегчает снабжение энергией прикрепленных к ним рибосом. Ядро принимает неправильную форму, что увеличивает поверхность его соприкосновения с цитоплазмой. Размер ядрышка уменьшается. Мелкие вакуоли сливаются, и образуется одна центральная вакуоль. Увеличению объема вакуолей способствуют и присоединяющиеся к ним пузырьки, отделяющиеся от аппарата Гольджи. Доказано, что тонопласт образует инвагинации, благодаря чему в вакуоль попадают различные вещества цитоплазмы. Некоторые вещества и ферменты попадают в вакуоль с пузырьками, отделяющимися от аппарата Гольджи.

В вакуолях накапливаются гидролитические ферменты, что способствует разложению различных органических веществ. В результате накопления ферментов, катализирующих распад крахмала, его содержание уменьшается и одновременно в вакуоли увеличивается количество сахаров. Вместе с тем возрастает содержание аминокислот. Таким образом, в вакуоле заметно повышается содержание осмотически активных веществ. Относительное содержание цитоплазмы на единицу массы клетки падает, однако абсолютное ее содержание на клетку растет.

Возрастает скорость синтеза белка, в клетке усиливаются все процессы метаболизма. Увеличение синтеза отдельных белков-ферментов происходит неравномерно. В результате меняется их соотношение, при этом в растягивающихся клетках разных органов это соотношение меняется по-разному, что и приводит к различным биохимическим и физиологическим особенностям (дифференциация). Высказывается предположение, что в фазу растяжения, по сравнению с фазой деления, не столько дерепрессируется работа новых генов, сколько в резкой степени активизируется деятельность генов, уже разрешенных (Э.Е. Хавкин).

При переходе к фазе растяжения заметно возрастает активность ферментов гликолиза и цикла Кребса. Увеличивается активность цитохромоксидазы. Интенсивность дыхания в расчете на клетку резко возрастает, меняется и качественная сторона дыхания. Повышается пропускная способность пентозофосфатного пути. В меристематических клетках скорость синтеза мРНК обгоняет





синтез белка. В фазе растяжения, напротив, белок образуется в большем количестве по сравнению с РНК. Можно полагать, что в фазе растяжения синтез белка идет частично за счет преобразованных мРНК. Это подтверждается тем, что в меристематических клетках большая часть мРНК сосредоточена в ядре. В фазе растяжения количество мРНК в ядре уменьшается, а в цитоплазме растет.

В результате изменения соотношения, а в определенной степени и набора ферментов в клетках в фазу растяжения меняются пути обмена веществ. В делящихся клетках мало протеолитических ферментов, в связи с этим распад белка заторможен. При переходе к растяжению активность протеолитических ферментов резко повышается, что способствует быстрому обновлению белков. Важно отметить также, что в меристематических клетках больше высокомолекулярных веществ по сравнению с низкомолекулярными (в расчете на клетку). В связи с этим у них не хватает субстратов и их метаболизм во многом зависит от соседних клеток. При переходе к растяжению возрастает количество низкомолекулярных веществ как в цитоплазме (активный фонд), так и в вакуоли, где они запасаются и при необходимости используются.

Наиболее характерным процессом для фазы растяжения является значительное увеличение объема клетки. Скорость роста (в смысле увеличения объема) в эту фазу роста чрезвычайно велика. В течение всей фазы объем клетки возрастает в 20—50 и даже 100 раз. Это необратимое увеличение объема, идущее, главным образом, за счет усиленного поступления воды. Как известно, вода поступает в сторону меньшего (более отрицательного) водного потенциала. *Водный потенциал* — это мера активности воды, показывающая, во сколько раз активность (активность — это производное концентрации) воды в клетке меньше активности чистой воды. Водный потенциал Ψ_v клетки зависит от отрицательного осмотического потенциала и потенциала давления, который положителен: $\Psi_v = \Psi_{осм} + \Psi_{давл.}$ (с. 65). Вода поступает в сторону меньшего, более отрицательного водного потенциала. Частично уменьшение водного потенциала и, как следствие, возрастание поступления воды может идти за счет возрастания концентрации осмотически действующих веществ. Как уже упоминалось, этому способствует усиление активности гидролитических ферментов в вакуолярном соке. Однако поступление воды идет значительно более интенсивно, чем это может быть объяснено исходя из изменения осмотической концентрации. Основной причиной является, по-видимому, уменьшение противодавления клеточной оболочки (потенциала давления) или ее рост. Как уже рассматривалось, первичная клеточная оболочка построена таким образом, что, с одной стороны, она может противостоять гидростатическому давлению, развивающемуся внутри клетки, а с другой — способна к растяжению эластическому (обратимому) и пластическому (необратимому). Эти свойства обеспечиваются тем, что состав клеточной оболочки составляют волокна — микрофибриллы, которые погружены в пластический матрикс. Ориентация микрофибрилл целлюлозы не безразлична. В первичной





клеточной оболочке в период растяжения микрофибриллы располагаются либо беспорядочно, либо в основном перпендикулярно продольной оси клетки. Последнее способствует удлинению клетки под влиянием гидростатического (тургорного) давления. Важно отметить, что рост растяжением начинается тогда, когда тургор достигает пороговой величины и дальнейшее поступление воды возможно лишь за счет пластического (необратимого) растяжения клеточной оболочки.

Большую роль в ориентации микрофибрилл играют микротрубочки. В растущих клетках микротрубочки, расположенные около клеточной стенки, также ориентированы перпендикулярно оси растяжения. Поскольку микрофибриллы целлюлозы не растягиваются в длину, то при растяжении они скользят друг около друга. Как видно из приведенной выше схемы (с. 18), микрофибриллы и вещества матрикса оболочки связаны между собой различными связями. В период роста растяжением эти связи (водородные и ковалентные) разрыхляются. Но после того как растяжение произошло, связи вновь возникают.

Разрыв водородных связей может регулироваться различными внешними условиями. Одним из таких условий может быть концентрация ионов водорода (рН). Известно, что водородные связи ослабевают при низких значениях рН. В клеточных оболочках локализован ряд ферментов, по преимуществу гидролаз. Эти ферменты, расщепляя соответствующие связи, могут участвовать в растяжении клеточной оболочки. Особенное значение имеет, по-видимому, 1,3-глюконазы—ферменты, расщепляющие связи между остатками молекулы глюкозы. Интересно отметить, что активность гидролаз, локализованных в клеточных оболочках, повышается при подкислении. Таким образом, снижение значения рН способствует разрыву связей как водородных, так и ковалентных между компонентами клеточной оболочки, ее разрыхлению. Как следствие клеточная оболочка становится более рыхлой, ее сопротивление (противодавление) падает и становится возможным дополнительное поступление воды. Большую роль в этом процессе играет фитогормон ауксин, который регулирует рост растяжением (см. ниже).

Рост клеточной оболочки связан с новообразованием ее составляющих. Подобно тому, как указывалось при рассмотрении новообразования клеточной оболочки при делении клеток, пектиновые вещества образуются из галактуроновой кислоты в везикулах аппарата Гольджи. Везикулы подходят к плазмалемме, и их мембраны сливаются с ней, а нецеллюлозные компоненты включаются в клеточную оболочку. Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на внутренней поверхности клеточной оболочки, прилегающей к плазмалемме, из веществ цитоплазмы с помощью ферментов, поставляемых из аппарата Гольджи. В образовании клеточной стенки принимает участие и ЭПР. В шероховатом ЭПР синтезируется белок экстенсин.

Существует несколько типов роста клеточной оболочки: 1) вновь образовавшиеся микрофибриллы целлюлозы внедряются в промежутки между сетью





старых микрофибрилл (интусесценция); 2) сетка вновь образовавшихся микрофибрилл целлюлозы, между которыми образуются новые связи, накладываясь на старую. При этом происходит и переориентировка старых молекул: они становятся в более вертикальное положение. Общая толщина стенки при этом не изменяется, оставаясь около 0,3—0,5 мкм. Этот особый тип аппозиционного роста получил название многосетчатого роста.

Таким образом, рост растяжением включает следующие этапы: 1) разрыхление связей между компонентами клеточной оболочки и увеличение ее пластичности; 2) поступление воды, которая давит на стенки, вызывает растяжение и увеличивает объем клетки; 3) закрепление увеличения объема путем многосетчатого роста оболочки.

Фаза дифференциации. На этой фазе процесс дифференцировки уже проявляется в определенных структурных признаках, т. е. меняется форма, внутренняя и внешняя структура клетки. Процесс функциональной дифференциации клеток, или накопление физиологических различий между ними, происходит на всех фазах роста. Определенные различия имеются уже между появившимися в период деления дочерними клетками, из которых в дальнейшем будут образовываться различные ткани. Это проявляется в их химическом составе, морфологических особенностях. Значительно варьируют число и структура митохондрий, и особенно пластид, обилие и локализация эндоплазматической сети. Очень видоизменяются клетки проводящей системы. При дифференциации члеников ситовидных трубок большинство органелл разрушается. В сосудах ксилемы почти полностью исчезает цитоплазма. Происходит образование вторичной клеточной оболочки. Этот процесс сопровождается наложением новых слоев микрофибрилл целлюлозы на старые. При этом ориентация фибрилл целлюлозы в каждом новом слое другая. Клеточная оболочка утолщается и теряет способность к росту.

■ ФИЗИОЛОГИЯ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Рост семенного растения начинается с прорастания семени. Семена у покрытосеменных растений образуются из семязачатка в результате двойного оплодотворения. Жизненный цикл высшего растения (по схеме от зиготы до зиготы) состоит из двух сменяющих друг друга жизненных состояний или поколений — спорофита (диплобионта) и гаметофита (гапобионта). У цветковых растений женский гаметофит представлен зародышевым мешком, мужской — пыльцевым зерном. В пыльцевых зернах сосредоточено большое количество физиологически активных веществ — фитогормонов (ауксинов), ферментов, много аминокислоты пролина.

При попадании пыльцевых зерен на рыльце пестика сразу начинается их взаимодействие. Этому способствует разная, а часто противоположная направленность





метаболизма в пыльцевом зерне и тканях пестика. Так, пыльца и пыльцевая трубка имеют более высокое значение рН, более основную изоэлектрическую точку белков, меньшую интенсивность дыхания по сравнению с тканями рыльца пестика. Особенно резкие различия в значениях рН клеточного сока в пыльце (щелочное) и рыльце пестика (кислое). В рыльцах содержится большое количество аминокислоты триптофана, тогда как в пыльце — фермент, превращающий ее в фитогормон ауксин. По-видимому, в процессе половой дифференциации сформированы две дополняющие друг друга системы, каждая из них несет признаки недостаточности. Это способствует их взаимодействию, при котором их недостаточность восполняется. Все это приводит к тому, что уже сразу после опыления интенсивность обмена веществ в системе пыльца — пестик резко усиливается. Резко возрастает интенсивность дыхания, правда, одновременно усиливается выделение тепла, увеличивается количество ауксина. Образовавшаяся в результате прорастания пыльцы пыльцевая трубка обладает ярко выраженным хемотропизмом (рост в сторону определенного химического вещества). Направленный рост пыльцевой трубки определяется возрастанием концентрации ионов Ca^{2+} . На ряде растений показано, что концентрация ионов Ca^{2+} увеличивается от рыльца по длине столбика и далее к завязи. Еще большая концентрация отмечена в семязачатке и наивысшая — в зародышевом мешке. Однако Ca^{2+} — не единственный хемотропный агент. У некоторых растений (лилия), по-видимому, имеются какие-то органические стимулы (аминокислоты), определяющие направление роста пыльцевой трубки.

Достигнув завязи, пыльцевая трубка растет по особой ткани и через пыльцевой вход проникает в семязачаток, а затем в зародышевый мешок. После того как пыльцевая трубка внедрилась в зародышевый мешок, ее головка разрывается, по-видимому, под влиянием ферментов, выделяемых зародышевым мешком. В зародышевый мешок попадают два спермия. Один из них сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, а второй — со вторичным ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, дающее начало многоклеточному образованию — эндосперму. Это и есть процесс двойного оплодотворения. Между опылением и оплодотворением (слиянием гамет) проходит разный промежуток времени: у некоторых растений 15—30 мин, у других — часы (хлопчатник 18—20 ч), недели и даже месяцы. Возникновение в процессе эволюции механизма двойного оплодотворения имело большое значение, поскольку слившиеся клетки обладают разным набором ДНК, разной наследственностью, что значительно повышает возможность их приспособления к условиям среды (норму реакции).

Процесс оплодотворения приводит к резкому изменению физиологических процессов в семязачатке. Питательные вещества из всех органов растения направляются в семязачаток. Однако проводящие пучки заканчиваются в области халазы, далее передвижение идет от клетки к клетке. Это передвижение имеет по крайней мере частично активный характер и требует затраты энергии. Отсюда





важное значение имеет усиление процесса дыхания. Активность окислительно-восстановительных ферментов в частности цитохромоксидазы, растет. В некоторых случаях зародышевый мешок образует выросты, что способствует как бы заглазыванию питательных веществ. Под микроскопом можно наблюдать постепенное разрушение клеток нуцеллуса. При этом в первую очередь деструкция наступает в клетках нуцеллуса, прилегающих к зародышевому мешку. Вначале используются вещества цитоплазмы, затем наблюдается растворение ядра и, наконец, исчезают клеточные оболочки.

Как уже говорилось, зародыш развивается из оплодотворенной яйцеклетки. Яйцеклетка до оплодотворения характеризуется густой мелкозернистой цитоплазмой, в которой иногда дисперсно распределен желто-зеленый пигмент (М.С. Яковлев). Проникновение спермия в яйцеклетку сопровождается изменением вязкости цитоплазмы, повышается ее проницаемость. Оплодотворенная яйцеклетка чаще всего имеет вытянутую форму, при этом она поляризована. Ее апикальный конец заполнен густой цитоплазмой с мелкими вакуолями. Базальный конец (обращенный к микропиле) сравнительно беден цитоплазмой и имеет крупную вакуоль. Считается, что поляриность оплодотворенной яйцеклетки обусловлена ее положением и неравномерным притоком питательных веществ. Из апикальной части в процессе деления образуется зародыш, а из базальной — подвесок. Оплодотворенная яйцеклетка — зигота — первая клетка спорофитного поколения. Вначале, когда процесс дифференциации еще не начался, она характеризуется максимальными потенциями, поскольку дает начало всему растительному организму. Уже после первого деления эти потенции уменьшаются. Каждая дочерняя клетка (если она не изолирована от соседних клеток) может дать начало определенной части организма. Уменьшение потенций дочерних клеток зиготы связано с тем, что на них оказывают влияние соседние клетки. Чем сложнее становится организм, тем возможности выбора пути каждой клетки становятся все ограниченнее.

В процессе своего роста (эмбриогенеза) зародыш проходит ряд этапов. Каждый этап требует для своего протекания притока питательных веществ и фитогормонов в определенном соотношении. На первых этапах эти вещества поступают из плаценты (участок завязи, несущий семязачаток), а затем в процессе дифференциации зародыша — из эндосперма. В сформированном зародыше все ткани представляют первичные меристемы. Из вторичного ядра зародышевого мешка, объединенного со спермиями, образуется эндосперм. Благодаря делению триплоидного ядра образуется сначала аморфная многоядерная жидкая масса, затем вокруг ядер обособляется цитоплазма и обычно формируются клеточные стенки, эндосперм затвердевает (у некоторых растений он остается жидким). В процессе развития и роста зародыша ткань эндосперма потребляется и к моменту созревания семян может частично или полностью исчезнуть. Некоторые семена лишены эндосперма, питательные вещества сосредоточены





у них в тканях самого зародыша (в семядолях). Наряду с эндоспермом, образующимся внутри зародышевого мешка, вместилищем питательных веществ может быть перисперм. У ряда растений он образуется из клеток нуцеллуса. Оболочка семени образуется из покровов семязачатков.

Образованию семян сопутствуют изменения цветка, которые ведут к развитию плода. В образовании плодов принимают участие стенки завязи, цветоложе и другие части цветка. Как уже упоминалось, после опыления происходит увеличение содержания ауксина, что является стимулом для разрастания стенок завязи (Муир). В дальнейшем источником ауксинов служат формирующиеся семена (Ю.В. Ракитин).

Плоды могут развиваться без оплодотворения и образования семян (партенокарпия). Образование партенокарпических (бессемянных) плодов может происходить в результате опыления без оплодотворения, а также под действием обработки фитогормонами (ИУК и ГК).

■ ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Сформировавшиеся семена подавляющего большинства цветковых растений состоят из зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Однако соотношение зародыша и эндосперма сильно варьирует. В одних случаях зародыш мал и ткань эндосперма занимает большую часть объема (злаки, лилейные, лютиковые). В других зародыш ко времени созревания сильно разрастается и от эндосперма остается лишь небольшой слой клеток под семенной кожурой (яблоня, тыква и др.) или ничего не остается, а зрелое семя состоит из зародыша и семенной кожуры (многие бобовые). В некоторых случаях помимо эндосперма в семенах имеется ткань, также заполненная питательными веществами, но развивающимися не из триплоидного ядра зародышевого мешка, а из нуцеллуса (перисперм).

В соответствии с преимущественным содержанием тех или иных запасных питательных веществ семена делят на *масличные*, *крахмалистые* и *белковые*. В качестве примера масличных можно привести семена клещевины, содержание жира в которых достигает 64% на сухое вещество. Наивысшее содержание крахмала характерно для семян злаков. Так, семена кукурузы содержат до 72% крахмала. Белки содержатся во всех семенах. Они откладываются в виде алейроновых зерен, эластичных волокон или бесформенной массы. Высокое содержание белков характерно для бобовых растений. Так, семена сои содержат до 40% белка.

Семена всех растений содержат фитин. Главная функция фитина — снабжать зародыш соединениями фосфора. Одновременно фитин содержит некоторое количество К, Mg, Са. В семенах содержатся также ферменты и гормоны, однако в неактивном состоянии. Распределение веществ в семенах неравномерно. Ткани зародыша обогащены минеральными элементами. Так, содержание золы в зародыше составляет 5—5,5%, тогда как в эндосперме—всего около 0,5%.





Показано, что зародыш обогащен активными веществами (ферменты, аминокислоты, гормоны), причем особенно много их в зародышевом корешке. Последнее как бы уже предопределяет ту специфическую роль, которую играют клетки корня в жизнедеятельности растущего организма.

Процесс прорастания семян включает в себя и те процессы, которые происходят в семени до того, как появляются признаки видимого роста. Для прорастания необходимы определенные условия. Прежде всего нужна вода. Воздушно-сухие семена содержат до 20% воды и находятся в состоянии вынужденного покоя. Сухие семена быстро поглощают воду и набухают. Набухание обратимо: если еще не началось деление и растяжение клеток зародыша, то семена можно подсушить и они не потеряют жизнеспособности. Для процесса прорастания необходим кислород, поддерживающий процесс дыхания, поскольку процессы, происходящие на первых этапах прорастания, идут с затратой энергии. Оптимальные температуры для прорастания семян обычно соответствуют тем, которые характерны для ареала распространения данного вида растений. Семена некоторых растений лучше прорастают при сменной температуре. Прорастание семян ряда растений требует выдерживания при пониженных температурах. Есть растения, для прорастания семян которых необходим свет.

Вода поступает в семена по градиенту водного потенциала, согласно уравнению: $\Psi_v = \Psi_{осм} + \Psi_{давл.} + \Psi_{матр.}$. Согласно развиваемым представлениям (Н.А. Аскоченская) поступление воды в семена можно разделить на три этапа. **Первый этап** осуществляется в основном за счет матричного потенциала, или сил гидратации. *Гидратация* — спонтанный процесс. Находящиеся в семени запасные питательные вещества содержат большое количество гидрофильных группировок, таких, как —ОН, —СООН, —NH₂. Молекулы воды вокруг гидратированных веществ принимают льдоподобную структуру. Притягивая молекулы воды, гидрофильные группировки уменьшают ее активность. Водный потенциал становится более отрицательным, вода устремляется в семена. На **втором этапе** поглощения воды силы набухания, или матричный потенциал, также являются основными. Однако начинают играть роль осмотические силы — осмотический потенциал, поскольку в этот период происходит интенсивный гидролиз сложных соединений на более простые. На **третьем этапе**, который наступает в период наклевывания семян, когда клетки растягиваются и появляются вакуоли, главной силой, вызывающей поступление воды, становятся осмотические силы — осмотический потенциал. Уже в процессе набухания семян начинается мобилизация питательных веществ — жиров, белков и полисахаридов. Это все нерастворимые, плохо передвигающиеся сложные органические вещества. В процессе прорастания происходит перевод их в растворимые соединения, легко используемые для питания зародыша, поэтому необходимы соответствующие ферменты.

Частично ферменты находятся в эндосперме или зародыше в связанном, неактивном состоянии и под влиянием набухания переходят в активное состояние.



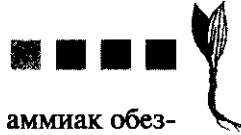


Однако ферменты образуются и *de novo*. Для образования ферментов *de novo* необходимы соответствующие матричные РНК. Согласно современным представлениям (Дюр) матричную РНК в прорастающих семенах можно разделить на три типа (по времени образования). К *первому типу* можно отнести так называемую предсуществующую (предобразованную — остаточную) мРНК, которая была транскрибирована с ДНК еще в период эмбриогенеза семян. Эта РНК использовалась в эмбриогенезе для синтеза белков и теперь в процессе прорастания вновь может быть использована. Однако ее немного и ее роль невелика. Ко *второму типу* относится мРНК, также транскрибированная в эмбриогенезе, однако не прошедшая процессинга и поэтому неактивная. В процессе набухания она проходит все необходимые превращения (процессинг) и обеспечивает синтез белков, специфичных для прорастания, главным образом ферментов гидролиза. *Третий тип* — это новообразованная РНК, которая появляется через 1—2 ч после намачивания. Эта РНК транскрибируется с ДНК в процессе прорастания РНК-полимеразой-1 и также ответственна за синтез специфических белков-ферментов. Существуют данные, что в синтезе белка при прорастании сначала участвуют рибосомы, образованные еще в эмбриогенезе, затем, начиная примерно с 8 ч от намачивания семян, происходит усиленное образование рибосомальной РНК и формируются новые рибосомы.

Крахмал распадается до сахаров в основном под влиянием двух ферментов — α - и β -амилазы. Показано, что β -амилаза находится в сухих семенах в связанном (неактивном) состоянии, а α -амилаза вновь образуется в процессе прорастания. Одновременно происходит новообразование ферментов, катализирующих распад белков — протеаз, нуклеиновых кислот — нуклеаз. Вновь образуются также ферменты, участвующие в превращении жиров, — изоцитратлиаза и малатсинтетаза. Большую роль в регуляции образования ферментов играют фитогормоны, в частности гиббереллины. На семенах ячменя было показано, что если удалить зародыш, то ряд ферментов не образуется. Если эндосперм, лишенный зародыша, обработать гормоном *гиббереллином*, то в алейроновом слое появляются α -амилаза и протеазы. При этом установлено, что если эндосперм замачивать в тяжелой воде H_2O , то α -амилаза содержит ^{18}O . Следовательно, под влиянием гиббереллина он синтезируется заново. Источником гиббереллина в семени является зародыш. В сухих семенах гиббереллины находятся в связанном состоянии. Они активизируются и частично образуются вновь под влиянием поступившей воды. Значение гиббереллина для индукции новообразования ферментов в процессе прорастания показано в основном на семенах однодольных растений. По-видимому, у разных растений в этом процессе могут участвовать и другие фитогормоны.

Под воздействием соответствующих ферментов начинается усиленная мобилизация — распад сложных нерастворимых соединений на простые растворимые. Так, крахмал распадается на сахара, белки расщепляются до аминокислот,





а последние до органических кислот и аммиака. Образовавшийся аммиак обезвреживается в виде амидов. В процессах прямого аминирования и переаминирования образуются новые аминокислоты, которые перетекают в осевую часть зародыша, где из них строятся новые специфические белки. Специфичность этих белков закодирована в ДНК клеток зародыша.

Более сложные превращения претерпевают жиры. Жиры сравнительно с углеводами — восстановленные соединения, и при их окислении выделяется больше энергии. Возможно, поэтому растения с мелкими семенами в большинстве случаев накапливают жиры как запасное питательное вещество. Распад жиров начинается с образования жирных кислот и глицерина. Процесс катализируется двумя липазами, одна из которых находится непосредственно в олеосомах, а другая в мембране глиоксисом — специальных органелл (с. 29).

Жирные кислоты подвергаются в глиоксисомах окислению с образованием ацетил-КоА. Ацетил-КоА вступает в глиоксилатный цикл (рис. 79). Прежде всего, при взаимодействии ацетил-КоА с щавелево-уксусной кислотой (ЩУК) образуется лимонная кислота. Лимонная кислота изомеризуется до изолимонной. Изолимонная кислота под влиянием уникального фермента этого цикла — изоцитратлиазы распадается на янтарную и глиоксилевую кислоты. В глиоксисомах

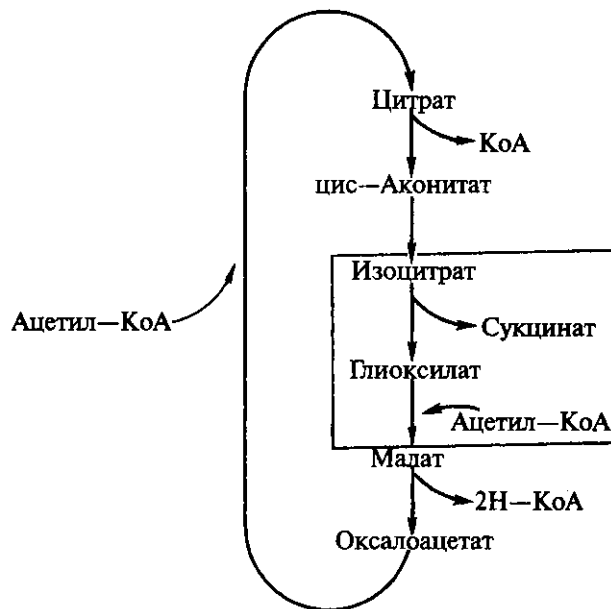


рис. 79

Глиоксилатный цикл



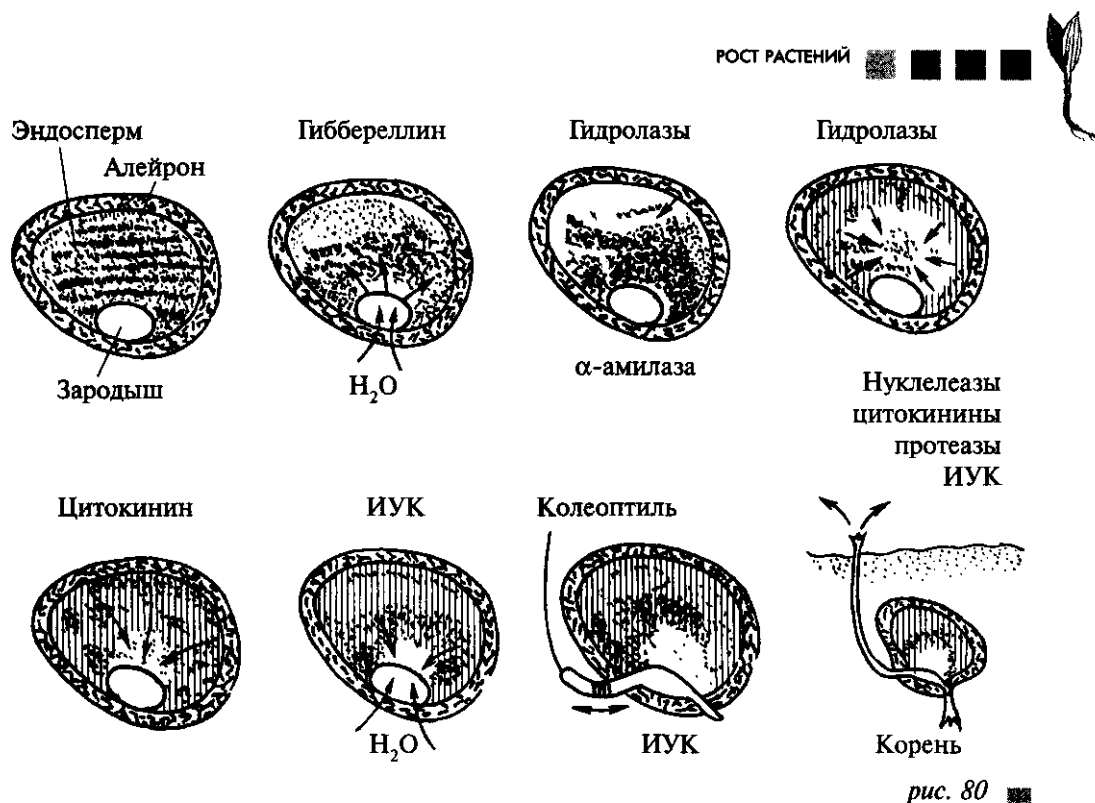
■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

оставшаяся глиоксилевая кислота со второй молекулой ацетил-КоА образует малат. Образовавшийся малат окисляется до ЩУК, и, таким образом, глиоксилатный цикл заканчивается. Янтарная кислота поступает в митохондрии, где превращается в реакциях цикла Кребса последовательно в фумаровую и ЩУК. ЩУК превращается в фосфоенолпировиноградную (ФЕП). Реакция катализируется ферментом ФЕП-карбоксилазой, требует затраты энергии. ФЕП в ряде реакций, обратных гликолизу, превращается в глюкозофосфат и далее в сахарозу. Глицерин превращается в дегидрооксиацетон и далее также в сахарозу. Образовавшиеся в результате распада растворимые соединения либо используются как дыхательный материал, либо транспортируются в зародыш. Таким образом, при прорастании семян идут многочисленные взаимосвязанные процессы — распад питательных веществ, их превращение, транспорт и образование из них новых веществ, идущих на построение клеток и органов. Энергия для всех этих процессов поставляется процессом дыхания.

Уже в первый период после намачивания интенсивность поглощения кислорода возрастает. Особенно сильно увеличивается интенсивность гексозомонофосфатного пути, а затем гликолиза. Возрастание интенсивности дыхания сопровождается усилением накопления АТФ, что и является, в свою очередь, необходимым условием для процессов обмена. Через 10—12 ч от начала набухания митохондрии усиленно растут и дифференцируются. Часть митохондрии, деградировавшая в период созревания семян, реактивируется. В дальнейшем, через 24 ч, происходит деление митохондрий, их число резко возрастает. Процесс окислительного фосфорилирования резко интенсифицируется и становится основным источником образования АТФ. Образовавшиеся в процессе распада соединения перетекают в осевую часть зародыша и там используются частично как дыхательный материал, а частично для построения веществ, необходимых для роста новых клеток и органов. Так, поступившие в осевую часть зародыша питательные вещества расходуются на построение новых белков и нуклеиновых кислот, компонентов клеточных оболочек (целлюлозы, пектиновых веществ), а также различных липидов, входящих в состав мембран.

Наконец, необходимо сказать, что на этой фазе прорастания образуются и такие фитогормоны, как ауксины и цитокинины. Согласно гипотезе, предложенной Овербиком, последовательность образования фитогормонов при прорастании идет следующим путем. Как уже рассматривалось выше, гиббереллины при набухании переходят в свободную форму и вызывают новообразование ферментов гидролаз в клетках алейронового слоя (*рис. 80*). Образовавшиеся при этом нуклеазы катализируют распад нуклеиновых кислот, появляются пуриновые основания, дают начало фитогормону цитокинину. Одновременно под влиянием ферментов протеаз белки распадаются до аминокислот, среди которых имеется триптофан. Как известно, триптофан является предшественником фитогормона ауксина.





Влияние фитогормонов на прорастание семян

Цитокинины и ауксины регулируют рост зародыша (эмбриогенез). Цитокинины вызывают деление клеток, ауксины — их растяжение. Росту органов зародыша способствуют такие ферменты, как пектиназа и целлюлаза. Эндораманназы расщепляют маннаны (полисахариды), соединяющие фибриллы целлюлозы, и тем самым облегчают преодоление зародышевой осью сопротивления эндосперма. АБК ингибирует образование фермента манназы, и это одна из причин тормозящего влияния этого фитогормона на прорастание семян.

Увеличение длины осевых органов зародыша начинается раньше видимого процесса проклевывания. Запуск ростовых процессов осуществляется, в первую очередь, за счет растяжения клеток и начинается, когда матричный потенциал близок к нулю. Для того чтобы началось деление ядра (митоз), необходима редупликация ДНК. Показано, что синтез ДНК в прорастающих семенах начинается значительно позже синтеза РНК и белков. В сухих семенах основная часть клеток находится в состоянии g_1 (в предсинтетическом периоде). Перед началом деления клетки переходят в период синтетический, после чего наступает период g_2 (постсинтетический). Митозы происходят не во всех клетках зародыша



■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

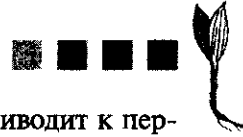
одновременно. По-видимому, прежде всего к митозу переходят клетки зародышевого корешка.

Зародыш состоит из зародышевого корешка, стебля и почечки. Дальнейший рост проростков несколько различается в зависимости от типа растений. У однодольных растений проклевывание начинается с роста зародышевого корешка, затем при подземном прорастании начинает расти колеоптиль (первый свернутый лист). Когда колеоптиль достигает поверхности почвы, его рост прекращается, из почечки начинает расти первый настоящий лист, который прорывает колеоптиль. У многих однодольных растений из нижней части стебля образуются придаточные корни. У однодольных при надземном прорастании (лук) после появления корешка начинается неравномерное разрастание семядоли, которая, образуя петлю, выходит на поверхность.

У двудольных растений, если семядоли выносятся на поверхность (надземное прорастание), прежде всего вытягивается гипокотиль — подсемядольное колено. Гипокотиль растет неравномерно и образует петлеобразный изгиб, что позволяет лучше преодолевать сопротивление почвы. Имеются данные, что образование крючка гипокотыля связано с фитогормоном этиленом. Под влиянием света синтез этилена тормозится, гипокотиль выпрямляется и выносит семядоли на поверхность. После этого трогается в рост почечка, которая дает начало главному стеблю, и формируются надземные побеги. При подземном прорастании семядоли на поверхность не выносятся, в этом случае вытягивается эпикотиль — надсемядольное колено. При этом на поверхность выносятся хорошо сформированная почечка. Последовательность роста частей зародыша выработалась в процессе эволюции, что позволяет в первый период прорастания обеспечить прикрепление растения к субстрату и снабжение его водой.

Для нормального роста и формообразовательных процессов проростка необходим свет (см. с. 336). В течение первых фаз прорастания проросток питается за счет готовых органических веществ, находящихся в эндосперме или семядолях. Как только появляются первые зеленые листья, начинается фотосинтез. На этом фаза проростка заканчивается, и растение переходит в ювенильную фазу. На свету в клетках листьев из протопластид развиваются пластиды. Еще до завершения роста пластид с развитой гранулярно-ламеллярной структурой начинается образование ферментов, участвующих в процессе фотосинтеза. Так, один из основных специфических ферментов, катализирующий первую реакцию темновой фазы фотосинтеза, — Rubisco присутствует в проростках еще до того, как листья приобретают зеленую окраску. Однако на свету происходит новообразование этого фермента. Для начала фотосинтеза необходимо также наличие акцептора углекислого газа рибулезо-1,5-бифосфата (РБФ). Это соединение образуется как промежуточный продукт апотомического пути дыхательного распада. Еще до прорастания в зародыше присутствует ключевой фермент апотомического пути дыхания — глюкозофосфатдегидрогеназа. В процессе





прорастания активность этого фермента резко возрастает, что приводит к первичному накоплению акцептора углекислоты — РБФ. Затем начинает работать цикл Кальвина и активность глюкозофосфатдегидрогеназы падает.

Как было видно, прорастание семян зависит от условий. Существует много механизмов, регулирующих этот процесс, и множество барьеров, препятствующих ему, причем у разных видов эти механизмы и эти барьеры специфичны. Такая сложная система выработалась в процессе эволюции, и дает определенные преимущества растительному организму. В любой естественной обстановке все условия, необходимые для прорастания всех видов растения и даже всех семян, данного вида не могут быть соблюдены. Это приводит к тому, что прорастание семян даже одного и того же вида растягивается на несколько лет. Последнее дает возможность сохранить определенное количество жизнеспособных семян в том случае, если неблагоприятные условия привели к гибели проросшей особи. Именно поэтому прорастание семян является критическим этапом жизни растительного организма, во многом обеспечивающим выживаемость того или иного вида.

■ ТИПЫ РОСТА ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ

Характерной чертой ростовых процессов растительных организмов является их локализация в определенных тканях — меристемах. Меристемы различны по расположению в отдельных органах. *Апикальные*, или верхушечные, меристемы расположены в окончаниях (верхушках) стебля и корня. *Вставочные*, или интеркалярные, меристемы характерны для стебля (рост междоузлий у злаков) и для некоторых листьев. *Латеральные* меристемы обеспечивают рост стебля в толщину (камбий, феллоген).

Клетки меристемы делятся; дочерние клетки достигают размеров материнской и снова делятся. Однако размер и объем меристем остаются постоянными. Это связано с тем, что большинство меристематических клеток через несколько делений (4—5) переходят к росту растяжением. Однако есть инициальные клетки, которые делятся в течение всей жизни органа. Показано также, что апикальные меристемы корня и стебля состоят из двух типов клеток, резко отличающихся по функциям и по способности к делению. Меристематические клетки, расположенные на самом верху стебля или корня, не прекращают делиться в течение всего периода роста. Эту зону меристематических клеток называют *покоящимся центром* (для корня) или *меристемой ожидания* (для стебля). Более длительная способность к делению является следствием меньшей частоты делений и большей длительности интерфазы. Одновременно данные клетки характеризуются и большей длительностью митотического цикла. Вместе с тем эти клетки более устойчивы к неблагоприятным воздействиям. Так, в них реже возникают хромосомные aberrации, что очень важно для сохранения жизнеспособности





организма (В.Б. Иванов). Клетки меристемы ожидания стебля менее дифференцированы, что облегчает их последующую дифференциацию и имеет значение при переходе к образованию генеративных органов. Уже на первой фазе роста — фазе деления — клетки, находящиеся в нижней части меристемы, начинают дифференцироваться. В них постепенно накапливаются физиологические, а затем и морфологические различия. Эти различия обусловлены местоположением клетки, взаимодействием ее с другими клетками, а также той генетической программой, которая в нее вложена.

Вопрос о причинах дифференциации клеток — один из наиболее сложных вопросов физиологии. Все клетки данного организма обладают одинаковым геномом, а следовательно, все клетки должны обладать и одинаковыми потенциальными возможностями (тотипотентностью). Тотипотентность проявляется в способности дифференцированных растительных клеток превращаться в эмбриональные (дедифференцированные) и при определенных условиях давать начало целому организму. В частности, тотипотентность клеток проявляется в широко распространенной способности растительного организма к восстановлению утраченных частей — регенерации. Хорошо известным примером регенерации является образование придаточных корней при черенковании растений. *Черенками* называется любая часть растения, стебля, корня, листа, которая, будучи отделена; способна дать новую особь. После отделения черенка клетки, прилегающие к поверхности среза, начинают усиленно делиться и образуется наплыв, или каллюс. Вначале *каллюс* — это недифференцированная ткань, а затем в ней обособляются проводящие элементы и закладываются корневые зачатки, из которых развиваются придаточные корни. Однако наиболее ярко тотипотентность клеток проявляется при культуре изолированных тканей.

■ КУЛЬТУРА ИЗОЛИРОВАННЫХ ТКАНЕЙ

Методы выращивания изолированных тканей растений были разработаны Ф. Уайтом и Р. Готре. Сущность метода заключается в том, что выделенные кусочки ткани или отдельные клетки выращивают на искусственной питательной среде в стерильных условиях.

Если полностью дифференцированную клетку изолировать, то в стерильных условиях на соответствующей питательной среде она снова начинает делиться, и затем из нее может развиваться целый растительный организм. Так, из одной полностью дифференцированной клетки флоэмы, выделенной из корнеплода моркови, из клетки сердцевинной паренхимы табака и других можно получить целое, полностью развившееся растение. В опытах Р.Г. Бутенко с клетками флоэмы моркови при выращивании на питательной среде в стерильных условиях сначала клетки быстро делились. Получалась недифференцированная масса мелких клеток — каллюс меристематической структуры (увеличенное число





рибосом, митохондрий и т. д.) с интенсивным синтезом РНК и белка. При этом возрастала интенсивность дыхания и увеличивалась доля пентозофосфатного пути. Затем в массе однородных клеток возникали очаги дифференциации, клетки дифференцировались вторично.

Процесс вторичной дифференцировки можно разделить на две фазы. *Первая фаза* — это образование в массе однородных клеток очагов регенерационной меристемы и возникновение зародышевых структур (эмбриоидов), которые напоминают настоящие и имеют зачаточную почечку и зачаточный корешок. На *второй фазе* происходит рост этих зародышевых структур. При этом в зависимости от соотношения фитогормонов (ауксинов и цитокининов) происходит преимущественный рост тех или иных органов. В настоящее время ведутся исследования с изолированными протопластами, которые выделяют путем разрушения клеточных стенок специальными ферментами. Изолированные протопласты при помещении их на подходящую питательную среду образуют новую оболочку, т. е. превращаются в клетки. Вместе с тем протопласты способны сливаться между собой и образовывать клеточную оболочку. Таким образом, можно получить гибридную клетку, а из нее растение. Рост и дифференциация и в этом случае зависят от соотношения физических и гормональных веществ в питательной среде.

Метод выращивания изолированных тканей, клеток, протопластов позволяет решать многие теоретические вопросы, связанные с раскрытием механизмов дифференцировки (морфогенеза), регуляции физиологических процессов и др. Этот метод получил также широкое практическое применение в области сельского хозяйства, биотехнологической промышленности.

Биотехнология — наука, использующая биологические принципы в практических целях. Эта отрасль науки охватывает очень широкий круг вопросов. Ряд из них решается с помощью клеточных культур. Так, все более важное значение приобретает клональное размножение. *Клон* — ряд поколений генетически однородных потомков одной исходной особи, образующейся в результате бесполого размножения. Клонирование позволяет получать большое количество посадочного материала, полностью идентичного исходной особи.

При клональном микроразмножении в большинстве случаев в качестве исходного материала используются фрагменты верхушечной апикальной меристемы. Верхушечные меристемы не содержат патогенных микроорганизмов, поэтому растения, полученные от них, являются здоровыми. Изолированные меристемы выращивают в стерильных условиях на ряде последовательно меняющихся питательных сред. В результате получают растения с корневой системой, пригодные для посадки в почву. Этим методом от клеток меристемы одного растения можно получить практически неограниченное число потомков. Метод широко применяется для размножения декоративных, ягодных и других растений. Все большее значение в селекции приобретает метод изолированных





клеток. Здесь возможны разные направления: направленный отбор клеток, оказавшихся устойчивыми к тем или иным неблагоприятным условиям среды или болезням, и выращивание из них устойчивых растений (клеточная селекция).

Важное значение имеет получение гаплоидных растений, содержащих одинарный набор хромосом. Этот метод предполагает получение растений из мужских либо из женских гамет. Гаплоидные растения после обработки колхицином имеют два набора идентичных хромосом, полностью соответствующих материнскому растению. Большие надежды возлагаются на соматическую гибридизацию, заключающуюся в слиянии двух протопластов. Таким путем были получены гибриды между картофелем и томатами, названные «помато». Преимущества такой гибридизации заключаются в том, что наследуются признаки, не только закодированные в ядре, но и в органеллах цитоплазмы. Следовательно, можно управлять такими важными процессами, как фотосинтез, дыхание и др. Наконец, нельзя не отметить широкое использование культуры изолированных тканей для промышленного получения ряда важнейших лекарственных и пищевых препаратов. В качестве примера можно привести получение тонизирующих веществ из клеток женьшеня, стероидных сапонинов из клеток дискореи дельфитовидной и др.

Необходимо в заключение отметить, что для всех направлений применения метода изолированных тканей необходимо знание физиологических особенностей используемого объекта. Из опытов с культурой изолированных тканей, клеток и протопластов можно сделать несколько *выводов*:

1. Все клетки действительно имеют одинаковые потенциальные возможности.
2. Клетка, находящаяся в окружении других клеток, и клетка, выделенная из ткани, проявляют эти возможности по-разному.
3. Проявление потенциальных возможностей клеток определяется внутренними и внешними условиями. Большое значение имеют гормоны.
4. В основе регуляции дифференциации клетки лежит дифференциальная активность генома.
5. Не все клетки могут полностью проявить свои возможности. В некоторых случаях гены настолько репрессированы, что эти возможности не проявляются. В процессе развития клетка может также потерять способность реализовать имеющуюся информацию.

■ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТКАНЕЙ

Дифференциация клеток на ткани (гистогенез) и органы (морфогенез) осуществляется на основе дифференцированной работы генома, которая идет по заданной программе. В зависимости от концентрации гормональных, питательных веществ, электрических зарядов происходит дерепрессия или репрессия определенных участков генома и, как следствие, биохимическая, а затем анатомо-морфологическая дифференциация. Имеется ряд условий, способствующих этому.





1. *Полярность* — это свойственная растениям специфическая дифференциация процессов и структур в пространстве. При этом физиолого-биохимические или анатомо-морфологические различия изменяются в определенном направлении, в результате чего один конец отличается от другого. Явление полярности проявляется как на одной клетке, так и на ряде клеток. Так, меристематическая клетка уже поляризована благодаря своему положению: у нее есть верх и низ. И если деление пройдет перпендикулярно оси полярности, то, несмотря на одинаковое распределение наследственного материала (ДНК), дочерние клетки будут неодинаковыми по физиологическим и структурным особенностям, по факторам наследственности, расположенным в цитоплазме, и по веществам — гормонам, регулирующим активность генома. Полярно образование отдельных органов. Так, у черенков корни образуются всегда на нижнем конце.

Полярность проявляется в определенной направленности роста корня и стебля, в определенном направлении передвижения веществ. Она может обуславливаться неравномерным распределением зарядов. Верхушка побега заряжена положительно по отношению к основанию, сердцевина стебля — по отношению к поверхности. Возникновение полярности может быть обусловлено разными причинами — как внешними, так и внутренними. Важно заметить, что поляризация может быть вызвана не только при неравномерном (одностороннем) воздействии того или иного фактора среды (света, температуры, земного притяжения), но и при неравномерном его восприятии. Так, под влиянием света пигменты, его воспринимающие, передвигаются к периферии цитоплазмы. Большое влияние на возникновение полярности имеет взаимодействие клеток. Возникновение полярности под влиянием окружающих клеток получило название «эффекта поля». Окружающие клетки могут оказывать эффект благодаря неравномерному химическому, механическому или электрическому воздействию.

2. Следующим фактором, имеющим значение в дифференциации клеток, является *неравномерное деление*. При неэквивалентном цитокинезе (даже неполяризованных клеток) цитоплазматические факторы распределяются неравномерно (ядро делится как обычно), что и вызывает дифференциацию дочерних клеток. Так, при образовании устьиц делению клетки эпидермиса предшествует концентрация цитоплазмы и органелл на одной ее стороне. Затем, после обычного деления ядра, делится сама клетка. При этом образуется одна клетка меньшего, а другая большего размера. Меньшая по размеру клетка дает начало замыкающим клеткам устьиц. Клетки ризодермы также делятся неравномерно. Меньшая клетка, богатая цитоплазмой, белком, РНК, получила название трихобласта. Именно она больше не делится, а образует вырост — корневой волосок. Неэквивалентное деление наблюдается и при образовании ситовидных элементов. При этом из одной материнской клетки образуются две дочерние клетки, из которых одна дифференцируется в элемент ситовидной трубки, а другая в клетку-спутницу.





3. Существует мнение, что отдельные ткани выделяют *особые морфогенетические вещества*, причем источником их является, в первую очередь, меристема. Доказательством этого служат исследования Торрея, согласно которым в меристеме корня присутствует стимул, вызывающий дифференциацию проводящей системы. Согласно его данным, одним из таких веществ, вызывающих дифференциацию, является фитогормон ауксин.

Взаимовлияние тканей хорошо проявляется в явлениях, получивших название гомо- и гетерогенетической индукции. При гомогенетической индукции определенная ткань вызывает образование себе подобной. Это хорошо проявляется при срастании тканей, а также при культуре изолированных тканей. В последнем случае в тканях каллуса при соприкосновении с кусочком ксилемы возникает ксилема, а при соприкосновении с флоэмой — флоэма. При гетерогенетической индукции какая-то ткань или орган блокирует образование сходной ткани или органа. Это проявляется при образовании устьиц, которые возникают только на определенных расстояниях друг от друга. Последнее важно для регуляции испарения воды и поступления CO_2 в листья.

4. Необходимо также отметить, что для процесса дифференциации большое значение имеют *поверхностные свойства клеток*, т. е. непосредственное взаимодействие — «слипание» поверхностей. Адгезия обусловлена присутствием на поверхности клеток специфических белков — лектинов, способных к обратимому связыванию с углеводами. Лектины появляются в результате избирательной экспрессии генов на разных стадиях развития клетки. Именно эти соединения обеспечивают «узнавание» и взаимодействие клеток. Так, лектин — углеводные взаимодействия лежат в основе связывания микроорганизмов-азотфиксаторов с определенным видом бобового растения. Кроме того, появились данные, что эти взаимодействия имеют значение в защите организма от болезнетворных микроорганизмов. Согласно современным представлениям, адгезия клеток играет решающую роль в морфогенезе, или образовании определенной формы того или иного органа.

Таковы основные условия, обеспечивающие дифференцировку тканей.

■ КИНЕТИКА РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ

Измерение скорости роста, проведенное немецким физиологом Ю. Саксом (1872), позволило установить определенные закономерности. В начальный период темпы роста, как правило, низкие. Затем рост усиливается и идет с большой скоростью (период большого роста), а затем снова замедляется. В результате рост (увеличение размера) клетки, органа или организма в целом может быть изображен в виде S-образной кривой (*рис. 81*). Эта закономерность имеет общебиологическое значение и справедлива по отношению к росту всех живых организмов, включая и человека. Анализируя полученную кривую, можно ее разделить



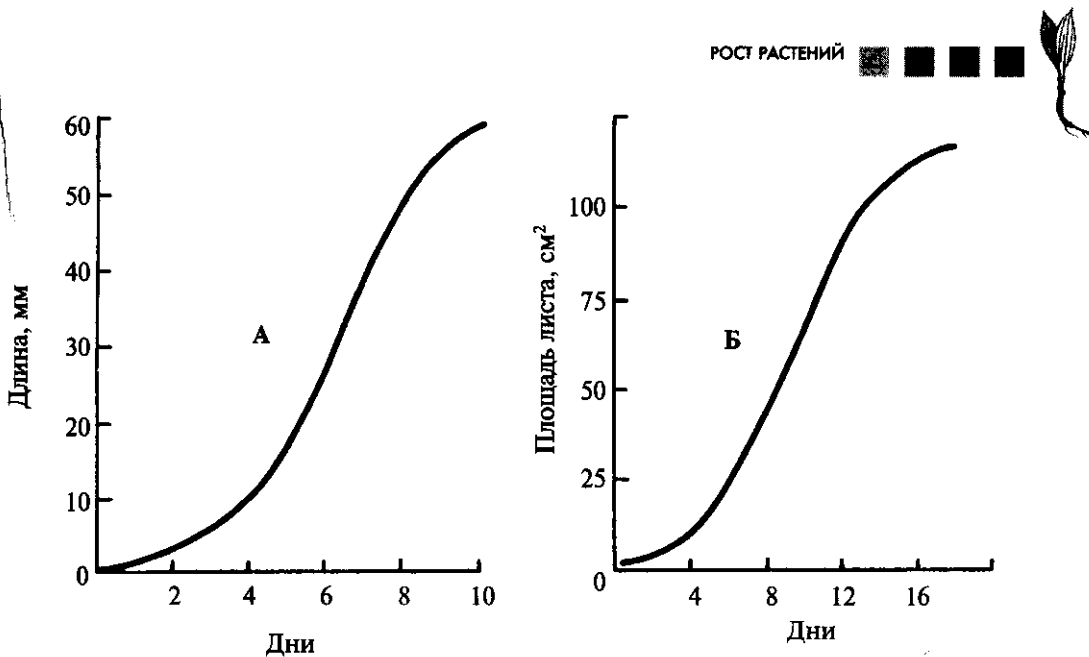


рис. 81

Большая кривая роста:

- А — увеличение длины междоузлия у фасоли;
- Б — рост листа огурца

на три участка: 1) фаза, когда рост изменяется экспоненциально (логарифмически); 2) фаза, когда рост изменяется линейно; 3) фаза торможения роста. Именно период, когда рост прямо (линейно) возрастает, называется *периодом большого роста*. На рисунке 82 А представлено изменение скорости роста за единицу времени. При этом мы видим, что вначале скорость роста возрастает, затем некоторое время сохраняется на постоянном уровне, а затем падает. Падение для однолетних растений обычно совпадает с переходом к репродукции. Представляет интерес изменение относительного прироста, т. е. прироста, отнесенного к общей массе растения. Как видим, относительные приросты (рис. 82 Б) падают значительно быстрее. Это связано с тем, что на ранних этапах развития растение состоит почти из одних листьев. Вырабатываемое ими сухое вещество идет на создание все новых и новых единиц листовой поверхности. В результате общее количество сухого вещества возрастает в геометрической прогрессии. Однако затем сухое вещество начинает все больше использоваться на образование органов, не участвующих в фотосинтезе. Листья составляют все меньшую часть растения. В связи с этим, несмотря на увеличение абсолютной скорости прироста, его значение по отношению к общей массе растения постепенно падает.

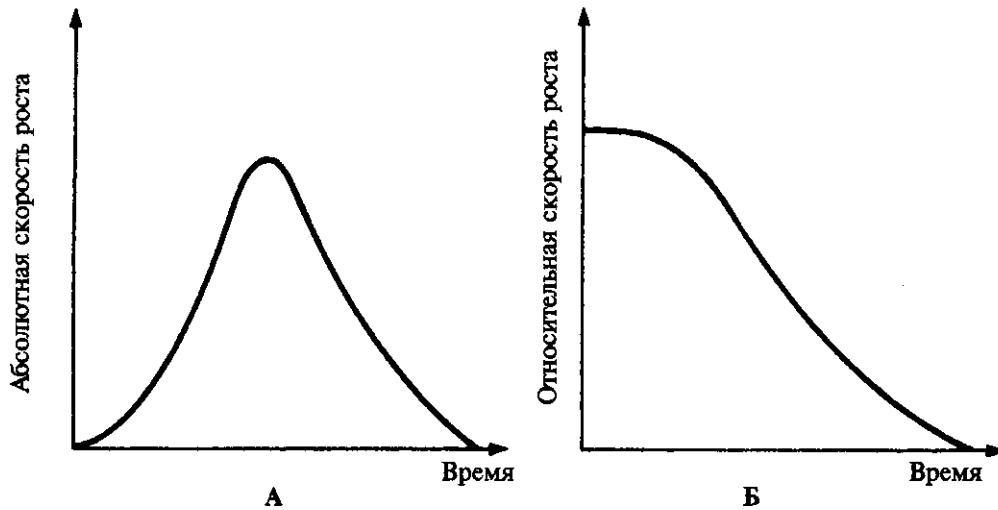


рис. 82
Изменение скорости роста за единицу времени

■ ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА РОСТ

Внешние условия оказывают на рост как прямое, так и косвенное влияние. Последнее связано с тем, что скорость роста зависит от интенсивности всех остальных физиологических процессов, воздушного и корневого питания, снабжения водой, напряженности процессов обмена веществ и энергии. В этой связи влияние внешних условий может сказаться на интенсивности роста через изменение любого из указанных процессов. При этом далеко не всегда причины того или иного влияния можно с достаточной точностью установить, поскольку в естественной обстановке влияние отдельных факторов тесно взаимосвязано.

Температура. Рост растений возможен в сравнительно широких температурных границах. Растения ранневесенней флоры растут при температуре даже несколько ниже 0°C. Есть растения, для которых верхняя температурная граница роста несколько превышает 50°C. Для каждого вида растения в зависимости от его особенностей и, главным образом, от географического происхождения характерны определенные температурные границы, в которых возможно протекание ростовых процессов.

Различают три кардинальные температурные точки: *минимальная* температура, при которой рост только начинается, *оптимальная* — наиболее благоприятная для ростовых процессов, и *максимальная*, при которой рост прекращается. Данные таблицы 7 показывают, что растения сильнее всего различаются по





Таблица 7

Зависимость роста растений от температуры

Растение	Температура, °С		
	минимальная	оптимальная	максимальная
Ячмень	0—5	25—31	31—37
Кукуруза	5—10	37—44	44—50
Тыква	10—15	37—44	44—50
Огурцы	15—18	31—37	44—50

минимальной температуре, при которой рост начинается. Оптимальные и особенно максимальные температуры для роста различных культур очень близки. С повышением температуры от минимальной до оптимальной скорость роста резко возрастает. В области более низких температур наблюдается более быстрый подъем темпов роста при повышении температуры. Сказанное хорошо видно из данных по изменению температурного коэффициента в разных интервалах температуры. Так, скорость роста проростков гороха при повышении температуры от 0 до 10°С возрастает в 9 раз, от 10 до 20°С — в 2,5 раза, а от 20 до 30°С — всего в 1,9 раза. Оптимальные температуры могут быть неодинаковыми для роста разных органов одного и того же растения. Как правило, оптимальная температура для роста корневых систем ниже по сравнению с надземными органами. Для роста боковых побегов оптимальная температура ниже по сравнению с ростом главного стебля.

Установлено, что растения интенсивнее растут в ночной период суток. Для роста многих растений благоприятной является сменная температура в течение суток — днем повышенная, а ночью пониженная. Это явление Ф. Вент назвал термопериодизмом. Явление термопериодизма хорошо проявляется на культуре томатов. Показано (Н.И. Якушкина), что пониженные ночные температуры ускоряют рост корневой системы и боковых побегов у растений. Такое влияние может быть объяснено тем, что при понижении температуры более активно работают ферменты, катализирующие распад крахмала на сахара. В листьях образуются растворимые транспортные формы углеводов, легко передвигающиеся к точкам роста корня и боковых побегов, благодаря чему их рост усиливается.

Содержание воды. В процессе роста растения особенно чувствительны к недостатку воды. Уменьшение содержания воды в почве приводит, естественно, и к уменьшению содержания ее в растении, а это, в свою очередь, резко тормозит процессы роста. Снижается деление клеток и особенно их рост растяжением.





Для различных физиологических процессов нужна разная насыщенность водой. Наибольшая насыщенность водой требуется для процессов роста. Насыщенность клетки или ткани растений водой называют *гидратурой*, она выражается в процентах. За 100%-ную гидратуру принимается такая насыщенность, при которой данное тело находится в равновесии с атмосферой, имеющей 100%-ную относительную влажность. Рост клеток идет лишь в том случае, если гидратура не падает ниже 95%. Для того чтобы поддержать такую гидратуру, точки роста надземных органов растения защищены смыкающимися листочками с хорошо развитой кутикулой. Точки роста корня не имеют подобной защиты и поэтому требуют повышенной влажности почвы для своего роста.

Свет. Растения используют свет двумя путями: *во-первых*, как энергетический ресурс (свет служит источником энергии для синтеза органических веществ — фотосинтез); *во-вторых*, как сигнал или источник информации. Во втором случае энергия света может быть на несколько порядков ниже, чем в первом.

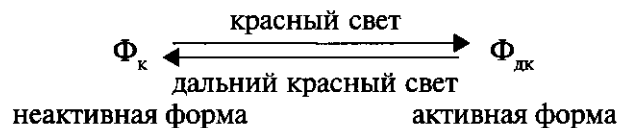
Свет оказывает большое и разностороннее влияние на темпы и характер роста, как отдельных органов, так и растительного организма в целом. При этом на разные стороны ростовых процессов влияние света проявляется неоднозначно. Так, свет необходим для протекания процесса фотосинтеза, и поэтому накопление массы растения без света не идет. Вместе с тем рост клеток растяжением может идти в темноте, более того, на свету этот процесс тормозится.

Свет оказывает большое влияние и на формообразовательные процессы. Этиолированные проростки, выросшие в темноте, характеризуются рядом анатомических и морфологических особенностей. В отсутствие света происходит упрощение анатомической структуры стебля. Слабо развиваются ткани центрального цилиндра, механические ткани. Вместе с тем растяжение клеток в темноте идет очень интенсивно. В результате образуются длинные, вытянутые стебли. Листья редуцированы, у двудольных растений вместо листовой пластинки образуются лишь небольшие чешуйки. Этиолированные проростки имеют слегка желтоватый оттенок. По-видимому, более быстрое вытягивание стебля и корня, этиолированных проростков выработалось в процессе эволюции, так как в большинстве случаев прорастание семян происходит в почве в отсутствие света, и эти особенности, а также отсутствие листьев облегчают проростку проникновение через слой почвы. Возможно, что вытягивание стебля в отсутствие света является следствием отсутствия ингибиторов роста. В темноте образуется много ауксинов. Нарушение соотношения ауксинов и ингибиторов вызывает несбалансированный рост. При выходе проростков на поверхность почвы происходят их внутренние и внешние изменения. В темноте у проростков двудольных растений гипокотиль изогнут, что защищает точку роста в почве от повреждений. Под влиянием света этот изгиб («крючок») выпрямляется. На свету рост стебля тормозится, рост листьев усиливается, и они принимают обычную форму. Под влиянием света происходят анатомические изменения стебля,



дифференцируется эпидермис, появляются волоски, изменяется окраска — синтезируется хлорофилл. Эти изменения получили название фотоморфогенеза. Интересно заметить, что ткани проростков могут рассматриваться как «световоды», т. е. они способны проводить свет. Вследствие этого под влиянием освещения надземных органов меняются направление и темпы роста корневых систем. Именно это способствует их углублению.

Изучение влияния отдельных участков спектра на перечисленные изменения (фотоморфогенез) показало, что чаще всего они вызываются при воздействии красного света с длиной волны около 660 нм. Для того чтобы свет оказал какое-либо физиологическое влияние, он должен быть поглощен каким-либо веществом. Таким веществом оказался пигмент фитохром. Было показано, что многие физиологические реакции, вызываемые облучением красным светом, можно снять при облучении дальним красным светом (длина волны около 730 нм). Эти исследования привели к заключению, что фитохром существует в двух формах, которые под влиянием облучения светом определенной длины волны могут переходить одна в другую. Фитохром, поглощающий красный свет, называют фитохром красный (Φ_k), а поглощающий дальний красный — фитохром дальний красный (Φ_{dk}). При поглощении красного света (660 нм) Φ_k переходит в Φ_{dk} , а при поглощении дальнего красного света (730 нм) Φ_{dk} переходит в Φ_k :



Φ_{dk} может и самопроизвольно распадаться. В темноте Φ_{dk} или необратимо разрушается, или под влиянием дальнего красного света превращается в Φ_k . В настоящее время показано, что взаимопревращение фитохромов идет не сразу, а через ряд промежуточных форм. Надо учитывать, что на протяжении большей части дня соотношение энергии красных и дальних красных лучей составляет 3:1. Это благоприятствует превращению Φ_k в Φ_{dk} (активная форма). Вместе с тем в вечерние и ночные часы преобладает дальний красный свет, в связи с чем равновесие фитохромной системы сдвигается в сторону преобладания Φ_k (неактивная форма). Надо учитывать также, что Φ_k более устойчив и может синтезироваться в клетке, тогда как Φ_{dk} легко разрушается. В связи со сказанным изменения в соотношении двух форм фитохрома можно представить в виде схемы (рис. 83).

Обе формы фитохрома выделены из растений — это хромопротеиды с молекулярной массой около 120 кДа. Хромофорная часть (собственно пигмент) представляет собой вещество, близкое по структуре к фикобилинам (красным пигментам цианобактерий и красных водорослей), состоящим из четырех



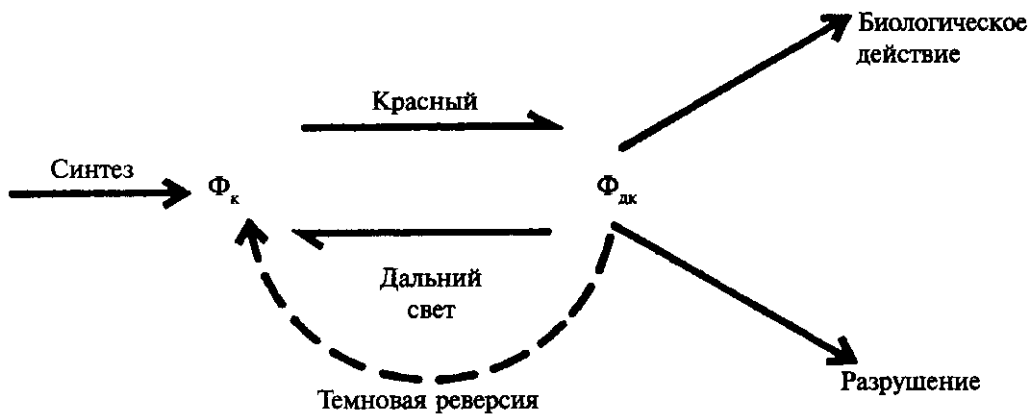


рис. 83
Изменения в соотношении двух форм фитохромов

пиррольных группировок, соединенных в открытую цепочку (рис.84). $\Phi_{дк}$ представляет собой восстановленную форму $\Phi_{к}$. $\Phi_{к}$ имеет голубую окраску, а $\Phi_{дк}$ — зелено-желтую. Кроме основных линий поглощения в красной и дальней красной

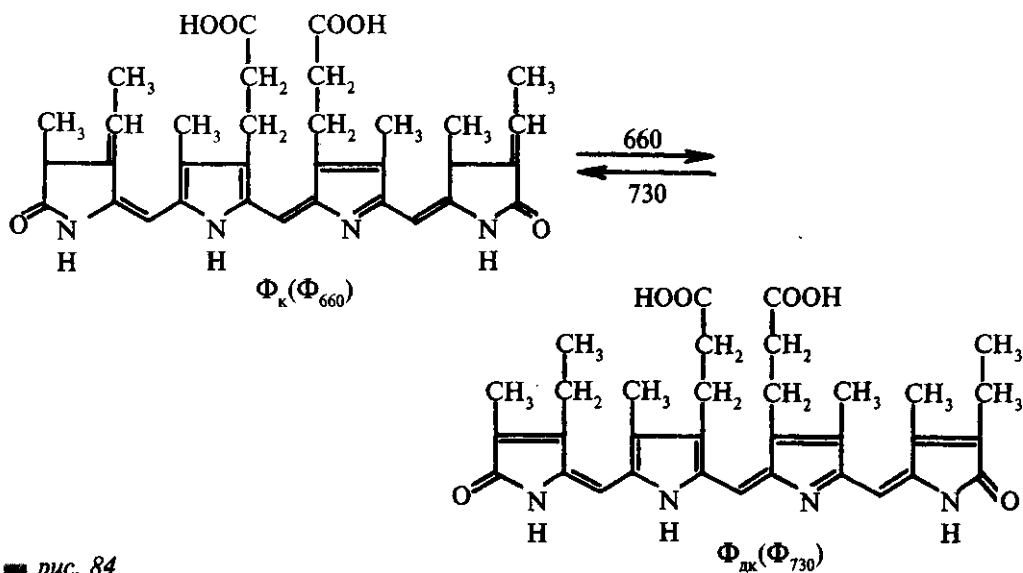


рис. 84
Структура хромофорной группировки фитохромов



части спектра, оба фитохрома поглощают еще коротковолновый свет: Φ_k — с длиной волны 370 нм, Φ_{dk} — 400 нм. Спектрофотометрические и иммунологические исследования показали, что высокое содержание фитохрома характерно для меристематических, а также этиолированных тканей.

Фитохромная система, по-видимому, очень древняя, так как она имеется даже у цианобактерий и у некоторых гетеротрофных организмов. Фитохромы можно обнаружить в различных органах растения. Физиологические проявления, которые регулируются фитохромной системой, можно отнести к фотоморфогенетическим. Основным критерием для этих реакций служит их обратимость (вызываются облучением красным светом и снимаются при облучении дальним красным светом). Особенности влияния красного и дальнего красного света видны при изучении прорастания светочувствительных семян (табл. 8).

Таблица 8

Прорастание семян салата после их экспозиции на красном и дальнем красном свете
(по Х. Бортвику)

Экспозиция	Прорастание, %
Темнота	8,5
Красный	98,0
к, dk	54,0
к, dk, к	100,0
к, dk, к, dk	43,0
к, dk, к, dk, к	99,0

Рассмотрение данных в таблице показывает, что благоприятное действие на прорастание красного света снимается облучением дальним красным. К реакциям, регулируемым фитохромной системой, относятся ингибирование роста стебля, открытие крючка гипокотилия, развертывание семядолей, дифференциация эпидермиса и устьиц, образование элементов ксилемы, ориентация хлоропластов, образование антоциана, прорастание светочувствительных семян, фотопериодическая реакция растения и др. Все процессы, регулируемые фитохромной системой, делят на *два типа*: 1) процессы, которые под влиянием освещения красным светом усиливаются (например, дифференциация эпидермиса, синтез антоциана, прорастание семян); 2) процессы, которые тормозятся (удлинение гипокотилия, рост стебля).

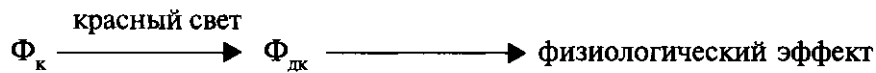
Механизм действия фитохрома до настоящего времени не известен. Активной формой фитохрома является Φ_{dk} , именно его образование, которое происходит





■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

под влиянием облучения красным светом, вызывает определенный физиологический эффект. В самом общем виде это может быть представлено следующим образом:



Однако и $\Phi_{\text{дк}}$ не весь участвует в реакциях, а лишь его определенная часть. Возможно, что эта активная часть $\Phi_{\text{дк}}$ связана с мембранами и определенным образом ориентирована в них. В этой связи представляют интерес данные немецкого физиолога В. Гаупта, согласно которым хлоропласты ориентируются под прямым углом по отношению к лучу красного света. При этом луч может быть диаметром всего 3 мк и прямо не попадать на хлоропласты. Из этого можно сделать вывод, что фитохром локализован по преимуществу в мембранах, при этом каждая форма фитохрома определенным образом ориентирована в мембранах. При освещении определенными лучами спектра эта ориентация меняется, что и вызывает изменение ориентации хлоропластов.

Воздействие $\Phi_{\text{дк}}$ может проявляться быстро (минуты) и медленно (часы). В первом случае действие $\Phi_{\text{дк}}$, по-видимому, связано с изменением свойств мембран. Имеется предположение, что в быстрых эффектах фитохрома играют роль сигнальные цепи. Накопление $\Phi_{\text{дк}}$ в мембранах влияет на их проницаемость, в частности для K^+ , что, в свою очередь, изменяет электрический потенциал и вызывает определенный биологический эффект, например, никтинастическое закрывание листьев. В случае более длительных эффектов предполагают, что фитохром вызывает активацию (дерепрессию) части генома (Т. Мор).

Эта точка зрения подтверждается тем, что при добавлении ингибиторов синтеза белка и РНК действие красного света не проявляется. Есть данные, что фитохром регулирует транскрипцию многих генов, связанных с позеленением, а также ген ядра, кодирующий малые субъединицы РБФ-карбоксилазы/оксигеназы и связанные с хлорофиллом белки. Показано также, что красный свет индуцирует образование ряда ферментов. Ответная реакция, вызываемая $\Phi_{\text{дк}}$ или его особой формой, зависит от состояния клетки или ткани, от ее компетентности. Под влиянием красного света активность таких фитогормонов, как гиббереллины и цитокинины, возрастает. Не исключено, что действие фитохрома на геном опосредовано фитогормонами.

Как уже отмечалось, многие физиологические и морфологические изменения, индуцированные фитохромом, связаны с кратковременным освещением малой интенсивности $1/_{100}$ солнечного света в течение 1 мин — низкоэнергетическими реакциями (НЭР). Однако было показано, что, для того чтобы в растениях исчезли все признаки этиоляции и они приобрели нормальный вид, этого недостаточно. Таким образом, выяснилась необходимость более длительного





и более интенсивного облучения. Было сделано заключение, что такие эффекты включают высокоэнергетические реакции (ВЭР). Именно ВЭР обеспечивают нормальный рост побегов. При этом оказалось, что спектр действия ВЭР также несколько отличен. Наибольшее влияние оказывают не красные, а дальние красные (710—730 нм) и синие лучи. Что касается пигментов (фоторецепторов), которые ответственны за эти реакции, то для проявления действия дальнего красного света это тот же $\Phi_{\text{дк}}$. Фоторецептор для синего света окончательно не установлен, возможно, что это флавиновые соединения, например, флавинокаротиноиды.

В последнее время действию синего света на растения уделяется большое внимание. Показано, что синий свет влияет на электрические и генетические процессы, изменяет метаболизм. Причем его действие отличается от эффектов красного света. Примерами процессов, регулируемых синим светом, являются фототропизм, биосинтез пигментов и др. Установлена стимуляция синим светом разрушения крахмала и биосинтеза малата в замыкающих клетках устьиц. Обогащение осмотически действующими веществами приводит к открытию устьиц. Синий свет влияет на устьичные движения также путем активации H^+ -АТФазы плазмалеммы. Синий свет вызывает возникновение разности потенциалов, что влияет на поступление ионов. В случае стимулирования генов синий свет стимулирует транскрипцию и трансляцию и приводит к морфогенетическим эффектам.

Рассматривая воздействие света, необходимо остановиться на влиянии круглосуточного освещения на процессы роста. Опыты по выращиванию растений при свете электрических ламп (светокультура) показали, что рост многих растений при круглосуточном освещении идет значительно интенсивнее, особенно при правильном подборе качества света, т. е. типа ламп (Б.С. Мошков). Так, при выращивании семян древесных культур (дуб, сосна) на непрерывном освещении темпы их роста возрастают в 1,5—2 раза (В.М. Леман). Такие однолетние растения, как горох и фасоль, также характеризуются очень интенсивным ростом в условиях круглосуточного освещения. Однако существуют растения, на рост которых круглосуточное освещение оказывает отрицательное влияние. В некоторых случаях круглосуточное освещение вызывает явления, сходные с теми, которые обычно являются следствием недостатка света. Такие растения, как томаты, в условиях непрерывного освещения вытягиваются, листья становятся желтыми, хлорофилл разрушается. Это явление называют *зеленой этиоляцией*. Особенно вредное влияние круглосуточного освещения проявляется при высокой ночной температуре.

Снабжение кислородом. Процессы роста требуют затрат энергии, источником которой служит процесс дыхания. В этой связи понятна необходимость кислорода. При снижении концентрации кислорода ниже 5% рост тормозится. Это происходит не только из-за нарушения энергетического баланса, но и в силу накопления продуктов анаэробного обмена (спирт, молочная кислота).





Минеральное питание. Для нормального протекания ростовых процессов необходимо достаточное снабжение всеми необходимыми минеральными элементами. Особенно специфична роль снабжения растений азотом. Это связано не только с тем, что азот входит в состав белков и нуклеиновых кислот, но и с образованием двух основных групп гормонов, регулирующих ростовые процессы (ауксинов и цитокининов).

■ ГОРМОНЫ РОСТА РАСТЕНИЙ (ФИТОГОРМОНЫ)

Для многоклеточных организмов характерен тип регуляции, который связан с взаимодействием между отдельными клетками, тканями или даже органами. Для осуществления такой координации в организме вырабатываются гормоны. Гормоны растений получили название фитогормонов. **Фитогормоны** — это вещества, вырабатывающиеся в процессе естественного обмена веществ и оказывающие в ничтожных количествах регуляторное влияние, координирующее физиологические процессы. В этой связи к ним часто применяется термин — природные регуляторы роста. В большинстве случаев, но не всегда фитогормоны образуются в одних клетках и органах, а оказывают влияние на другие. Иначе говоря, гормоны способны к передвижению по растению и их влияние носит дистанционный характер. Большинство физиологических процессов, в первую очередь рост, формирование и развитие растений, регулируется гормонами. Гормоны играют ведущую роль в адаптации растений к условиям среды. Известны следующие пять групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, газ этилен. В последнее время к ним относят brassины (брасиностероиды). Условно можно отнести первые три группы — ауксины, гиббереллины и цитокинины и частично brassины — к веществам стимулирующего характера, тогда как абсцизовую кислоту и этилен — к ингибиторам.

■ Ауксины

Ауксины — это вещества индольной природы. Основным фитогормоном типа ауксина является β -индолилуксусная кислота (ИУК). Открытие ауксинов связано с исследованиями Ч. Дарвина (1860). Дарвин установил, что, если осветить проросток злака с одной стороны, он изгибается к свету. Однако, если на верхушку проростка надеть непроницаемый для света колпачок и после этого поставить в условия одностороннего освещения, изгиба не происходит. Таким образом, органом, воспринимающим одностороннее освещение, является верхушка растения, тогда как сам изгиб происходит в нижней части проростка. Из этого Ч. Дарвин заключил, что в верхушке проростка под влиянием одностороннего освещения вырабатывается вещество, которое передвигается вниз и вызывает изгиб. Идеи Ч. Дарвина получили развитие лишь через 50 лет в работах датского





исследователя П. Бойсен-Йенсена, который показал, что если срезанную верхушку вновь наложить на колеоптиль через слой желатины, то при одностороннем освещении наблюдается изгиб к свету. Было показано также, что удаление верхушки проростка (декапитация) резко замедляет рост нижележащих клеток, находящихся в фазе растяжения. При обратном накладывании верхушки проростка через слой желатина или агар-агара рост нижележащих клеток возобновляется. Далее исследования Вента показали, что, если срезанную верхушку поместить на блок из агар-агара, а затем наложить этот блок на декапитированный колеоптиль, рост возобновляется. Если агаровый блок, на котором в течение некоторого времени была помещена верхушка колеоптиля, наложить на обезглавленный колеоптиль асимметрично, то происходит изгиб, причем более интенсивно растет та сторона, на которую наложен блок. Все эти опыты привели к выводу, что в верхушке проростков вырабатывается особое вещество, которое, передвигаясь к нижележащим клеткам, регулирует их рост в фазе растяжения. Поскольку это вещество вырабатывается в одной части растения, а в другой вызывает физиологический эффект, оно было отнесено к гормонам роста растения — фитогормонам.

Исследования, проведенные академиком Н.Г. Холодным, показали, что рост различных видов растений, а также различных органов одного и того же растения регулируется одним и тем же гормоном — ауксином. Оказалось, что фитогормоны типа ауксина — β -индолилуксусная кислота (ИУК) и некоторые близкие к ней соединения — широко распространены в растениях. Наиболее богаты ауксинами растущие части растительного организма: верхушки стебля, молодые растущие части листьев, почки, завязи, развивающиеся семена, а также пыльца.

Образование ауксинов в большинстве случаев идет в меристематических тканях. Ауксины передвигаются из верхушки побега вниз к его основанию, а далее от основания корня к его окончанию. Таким образом, передвижение ауксинов полярно. Полярное передвижение ауксинов идет по проводящим пучкам со скоростью, значительно превышающей скорость обычной диффузии (5–10 мм/ч). Тем не менее, скорость передвижения ауксина по флоэме в 100 раз медленнее, чем ассимилятов. По-видимому, это активный процесс, требующий затраты энергии. Недостаток кислорода, торможение процесса дыхания с помощью различных ингибиторов приостанавливают передвижение ауксинов. Во взрослом дифференцированном растении при высокой концентрации гормона может наблюдаться и неполярное передвижение ауксинов вверх по растению с током воды по ксилеме. Ауксин, образующийся в кончике корня, может, по-видимому, передвигаться на короткие расстояния вверх, в зону растяжения. При изучении процессов синтеза ИУК, его транспорта и распределения между отдельными компартментами клетки большое значение имели опыты с мутантами.

Основным источником для образования β -индолилуксусной кислоты (ИУК) является аминокислота триптофан (рис. 85, А). В свою очередь триптофан





образуется из шикимовой кислоты. Однако в последнее время обнаружен триптофан-независимый синтез ауксина. Для экспериментов использовали проростки кукурузы с мутациями в области генов, кодирующих образование триптофансинтазы — фермента заключительной стадии синтеза ауксина из триптофана. Установлено, что ИУК может синтезироваться из индола и индолглицерофосфата.

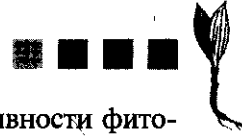
Содержание ИУК зависит не только от скорости образования, но и от скорости разрушения. Основным ферментом разрушения ИУК является ИУК-оксидаза (ОИУК). Можно полагать, что в некоторых случаях отсутствие влияния ИУК, внесенной извне, связано с быстрым ее окислением ИУК-оксидазой. Наряду с ферментативным окислением ИУК большое значение имеет ее разрушение на свету (фотоокисление). Особенно сильное разрушающее действие на ИУК имеют ультрафиолетовые лучи с длиной волны около 280 нм. Другим путем разрушения ИУК является декарбоксилирование.

В 1995 г. показано присутствие в клетках конъюгированного, т. е. связанного ауксина, который, как правило, неактивен. Установлена возможность конъюгации ауксина с глюкозой, амидами, глюканом. Клонирован ген, кодирующий фермент этой реакции. Предполагают, что конъюгация является механизмом регулирования содержания свободного ауксина. В клетках ауксин содержится в цитозоле и хлоропластах. Соотношение этих пулов регулируется значением pH среды.

Таким образом, по современным представлениям основными факторами, влияющими на содержание ауксина в растительных клетках являются следующие: триптофан-зависимый синтез ауксина, триптофан-независимый синтез ауксина, транспорт, окисление и декарбоксилирование, конъюгация.

Внешние условия оказывают значительное влияние на образование ИУК. Показано, что образование ИУК зависит от снабжения растения азотом, обеспечения растения водой. Освещение уменьшает содержание ауксинов, а затемнение увеличивает. Большое влияние на содержание ауксинов оказывает эпифитная микрофлора. Под влиянием микроорганизмов содержание ауксинов у высших растений заметно возрастает. По-видимому, именно через изменение содержания фитогормонов осуществляется первоначальное влияние условий внешней среды на процессы обмена веществ и рост. Содержание ауксинов меняется и в процессе онтогенеза растительного организма. Обычно в листьях максимум содержания ауксинов наступает в фазу бутонизации или цветения. Распускающиеся почки, прорастающие семена содержат большое количество ауксина. В период, когда процессы роста прекращаются (период покоя), содержание ауксинов падает (В.И. Кефели). Как правило, между содержанием ауксинов и скоростью роста клеток имеется прямая зависимость. Она хорошо проявляется и при внесении ауксинов извне. В целом регуляция образования и разрушения ИУК — это один из способов регуляции ее содержания, а следовательно, и процессов роста.





Согласно современным представлениям, для проявления активности фитогормонов необходимо создание комплекса с белком-рецептором (гормон-рецепторный комплекс). В этой связи большое значение имеет способность ауксинов (ИУК) образовывать связи с различными соединениями, в частности с белками. Уже обнаружен растворимый ауксинсвязывающий белок, который является рецептором. Он активен в эндоплазматическом ретикулуме и на поверхности клеток (см. с. 362).

Физиологические проявления действия ауксинов

Наиболее ярким проявлением физиологического действия ауксина является его влияние на рост клеток в фазе растяжения. ИУК стимулирует выход протонов в клеточную стенку и увеличивает ее растяжимость. Под влиянием оптимальной концентрации ИУК рост в длину декапитированных отрезков стеблей гороха увеличивается более чем в два раза. Ауксины в некоторых случаях стимулируют деление клеток, например камбия. Под влиянием ауксинов может измениться направление дифференциации клеток. По данным Торрея, ауксин вызывает дифференциацию ксилемы, индуцирует корнеобразование. В последнее время эти данные получили подтверждение. Так, введение в растения петунии гена синтеза ауксинов из агробактерии индуцировало дифференциацию проводящих пучков. В тоже время после внедрения в растения табака гена, снижающего содержание ИУК, уменьшилось и число сосудов. Стимуляция ауксином роста боковых корней показана на мутантах арабидопсиса, у которых образование массы корней происходило на фоне в 17 раз большего накопления ауксина.

Таким образом, все проявления роста клеток находятся в определенной зависимости от содержания природных ауксинов. Большую роль играют ауксины при разрастании завязи и плодообразовании. Показано, что ауксины могут синтезироваться в пыльце, зародыше, эндосперме. На первых стадиях роста плодов ауксин поступает из эндосперма, а позднее — из зародыша. У некоторых растений ауксин стимулирует образование бессемянных (партенокарпических) плодов. Ауксины, так же как и другие фитогормоны, обуславливают взаимодействие отдельных органов растения (коррелятивный рост). Ауксин обуславливает явление апикального доминирования, проявляющегося в подавляющем влиянии верхушечной почки на рост пазушных (см. с. 369). Участие ауксина в этом процессе установлено в 1935 г. Прямые определения показали, что через 4 часа после декапитации содержания ауксина в узлах увеличивалось в 5 раз. С участием ауксина связана также регуляция двигательной активности растений, в частности тропизмы и настии (см. с. 374).

Действие ауксина находится в зависимости от его концентрации. Повышение концентрации ауксина выше оптимальной вызывает торможение роста. При этом для разных растений и для неодинаковых органов оптимальная концентрация ауксина резко различна. Одна и та же концентрация его может усилить рост одних



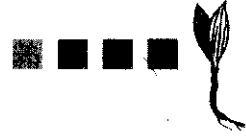


органов и затормозить другие. Так, оптимальная концентрация для роста стебля составляет около 10 мг, тогда как для корня всего 0,01 мг ИУК на 1 кг массы растения. Концентрация ауксинов, усиливающая рост злаков, резко тормозит рост многих двудольных растений. Это может быть связано с тем, что ауксин стимулирует синтез другого фитогормона, ингибирующего рост, а именно этилена.

При всех физиологических проявлениях ауксины усиливают поступление воды и питательных веществ (аттрагирующее влияние). Имеются многочисленные данные, что ауксины являются регуляторами притока воды и питательных веществ. Ауксины влияют на распределение питательных веществ в растении (Н.А. Максимов, Н.И. Якушкина). При внесении извне ауксинов или их синтетических аналогов они концентрируются в отдельных органах и клетках. Это вызывает приток к этим органам воды и питательных веществ и, как следствие, их усиленный рост. Одновременно рост других органов, содержащих меньше ауксинов, ослабляется, поскольку питательные вещества к ним поступают в меньшем количестве. Так, при обработке фитогормонами типа ауксина цветков томата происходит усиленное разрастание завязей, приток к ним питательных веществ значительно повышается, а рост боковых побегов тормозится. Общий вынос питательных веществ при этом не изменяется. Из этих опытов следует, что гормоны типа ауксина вызывают перераспределение питательных веществ в растении. В некоторых случаях ауксин может вызвать усиление притока питательных веществ и из внешней среды.

Существуют разные гипотезы, объясняющие действие ауксина на передвижение веществ. Не вызывает сомнения, что транспорт веществ по растительному организму определенным образом связан с напряженностью энергетического обмена. В этой связи важно отметить, что еще в 1933 г. появились исследования, показывающие, что под влиянием ауксина интенсивность дыхания растёт (Д. Боннер). В отсутствие кислорода действие ауксина или не проявляется, или значительно ослабевает. На различных объектах установлено, что влияние ауксина на повышение интенсивности дыхания опережает во времени его действие на ростовые процессы. Под влиянием ИУК возрастает сопряженность окисления и фосфорилирования (коэффициент P/O) и содержание в клетках АТФ. Это дает основание считать, что ИУК увеличивает энергетическую эффективность дыхания растений (Н.И. Якушкина, И.А. Кулакова). Под влиянием ИУК возрастает и энергетический заряд клетки (отношение $АТФ + АДФ$ к $АМФ$). Известно, что даже небольшие сдвиги в энергетическом потенциале клетки приводят к заметным изменениям в скорости различных ферментативных реакций. Положительные сдвиги в энергетическом обмене вызывают усиление передвижения питательных веществ и воды, что является одной из причин усиления роста растений. Решение вопроса о причинах усиления образования АТФ под влиянием ИУК связано с изучением первичных механизмов регуляторного влияния этого фитогормона.





■ Гиббереллины

Открытие гормонов растений гиббереллинов связано с изучением болезни риса. В юго-восточных странах, в частности в Японии, распространена болезнь риса «баканэ», или болезнь дурных побегов. У растений, пораженных этой болезнью, вытянутые бледные побеги. Японские ученые показали, что эта болезнь вызывается выделением гриба *Gibberella fujikuroi*. Из выделений этого гриба было получено кристаллическое вещество — гиббереллин. В дальнейшем выяснилось, что гиббереллины — широко распространенные среди растений вещества, обладающие высокой физиологической активностью и являющиеся, подобно ауксинам, естественными фитогормонами.

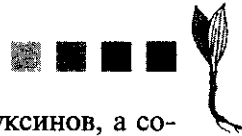
В настоящее время известно более 80 веществ, относящихся к группе гиббереллинов и обозначаемых номерами: GA_1 , GA_2 и др. Не все гиббереллины обладают физиологической активностью. По химической структуре это производные дитерпенов — дитерпеноиды, состоящие из четырех изопреновых остатков (рис. 85, Б). Наиболее распространенный гиббереллин A_3 — гибберелловая кислота (ГК). Остальные гиббереллины различаются в основном по структуре боковых цепочек. Растения на разных этапах онтогенеза могут различаться по набору гиббереллинов, активность которых может быть различной.

Гиббереллины могут образовываться в разных, по преимуществу растущих частях растительного организма. Все же основное место синтеза гиббереллинов — это листья. Имеются данные, что гиббереллины образуются в пластидах. По-видимому, гиббереллины существуют в двух формах — свободной и связанной. Нередко наблюдаемое повышение содержания гиббереллинов связано с переходом их из связанной в свободную (активную) форму. Так, гиббереллины способны связываться с сахарами, например с глюкозой. Образующиеся гиббереллингликозиды накапливаются главным образом в семенах. В отличие от ауксинов гиббереллины передвигаются из листьев как вверх, так и вниз, как по ксилеме, так и по флоэме. Это пассивный процесс, не связанный с метаболизмом.

Образование гиббереллина в хлоропластах идет путем превращения мевалоновой кислоты в геранил-гераниол и далее через каурен в гибберелловую кислоту. Мевалоновая кислота является предшественником как гиббереллина и цитокинина, так и важнейшего природного ингибитора роста — абсцизовой кислоты. Показано, что существует другой путь синтеза гиббереллинов, не зависящий от мевалоновой кислоты и локализованный в цитоплазме.

Внешние условия оказывают влияние на образование и содержание гиббереллинов в растении. Во многих случаях под влиянием одного и того же внешнего фактора содержание ауксинов и гиббереллинов изменяется противоположным образом. Так, освещение увеличивает содержание гиббереллинов и уменьшает содержание ауксина. Большое влияние на содержание гиббереллинов оказывает качество света. При выращивании растений на красном свете в них содержится больше гиббереллинов по сравнению с выращиванием на синем свете.





Улучшение питания растений азотом увеличивает содержание ауксинов, а содержание гиббереллинов при этом снижается. Противоположные изменения в содержании ауксинов и гиббереллинов позволяют предполагать, что и в образовании этих двух фитогормонов имеется общий предшественник. Им может быть ацетил-КоА. При его участии образуется как мевалоновая, так и β -кетоглутаровая кислота. Последняя является одним из предшественников при образовании ауксина через триптофан. В некоторых случаях наблюдается одновременное падение содержания как ауксинов, так и гиббереллинов. Так, уменьшение влажности почвы, выращивание растений в стерильных условиях снижают содержание как того, так и другого фитогормона. Содержание гиббереллинов меняется в процессе онтогенеза растительного организма. Очень сильно возрастает содержание гиббереллинов в процессе прорастания семян. Возможно, что в этом случае гиббереллины частично переходят из связанного в свободное состояние. Содержание гиббереллинов в листьях разных растений (кормовых бобов, сои, картофеля) в процессе их онтогенеза изменяется в соответствии с одновершинной кривой, возрастая вплоть до цветения, а затем уменьшаясь.

Физиологические проявления действия гиббереллинов

Наиболее общим и ярким проявлением физиологического действия гиббереллина является его способность резко усиливать рост стебля у карликовых форм различных растений. Причины карликовости различны. Генетическая карликовость вызвана изменениями на генном уровне и может быть связана с нарушениями в синтезе гиббереллинов. Вместе с тем карликовость может быть обусловлена накоплением ингибиторов. В этом случае внесение гиббереллина лишь нейтрализует их действие. Обычно карликовость выражается в уменьшении длины междоузлий стебля при сохранении их числа. Обработанные гиббереллином карликовые растения выравниваются по высоте с нормальными, однако в последующих поколениях карликовость продолжает сохраняться. Молекулярно-генетические исследования расширили наши представления об особенностях регуляции роста этим фитогормоном. Известно много мутантов, у которых отсутствует этот гормон. Как правило такие гиббереллин-дефектные мутанты — карликовые растения, которые отличаются от нормальных одним геном, который кодирует образование гиббереллинов.

Гиббереллины заметно усиливают вытягивание стебля и у многих нормальных растений. Так, высота стебля у многих растений под влиянием опрыскивания гиббереллином увеличивается примерно на 30—50%. Существует определенная зависимость между скоростью роста стебля растений и содержанием гиббереллинов. Так, содержание гиббереллинов и ход роста стебля конопли хорошо коррелируют друг с другом. Это свойство позволяет некоторым исследователям считать гиббереллин гормоном роста стебля. Увеличение роста стебля происходит как за счет усиления деления клеток, так и за счет их растяжения. Влияние





■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

гиббереллинов на растяжение связано с образованием белка клеточной стенки экстенсина и повышением активности ферментов. Уже отмечалось, что на рост растяжением действует и ауксин, однако его эффект обусловлен в основном подкислением клеточной стенки. С ростом стебля и выходом растения из розеточного состояния (стрелкованием) связано влияние гиббереллина на зацветание длиннодневных растений в условиях короткого дня. Показано значение гиббереллинов для образования столонов у картофеля.

Гиббереллины, подобно ауксинам, участвуют в разрастании завязи и образовании плодов. Гиббереллины накапливаются в почках при выходе из покоящегося состояния. В соответствии с этим обработка гиббереллином вызывает прерывание покоя у почек. Сходная картина наблюдается на семенах. Показано, что при поступлении воды в сухие семена зародыш выделяет гиббереллин, который диффундирует в алейроновый слой и стимулирует образование ряда ферментов, в том числе α -амилазы. При выходе семян из покоящегося состояния в них накапливаются гиббереллины, поэтому обработка гиббереллином ускоряет процессы прорастания семян ряда растений, активируя в них работу ферментов. Вместе с тем она может заменить действие красного света при прорастании светочувствительных семян. Как уже упоминалось, под влиянием красного света содержание гиббереллинов возрастает. Все это служит подтверждением взаимосвязи между действием фитохрома и гиббереллинов.

В ряде случаев при действии гиббереллина возрастает общая масса растительного организма. Таким образом, он способствует не перераспределению питательных веществ, а общему их накоплению. Имеются данные, что гиббереллины накапливаются в хлоропластах. На свету влияние гиббереллина, внесенного извне, сказывается сильнее. Все это указывает на значение гиббереллина для регуляции процесса фотосинтеза. Данные по этому вопросу противоречивы. Однако показано, что гиббереллин усиливает процесс фотосинтетического фосфорилирования, в первую очередь нециклического, и, как следствие, основных продуктов этого процесса — АТФ и НАДФН (Н.И. Якушкина, Г.П. Пушкина). Одновременно наблюдается снижение содержания хлорофилла. Следовательно, под влиянием гиббереллина повышается интенсивность использования единицы хлорофилла, возрастает ассимиляционное число. В темноте гиббереллин воздействует лишь на растяжение клеток, не вызывая возрастания интенсивности их деления (К.З. Гамбург). Можно полагать, что в темноте гиббереллин влияет косвенно через изменение уровня содержания ауксинов. При разных проявлениях гиббереллин действует разными путями. При рассмотрении механизма действия фитогормонов мы к этому вернемся.

■ Цитокинины

Открытие цитокининов связано с обширными исследованиями по выращиванию каллуса, образовавшегося из изолированной ткани сердцевинки стебля табака





на питательной среде (Ф. Скуг и К. Миллер). Было показано, что клетки каллуса в стерильной культуре через определенный промежуток времени прекращают деление. Однако при добавлении к питательной среде производных ДНК, получающихся после ее автоклавирования, деление клеток возобновляется. В 1955 г. было выделено активное начало, вызывающее деление клеток, — 6-фурфуриламинопурин, названное кинетином. 6-фурфуриламинопурин в растениях не встречается. Однако в растениях были найдены близкие химические соединения, регулирующие процесс деления клеток, — цитокинины. Один из цитокининов, выделенный из кукурузы, был назван *зеатином*. Все известные цитокинины — это производные пуриновых азотистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами (рис. 86).

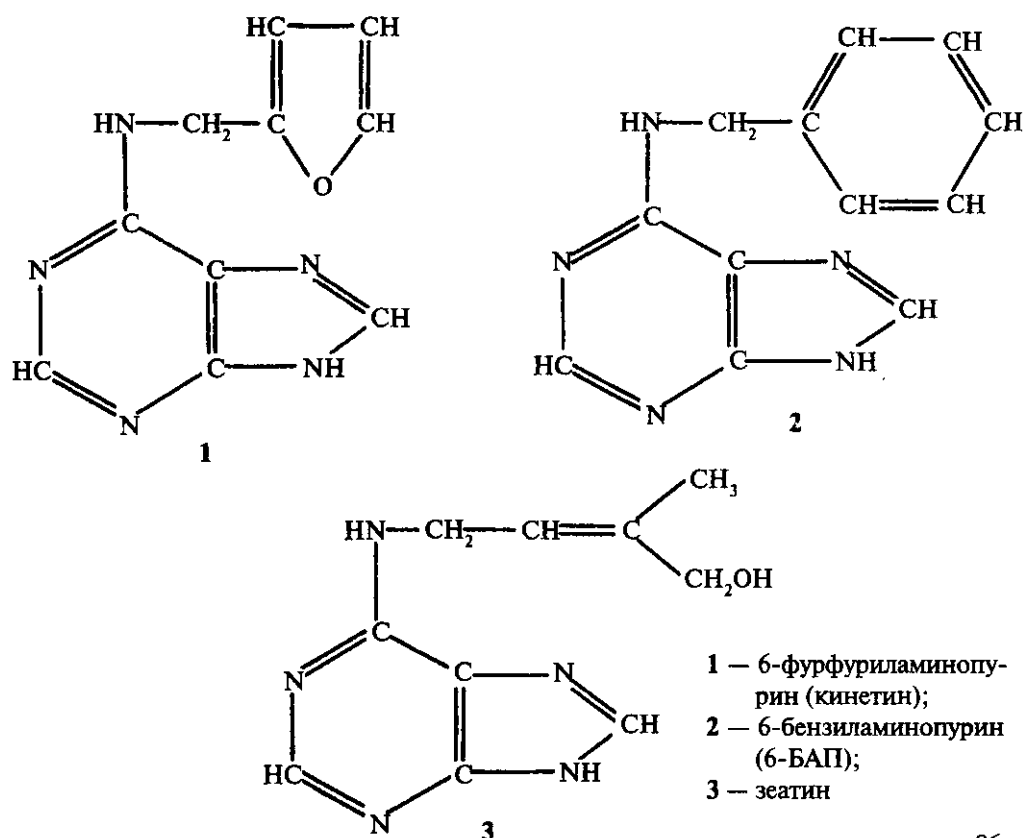


рис. 86

Структура цитокининов



Соединения цитокининового типа обнаруживаются в растениях не только в свободном состоянии, но и в составе некоторых тРНК. Богаты цитокининами клетки апикальных побегов и меристем корня. Цитокинины образуются главным образом в корнях (О.Н. Кулаева) и пассивно в виде зеатинрибозиды передвигаются в надземные органы по ксилеме. Цитокинины во многом определяют физиологическое влияние корневой системы на обмен веществ надземных органов (К. Мотес). Вместе с тем имеются данные об образовании цитокининов в семенах (зрелые зародыши) и развивающихся плодах. Нанесенные на лист синтетические цитокинины передвигаются плохо.

Долгое время вопрос о синтезе цитокининов в растении оставался не ясным. Даже высказывались предположения, что цитокинины в растениях являются продуктом жизнедеятельности бактерий, которые живут на растениях (бактерии ризосферы). Открытия последних лет позволили установить, что цитокинины синтезируются в растениях. С помощью генной инженерии в 2001 г. из *Arabidopsis thaliana* был выделен ген, кодирующий ключевой фермент синтеза цитокининов — изопентенилтрансферазу и назван *ipt*-геном. Изопентенилтрансфераза катализирует синтез зеатина и рибозидзеатина из изопентенилпирофосфата. Фермент является нестабильным, что затрудняет его изучение. Поэтому исследования ведутся путем трансформации растений *ipt*-геном с использованием Т-ДНК Ti-плазмид. Изопентениловый остаток может образовываться из мевалонóвой кислоты. Высказывается предположение, что цитокинины могут также образовываться при расщеплении тРНК. Содержание цитокининов определяется скоростью их синтеза и разложения. Распад цитокининов регулируется ферментом цитокининоксидазой.

В литературе мало данных о влиянии условий среды на образование цитокининов. Имеются сведения, что улучшение питания растений азотом усиливает образование цитокининов. Вместе с тем и для проявления действия цитокининов необходимо достаточное снабжение растения питательными веществами, особенно азотом.

Физиологические проявления действия цитокининов

Действие цитокининов, как и других фитогормонов, многофункционально. Цитокинины в первую очередь оказывают влияние на деление клеток, хотя в некоторых случаях могут регулировать и их растяжение. Особенно ярко влияние цитокининов на процессы деления проявляется на культуре изолированных тканей. На листьях целого растения показано соответствие активности цитокининов и скорости клеточных делений (А.Т. Мокроносов). Высказывается предположение, что цитокинины регулируют последнюю стадию деления, а именно цитокинез (деление самой клетки). Показано, что цитокинины стимулируют экспрессию специфического циклина и ускоряют переход от фазы g_2 к митозу. Кроме того, они активируют рост растяжением изолированных листьев и семядолей





у двудомных растений. Цитокинины также оказывают влияние на направление дифференциации клеток и тканей. Так, на стеблевом каллусе табака показано их участие в органообразовании.

Влияние цитокининов тесно связано с присутствием ауксинов. Взаимосвязь в действии этих фитогормонов проявляется по-разному. В некоторых случаях действие цитокининов требует определенной концентрации ауксинов. В других случаях проявляется антагонизм этих фитогормонов. Цитокинины способствуют пробуждению и росту боковых почек. В опытах К. Тиманна обработка пазушных почек растворами кинетина устраняла тормозящее влияние верхушечных почек, вызывая их рост. В этом случае цитокинины являются как бы антагонистами ауксинов, которые задерживают рост боковых побегов (апикальное доминирование).

Цитокинины задерживают старение листьев. Одним из показателей процесса старения является разрушение хлорофилла. Так, если срезанные листья выдерживать во влажной атмосфере, они постепенно желтеют. Анализы показывают, что в них происходит разрушение хлорофилла и белка. Обработанные цитокининами листья остаются в течение долгого времени зелеными. Цитокинины не только задерживают распад белка и хлорофилла, но и стимулируют синтез этих соединений (омолаживающее влияние). Показано усиление под действием цитокининов синтеза хлоропластных белков, в т. ч. тех, которые кодируются геномом ядра. Нельзя не отметить, что такое же омолаживающее влияние на листья проявляется при их укоренении. Это является еще одним доказательством, что цитокинины вырабатываются в корнях.

Цитокинины оказывают влияние на ультраструктуру хлоропластов. Опыты показали, что обработка кинетином ускоряет дифференциацию пластид, образование в них мембран и гран (И.Н. Свешникова, О.Н. Кулаева). Цитокинины повышают содержание хлорофилла, ускоряя образование его предшественника — протохлорофиллида. Под влиянием цитокининов усиливается интенсивность фотофосфорилирования, возрастает активность сопрягающего фактора (АТФ-синтаза) в хлоропластах, содержание АТФ увеличивается (Н.И. Якушкина, С.М. Похлебаев). Вместе с тем цитокинины активируют синтез ключевого фермента темновых реакций фотосинтеза — РБФ-карбоксилазы/оксигеназы (С.С. Повар). Интенсивность фотосинтеза у обработанных цитокинином листьев возрастает. Возможно, отчасти повышению интенсивности фотосинтеза способствует усиление оттока ассимилятов, а также изменение степени открытости устьиц. Цитокинины, подобно ауксинам, усиливают передвижение веществ к обогащенным ими тканям (аттрагирующее влияние). Так, в опытах немецких физиологов К. Мотеса и Л. Энгельбрехт показано, что аминокислоты и углеводы перетекают из необработанной половины листа к половине, которая обогащена кинетином. Это проявляется как на изолированных листьях, так и на интактных растениях. Имеются данные о стимуляции кинетином флоэмного





■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

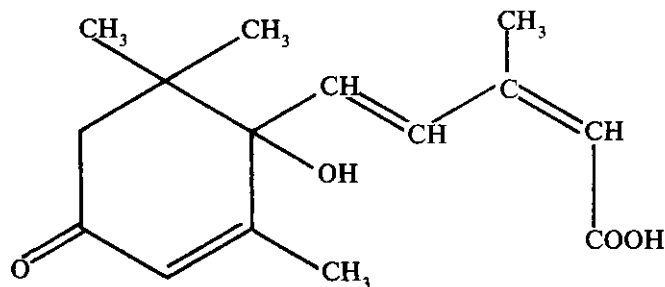
транспорта. Усиливая поглощение калия замыкающими клетками устьиц, цитокинины способствуют их открыванию.

Цитокинины влияют на азотный обмен растений, стимулируя синтез белка-фермента нитратредуктазы. В ряде исследований отмечается, что обработка растений цитокининами повышает устойчивость к различным неблагоприятным условиям среды. Подобно гиббереллинам, цитокинины способствуют выходу из покоящегося состояния спящих почек, семян, клубней. Как уже говорилось, цитокинины образуются в корнях и у клубненосных растений, передвигаясь акропетально, вызывают утолщение столонов и образование клубней.

■ Абсцизовая кислота

Открытие абсцизовой кислоты (АБК) связано с изучением двух явлений — покоя почек и опадения листьев и плодов. В 1961 г. Аддикот (США) установил, что имеются вещества, накопление которых вызывает образование отдельного слоя и опадение листьев. В это же время Ф. Уоринг (Англия) показал, что при переходе в покоящееся состояние в почках накапливаются вещества, тормозящие рост. В дальнейшем вещество, вызывающее опадение, было выделено из коробочек хлопчатника и получило название «абсцизин», от слова *abscission* — опадение, а из листьев березы — вещество, тормозящее рост, получившее название «дормин», от французского слова *dort* — спит. В дальнейшем оказалось, что это одно и то же вещество, относящееся к ингибиторам роста, которое и было названо **абсцизовой кислотой**.

По химическому строению АБК представляет оптически активный сескви-терпеноид, состоящий из трех остатков изопрена (*рис. 87*). Активной является S(+)-форма. АБК, подобно гиббереллину, с которым по химической структуре имеет много общего, образуется из мевалоновой кислоты. Существуют два пути биосинтеза абсцизовой кислоты из мевалоновой кислоты. Один, так называемый



■ *рис. 87*

Структура абсцизовой кислоты





прямой путь, через фарнезилпирофосфат (ФПФ) и непрямой, или каротиноидный. Во втором случае АБК образуется в результате деградации каротиноидов, при этом из ксантофилла образуется ингибитор ксантоксин, который затем превращается в АБК.

Основными органами синтеза АБК являются листья. АБК накапливается преимущественно в хлоропластах, и, в меньших количествах, в цитозоле и в вакуолях. При исследовании нефотосинтезирующих хлорофилл-дефектных мутантов гороха и хлопчатника оказалось, что концентрация АБК в них значительно ниже, чем в зеленых на свету. Возможен синтез и в других органах растений, в частности в корнях. Так, в опытах с меченой мевалоновой кислотой показано, что корни винограда и гороха обладают автономной способностью к образованию этого фитогормона (В.И. Кефели, Е.Н. Кислин). Транспорт АБК осуществляется в восходящем и в нисходящем направлении, как по флоэме, так и по ксилеме.

АБК содержится в различных органах растений, особенно в состоянии глубокого покоя. Она обнаружена в почках, сухих семенах, в клубнях картофеля. Показано, что содержание АБК резко повышается при недостатке азота и, особенно при водном дефиците. Так, имеются данные, что при завядании содержание АБК в листьях винограда возрастает в 40 раз. Под влиянием полива содержание АБК падает. Не только водный стресс, но и другие неблагоприятные воздействия повышают содержание АБК. При этом важно отметить высокую скорость в изменении содержания АБК в зависимости от условий. В этой связи АБК называют *гормоном стресса*. Содержание АБК повышается в почках при переходе растений в состояние покоя и уменьшается с началом ростовых процессов. Находящиеся в покое семена тоже характеризуются повышенным содержанием АБК.

Физиологические проявления действия абсцизовой кислоты

АБК тормозит процессы роста, индуцированные ИУК, цитокинином и гиббереллином. Накопление АБК приводит к снижению фотосинтетического фосфорилирования (В.Т. Старикова) и интенсивности фотосинтеза. Увеличение содержания АБК тормозит рост пазушных почек при апикальном доминировании, задерживает прорастание семян, влияет на переход в покоящееся состояние семян, почек, клубней. Обычно она накапливается перед наступлением зимних холодов, а ко времени окончания покоя ее содержание уменьшается. Ингибиторное действие АБК на прорастание семян и рост тканей в ряде случаев может сниматься обработкой гиббереллинами или цитокининами.

В некоторых случаях АБК оказывает аттрагирующее влияние в формирующихся плодах, способствуя их созреванию, и обуславливает состояние покоя семян внутри плода. АБК регулирует опадение листьев и плодов. Обработка АБК вызывает старение и опадение листьев у ряда растений. АБК способствует образованию запасных белков, выступает антагонистом в индукции гиббереллином





синтеза α -амилазы, а также вызванного цитокинином роста активности нитрат-редуктазы. Действие АБК показано на уровне регуляции экспрессии генов. Подавление его роста связано с репрограммированием генома и синтезом большого числа АБК-индуцируемых полипептидов.

Большие успехи были достигнуты в исследовании роли АБК при водном дефиците и иных стрессовых воздействиях: низкой и высокой температуре, солевом стрессе и т. д. Абсцизовую кислоту рассматривают как антистрессорный фактор, усиливающий адаптацию растений к различным неблагоприятным воздействиям. В условиях водного стресса наблюдается быстрое увеличение содержания АБК (Б. Мильборроу, Т.Н. Пустовойтова). Происходит перераспределение АБК: она транспортируется из клеток мезофилла в замыкающие клетки устьиц. При этом возрастает проницаемость мембран, что приводит к утечке ионов K^+ из замыкающих клеток, осмотическая концентрация снижается и вода выходит, устьица закрываются. Реакция закрывания устьиц на АБК является одной из самых быстрых известных реакций на действие фитогормона, так как обычно она происходит в течение 5—10 мин. Одновременно с закрытием устьиц снижается интенсивность транспирации. Мутанты, лишенные способности образовывать АБК, быстро завядают, т. к. устьица остаются открытыми. Обработка таких мутантов АБК закрывает устьица и восстанавливает тургор. Полагают, что задержка ростовых процессов при засухе также связана с накоплением АБК в клетках апекса, куда она перетекает из листьев. Наряду с уменьшением расхода воды АБК при засухе усиливает поглощение воды корневой системой, стимулирует пасокодвигание (К. Дёрфлинг). Таким образом, обработанные АБК растения в условиях водного дефицита характеризуются более высоким содержанием воды. В результате обработки АБК увеличивается способность растений восстанавливать ростовые процессы после нормализации водоснабжения (Е.Ю. Бахтенко).

Обработка АБК способствует повышению устойчивости не только к засухе, но и к другим неблагоприятным условиям: затоплению, высоким и низким температурам, морозу, солям и др. Это связано с действием АБК на водный баланс растений, фотосинтез и дыхание, обмен липидов, стабилизацией цитоскелетных структур, модификацией проницаемости клеточных мембран, торможением роста. Показано, что АБК ускоряет синтез протекторных белков, определяющих устойчивость к засухе и другим неблагоприятным условиям. На поздних стадиях эмбриогенеза наряду с повышением содержания АБК появляются специфические РНК и соответствующие белки. Это так называемые белки позднего эмбриогенеза, которые участвуют в обеспечении устойчивости к обезвоживанию. Обработка АБК повышает содержание этих белков. Имеются данные, что АБК на поздних этапах эмбриогенеза играет существенную роль в регуляции транспорта ассимилятов из оболочки семени к развивающемуся зародышу (В.В. Заякин).





Большую роль в действии АБК играют процессы фосфорилирования и дефосфорилирования, что связано с работой протеинкиназ. В опытах с инъекциями показано, что действие АБК на движение устьиц не проявляется при нарушении процессов фосфорилирования и дефосфорилирования, а также при торможении работы протеинкиназ.

■ Этилен

Этилен — это газ. Химическая формула $\text{CH}_2=\text{CH}_2$. Этилен отнесен к фитогормонам сравнительно недавно. Однако еще в 1911 г. русский ученый Д.Н. Нелюбов установил, что этилен тормозит рост стебля в длину, одновременно вызывая его утолщение и изгиб в горизонтальном направлении (тройная реакция стебля). В последующем было показано, что сочные плоды ряда растений (апельсины, бананы и др.) выделяют этилен, и что он стимулирует созревание плодов. В 1935—1937 гг. Хичкок и Циммерман в США и Ю.В. Ракитин в СССР провели большое количество исследований, показавших, что этилен — регулятор созревания плодов.

В 60-е годы показано, что спектр действия этилена значительно шире и что, подобно АБК, этот фитогормон оказывает в основном тормозящее влияние на процессы роста.

Показано, что первоначальным предшественником образования этилена является аминокислота метионин. В образовании этилена участвует ряд ферментов, из которых особое значение имеет аминокicloпропанкарбосинтаза (АЦК-синтаза), катализирующая образование 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК) — непосредственного предшественника этилена. Активность этого фермента возрастает в процессе созревания плодов, при поранении и, что самое главное, регулируется ауксином. Показано, что высокие концентрации ауксина вызывают синтез этилена. Предполагают, что происходит на уровне индукции генов АЦК-синтазы. Этилен образуется в созревающих плодах, стареющих листьях, в проростках до того, как они выходят на поверхность почвы. В растении этилен определяют с помощью биотестов или газовой хроматографии.

Физиологические проявления действия этилена

Наиболее яркое проявление действия этилена — это регуляция процессов созревания плодов. Созревание плодов — сложный процесс, включающий увеличение интенсивности дыхания (так называемое климактерическое дыхание), распад сложных соединений на более простые, размягчение тканей (распад пектиновых веществ), изменение цвета и запаха. Плоды в период созревания образуют этилен, который и регулирует все эти процессы. Ингибиторы синтеза этилена задерживают созревание плодов.

Этилен способствует увеличению толщины, но уменьшает рост в длину стебля, а также клеток, что связано с изменением ориентации микрофибрилл целлюлозы.





■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Способствует образованию отделительного слоя и опадению листьев и плодов. Образование отделительного слоя связано с появлением ферментов, растворяющих клеточные стенки, нарушением связей между клетками.

Этилен ускоряет процессы старения, тормозит рост почек, накапливается в покоящихся органах. Во многих случаях его накопление и действие связано с ауксином. Ауксин в повышенной концентрации вызывает образование этилена и, как следствие, торможение ростовых процессов. Возможно, торможение роста, вызванное высокими концентрациями ауксина, связано с накоплением этилена. Так, показано, что этилен и высокие концентрации ауксина вызывают эпинастию листьев, т. е. изменение угла наклона листа по отношению к стеблю в результате чего листья опускаются. У некоторых растений (ананасы) этилен индуцирует образование цветков. Этилен влияет на пол цветков, вызывая образование женских цветков у однодомных растений (огурец, тыква).

При затоплении растений этилен индуцирует образование корней на стебле и формирование аэренхимы — ткани стебля, по которой кислород поступает в корни. Это позволяет растениям выживать в условиях кислородного голодания корней. Кроме того, этилен индуцирует образование на стебле адвентивных корней. Эти корни не выполняют поглощающую функцию, а участвуют в снабжении побегов веществами, необходимыми для нормального функционирования, например цитокининами. Этилен участвует в реакции растений на повреждающие воздействия, в частности на патогенные микроорганизмы (грибы, бактерии, вирусы). Под действием этилена в растении синтезируются белки-ферменты, такие как хитиназа и глюканаза, которые разрушают клеточную стенку патогенов. Есть данные, что этилен индуцирует и синтез ферментов, участвующих в образовании защитных соединений, например фитоалексинов.

■ **Брассины (брасиностероиды)**

Впервые в пыльце рапса (*Brassica napus*) были обнаружены вещества, обладающие регулирующей рост активностью и названные брассинами. В 1979 г. было выделено активное начало (брасинолид) и определено его химическое строение. Для получения 4 мг кристаллического вещества было переработано 4 кг пыльцы рапса, собранной пчелами. Оказалось, что это вещество стероидной природы с молекулярной формулой $C_{28}H_{48}O_6$. В дальнейшем оказалось, что активностью обладает и ряд сходных соединений. Общее название этой группы — **брасиностероиды**.

В настоящее время известно 60 брасиностероидов. Эти соединения содержатся в различных органах растений, причем наиболее высоким содержанием отличается пыльца. Получено большое количество мутантов с нарушенным синтезом брасиностероидов. Это позволило проследить этапы их биосинтеза, выделить участвующие в нем ферменты и кодирующие их гены. Получены карликовые мутанты, рост которых нормализуется при экзогенном внесении





эпибрассинолида. Вместе с тем известны карликовые мутанты, не чувствительные к брассинам. Это связано с нарушением в системе восприятия или передачи соответствующего сигнала. В последнее время показана способность брассиностероидов к индуцированию экспрессии ряда генов, в частности регулируемых светом. Высказывается мнение, что свет осуществляет свое действие путем влияния на синтез брассиностероидов или изменения чувствительности к ним.

Было показано, что обработка брассиностероидами оказывает резкое стимулирующее влияние на увеличение длины и толщины второго междоузлия проростков фасоли, усиливая как деление, так и растяжение клеток. Опыты с мутантами подтверждают преимущественное влияние брассиностероидов на рост растяжением. Обработанные растения фасоли в дальнейшем отличались увеличенными размерами всех органов и повышенным сбором семян (Митчелл). Брассиностероиды вызывают дифференциацию ксилемы, замедляют старение и опадение листьев. Имеются данные, что с помощью обработки брассиностероидами можно повысить устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Возможно действие брассиностероидов на повышение устойчивости растений связано с усилением синтеза жасмоновой кислоты.

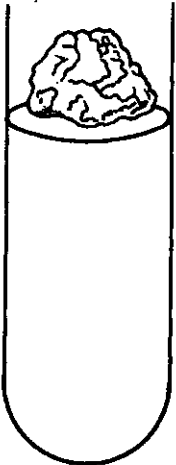
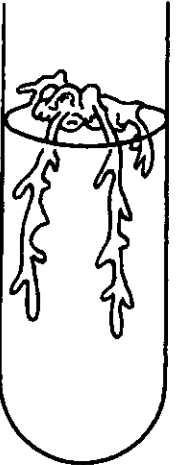
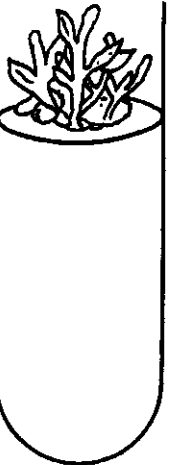
В последнее время в ряде работ указывается на значение жасмоновой кислоты как регулятора роста растений. Жасмоновая кислота образуется в растениях из мевалоновой кислоты. Синтез жасмоновой кислоты начинается в хлоропластах, продолжается в пероксисомах и заканчивается в цитоплазме. Имеются данные, что жасмоновая кислота регулирует развитие пыльцы, индуцирует созревание плодов, активирует гены, кодирующие ингибиторы протеаз. Особую роль жасмоновая кислота играет в защитных реакциях растений. Поранение и патогены индуцируют синтез жасмоновой кислоты. Жасмоновая кислота в свою очередь индуцирует синтез специфических белков фитоалексинов.

■ Взаимодействие фитогормонов

Рост растений и формообразовательные процессы регулируются определенным соотношением фитогормонов. Если бы появление каждого нового органа, каждый морфогенетический процесс требовали своего гормона, то должно было бы быть множество гормонов. Тогда как из двух или трех веществ можно создать бесчисленное множество различных соотношений. При этом появление каждого органа, направление и темпы роста будут зависеть именно от этого определенного соотношения. Это положение можно проиллюстрировать многими примерами. Так, значение соотношений между ауксином и цитокинином хорошо показано в опытах с выращиванием изолированных тканей. Увеличение в питательной среде отношения ауксин/кинетин приводит к тому, что из массы недифференцированных клеток (каллуса), выращиваемых в стерильных условиях, дифференцируется корень. Уменьшение указанного соотношения приводит к дифференциации побегов (рис. 88).





ИУК	3×10^{-6}	3×10^{-6}	3×10^{-8}
Кинетин	2×10^{-7}	2×10^{-8}	1×10^{-6}
Регенерация			

■ рис. 88

Зависимость регенерации культуры ткани сердцевины табака от соотношения фитогормонов

На разных этапах онтогенеза под влиянием различных условий внешней среды соотношение фитогормонов меняется, и именно это изменяет скорость и направление роста и морфогенеза растительных организмов. Так, у растений картофеля выявлены ключевые соотношения фитогормонов, определяющие темпы роста органов. Для стебля это отношение гиббереллина к АБК, для столонов ауксины + гиббереллины/АБК, для клубней ауксины к АБК (Т.И. Пузина). Как мы видели, отдельные фитогормоны в процессе своего образования проходят через одни и те же реакции, имеют общих предшественников. Это приводит к формированию метаболических вилок, в результате чего в зависимости от условий происходит образование одного или другого вещества (В.И. Кефели).

Нельзя также не учитывать, что одни гормоны могут оказывать влияние на ферменты, катализирующие синтез или разрушение других гормонов, и тем самым изменять их содержание. Так, известно, что под влиянием гиббереллинов содержание ауксинов растет. Как уже упоминалось, ауксин может вызывать





В настоящее время признано, что способность к росту определяется энергетическим потенциалом клетки (отношение АТФ/АДФ). При взаимодействии с мембранами фитогормоны влияют именно на поток энергии. Усиливаются процессы окислительного фосфорилирования (ауксины), фотосинтетического фосфорилирования (гиббереллины, цитокинины). Образовавшаяся после взаимодействия фитогормонов с мембранами АТФ, наряду с использованием на различные синтезы, может служить источником образования циклической АМФ (цАМФ). Последняя образуется из АТФ при участии связанного с мембранами фермента аденилатциклазы. Под влиянием цАМФ активируются ферменты протеинкиназы, катализирующие фосфорилирование белков, участвующих в сигнальных цепях и транскрипции.

Изложенный материал показывает, что под влиянием условий среды, а также в зависимости от свойств данной клетки (ее местоположения) в ней создается определенное соотношение гормонов. Это, в свою очередь, определяет разворачивание генетической программы, темпы роста, дифференциацию и развитие. Надо только учитывать, что клетка должна быть восприимчива, или компетентна, к действию фитогормонов, в частности, должна обладать соответствующими рецепторами.

■ Применение фитогормонов в практике растениеводства

Для успешного практического применения всех фитогормонов или их синтетических заменителей необходимо соблюдение определенных *условий*:

1. Фитогормоны оказывают влияние лишь тогда, когда в растении их недостаток. Это чаще всего наблюдается во время прорастания семян, цветения, образования плодов, а также когда нарушена целостность растительного организма, например, черенки, изолированные ткани. В некоторых случаях условия внешней среды препятствуют образованию гормонов, тогда этот недостаток может быть восполнен их экзогенным внесением.

2. Как уже упоминалось, клетки, ткани, органы должны быть компетентны (восприимчивы) к фитогормонам. Компетентность связана с наличием рецепторов, а также с общим состоянием внутриклеточных процессов. Клетка может быть на одной фазе роста компетентна к внесению данного фитогормона, а на другой — нет.

3. Необходимо достаточное снабжение растения водой и питательными веществами.

4. Действие всех гормонов зависит от концентрации. Избыточная концентрация вызывает не стимуляцию, а резкое торможение роста и даже гибель растений.

5. Эндогенные (естественные) фитогормоны определенным образом локализованы в отдельных компартментах (отсеках) клетки. При внесении извне распределение гормонов будет иным. В этой связи экзогенное внесение не может полностью заменить гормоны, образовавшиеся при естественном метаболизме.

В настоящее время фитогормоны применяются в следующих направлениях.



Ауксины и их синтетические заменители

1. Для усиления корнеобразования у черенков (Р.Х. Турецкая). Обработка нижних концов черенков ИУК в концентрации 50 мг/л или ее синтетическими аналогами (индолилмасляной, α -нафтилуксусной кислотой) вызывает приток к ним питательных веществ, при этом процесс корнеобразования усиливается. Этот прием широко применяется при вегетативном размножении растений.

2. Для усиления корнеобразования и восстановления корневой системы при пересадке растений. Для этого саженцы окунают в пасту из глины с добавлением ИУК или ИМК.

3. Для образования партенокарпических плодов, повышения урожая томатов и некоторых других культур. Опрыскивание цветков томатов раствором синтетических регуляторов роста типа ауксина (например, трихлорфеноксиуксусной кислотой в концентрации 50 мг/л) приводит к образованию партенокарпических бессемянных плодов. Плоды растут быстрее и характеризуются более высоким содержанием сахаров. Одновременно с усилением роста плодов в результате перераспределения питательных веществ рост вегетативных органов (пасынков) замедляется. К недостаткам этого приема следует отнести большую подверженность образующихся плодов различного рода заболеваниям.

4. Для предохранения плодов от предуборочного опадения. При большом количестве завязавшихся плодов часть их опадает до созревания. Регуляторы типа ауксина, вызывая дополнительный приток питательных веществ к плодам, препятствуют образованию отдельного слоя. Обработка деревьев проводится α -нафтилуксусной кислотой в концентрации 10 мг/л за две недели до уборки.

5. Для ускорения прорастания семян некоторых растений. Этот прием дает благоприятные результаты лишь на мелкосемянных растениях, поскольку крупные семена содержат достаточное количество собственных гормонов. Хорошие результаты получены при обработке семян сахарной свеклы ИУК в концентрации 10 мг/л.

6. В высоких концентрациях регуляторы роста типа ауксина, например 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д), могут применяться как селективные гербициды. Поскольку для разных видов растений оптимальные концентрации фитогормонов различны, то это позволяет использовать 2,4-Д в качестве селективного гербицида для борьбы с сорняками в посевах злаковых культур. Исследованиями (Ю.В. Ракитин, В.А. Земская) показано, что различная устойчивость растений к 2,4-Д связана с различиями в скорости ее детоксикации (обезвреживания) в растительном организме.

Гиббереллины

1. Под влиянием гиббереллина заметно усиливается рост стебля конопли, сахарного тростника. Увеличивается выход волокна конопли с гектара.

2. Опрыскивание в концентрации 25 мг/л повышает урожай зеленой массы кормовых бобов. Увеличивается продуктивность растений, возделываемых для получения зеленой массы. Однако урожай семян при этом снижается.





3. Обработка в концентрации 50 мг/л сортов винограда с функционально-женскими цветками вызывает образование бессемянных плодов и повышение их урожая.

4. С помощью обработки гиббереллином можно прерывать период покоя клубней картофеля, а также семян некоторых растений. В ряде случаев обработка гиббереллином заменяет процесс стратификации семян.

5. Гиббереллин заметно ускоряет процесс прорастания семян ячменя, что используется в пивоваренной промышленности при получении солода.

6. Гиббереллины сокращают ювенильный период у ряда хвойных растений. Обработка этим фитогормоном молодых хвойных деревьев способна ускорять образование стробилов.

Цитокинины

С помощью цитокининов можно:

1. Регулировать рост и морфогенез изолированных тканей. Это приобретает важное практическое значение, поскольку таким путем удастся получить большое количество тканей, содержащих лекарственные вещества, а также чистые линии (одного генетического потомства) в селекции.

2. Вызывать рост боковых побегов, снимая апикальное доминирование.

3. Задерживать процессы старения, повышать устойчивость растений к неблагоприятным условиям.

4. Усиливать женскую сексуализацию растений.

Абсцизовая кислота. Перспективной является обработка АБК для уменьшения транспирации и увеличения устойчивости растений к засухе.

Этилен. В практике этилен широко применяется для ускорения созревания плодов. Для этого зеленые, закончившие рост плоды, помещают в специальные камеры, куда периодически подается этилен.

Синтетические ингибиторы роста — ретарданты

Во многих случаях появляется необходимость задержать рост стебля с целью получения большей устойчивости растений против полегания. Это, в свою очередь, повышает урожай и облегчает уборку. Ретарданты избирательно ингибируют рост стебля благодаря торможению растяжения клеток в субапикальной зоне. Задержка роста вегетативных органов бывает также полезна для лучшего развития плодов и семян. В настоящее время синтезировано много веществ, которые обладают свойствами задерживать рост растений. Упомянем некоторые из них:

1. Хлорхолинхлорид (ССС). Этот препарат $\text{ClCH}_2\text{—N—(CH}_3\text{)CH}_2\text{Cl(CH}_3\text{)}$, задерживает рост стебля. Под влиянием СССР стебель злаков (пшеница, рожь) становится более коротким и утолщается. Усиливается развитие механических тканей стебля. В результате повышается устойчивость растения к полеганию, увеличивается урожай (Л.Д. Прусакова). Торможение роста стебля частично связано с тем, что СССР ингибирует образование гиббереллинов.



Широкое применение получили этиленпродуценты — соединения, которые после опрыскивания растений распадаются с образованием этилена. Наиболее распространенным этиленпродуцентом является 2-хлорэтилфосфоновая кислота $\text{ClCH}_2\text{CH}_2\text{PO}(\text{OH})_2$, которая при значении $\text{pH} > 4$ распадается с выделением этилена. Известно много препаратов, содержащих 2-ХЭФК: этрел, гидрел, кампозан, этефон. Этилен-продуценты применяют:

1. Для ускорения созревания плодов.
2. Для ускорения созревания и облегчения уборки томатов, яблок, облепихи, винограда, цитрусовых, поскольку ускоряется образование отделительного слоя в плодоножке.
3. Для усиления отделения латекса у каучуконосных деревьев гевеи, ускорять выделение живицы у сосны.
4. Для ускорения опадения листьев — дефолиации. Дефолиация облегчает условия машинной уборки ряда культур, например хлопчатника.
5. Для индукции цветения манго, авокадо, ананасов и других культур.
6. Обработка этрелом растений огурца вызывает преимущественное образование женских цветков.
7. Для борьбы с полеганием зерновых культур в посевах, например, ржи и ячменя, поскольку этиленпродуценты способствуют формированию укороченного толстого стебля.

10. РОСТОВЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ. ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ

При рассмотрении особенностей роста необходимо учитывать, что все органы растительного организма взаимосвязаны и оказывают влияние друг на друга. Зависимость роста одной ткани от другой или роста одного органа от другого называют коррелятивным ростом. Корреляции роста проявляются на разных уровнях. Рост и дифференциация каждой клетки зависят от окружающих ее клеток и тканей. Именно поэтому клетка, выделенная из ткани, растет и дифференцируется по иному пути. Явление корреляции проявляется и на уровне отдельных тканей. Так, дифференциация ксилемы ускоряется в присутствии меристематических клеток. Деление камбиальных клеток происходит наиболее интенсивно в зоне, расположенной непосредственно под листом. Особенно ясно взаимодействия (корреляции) проявляются при рассмотрении роста отдельных органов растения. Наблюдается взаимозависимость между ростом стебля и корня.

Часто рост главного побега оказывает влияние на рост боковых. В одних случаях под влиянием главного побега происходит только замедление роста боковых побегов (томаты), в других — полное его прекращение (подсолнечник). Боковые почки растения при интенсивном росте верхушечной могут на протяжении всего вегетационного периода оставаться в покоящемся состоянии, однако





достаточно удалить верхушечную почку, чтобы боковые начали интенсивно расти. Сходное положение можно наблюдать и на корневой системе. Удаление кончика корня вызывает его усиленное ветвление. Торможение роста боковых побегов верхушечным органом называют *апикальным доминированием*. Оно ярко проявляется и у древесных растений. Можно привести и другие примеры взаимного влияния органов. Так, удаление цветков стимулирует рост вегетативных органов. Удаление боковых побегов (пасынков) вызывает усиленный рост плодов и др.

Ростовые корреляции широко используются в практике растениеводства. Благоприятное влияние таких приемов, как прищипывание кончика корня при высадке рассады овощных культур, пасынкование (удаление боковых побегов) томатов, чеканка (удаление верхушки) хлопчатника основано на корреляционных эффектах.

Основное значение в обеспечении взаимного влияния органов растения принадлежит гормонам, в особенности соотношению ауксинов и цитокининов. Как уже упоминалось, действие ауксина зависит от концентрации. По данным Тиманна, одна и та же концентрация ауксина стимулирует рост верхушечного побега и подавляет рост боковых почек. Ауксины, образовавшиеся в верхушечной почке, передвигаясь вниз, тормозят рост боковых почек. Удаление верхушки побега приводит к уменьшению концентрации ауксинов в боковых почках, в результате чего они трогаются в рост. Если вместо удаленной верхушки на срез нанести пасту, содержащую гетероауксин (ИУК), то рост боковых почек приостанавливается. Этот эксперимент ясно показывает значение ауксинов в явлениях апикального доминирования. Однако причина тормозящего влияния ауксинов остается невыясненной. В последнее время высказывается предположение, что под влиянием ауксинов накапливается этилен, и это вызывает торможение роста.

Большую роль во взаимодействии органов играют и цитокинины. Как уже упоминалось, действие цитокининов в этом отношении противоположно ауксинам. Возможно, что боковые почки не растут из-за недостатка цитокининов. Определенное значение имеет накопление в покоящихся почках ингибиторов роста (В.И. Кефели). Кроме этилена здесь может играть роль накопление АБК. Нельзя не учитывать также баланса питательных веществ, складывающегося в растительном организме. Естественно, что удаление одних органов вызывает усиленный приток питательных веществ к другим. Таким образом, явление апикального доминирования зависит, по-видимому, от разных причин, как гормональных, так и трофических.

Циркадные ритмы. Как известно, для растений характерны ритмические колебания некоторых процессов. В естественных условиях ритм этих процессов синхронизирован с суточным, 24-часовым. Такие ритмы получили название циркадных циклов. Ритмические колебания проявляются в скорости роста,





митотической активности, движении листьев у ряда растений (фасоль, клевер) и в других процессах. В естественной обстановке ритмы подгоняются к определенной суточной смене условий (день, ночь). Однако они сохраняются долгое время и в постоянных условиях среды (например, в темноте). В качестве примера можно привести «сон» листьев некоторых растений (клевер). При выдерживании в темноте листья клевера продолжают ритмические движения с периодом около 23 ч. Это привело к выводу, что растительный организм, так же как и животный, может измерять время, т. е. существуют биологические часы (Е. Бюннинг).

Измерение времени может осуществляться в организме по типу песочных часов. Это устройство, при котором время измеряется как интервал, требующийся для протекания какого-то процесса, идущего с постоянной скоростью. Это может быть накопление массы растения (возраст) или накопление какого-то вещества (гормона или соотношения гормонов). Второй возможный механизм измерения времени — по типу маятника-осциллятора по ритмическим колебаниям, которые проходят через определенные промежутки времени. У организмов это могут быть две обратимые реакции — образование того или иного вещества, ритмически изменяющегося. Однако показано, что биологические часы в большинстве случаев независимы от температуры. В связи с этим полагают, что в основе биологических часов лежат какие-то физические процессы. Это может быть изменение свойств мембран или фотохимические превращения: $\Phi_k - \Phi_{лк}$. Возможно, именно эти механизмы лежат в основе измерения времени цветения.

■ ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

ТРОПИЗМЫ И НАСТИИ

Растительный организм обладает способностью к определенной ориентировке своих органов в пространстве. Реагируя на внешние воздействия, растения меняют ориентировку органов. Различают движения отдельных органов растения, связанные с ростом — ростовые и с изменениями в тургорном напряжении отдельных клеток и тканей — тургорные.

Ростовые движения, в свою очередь, бывают двух типов: *тропические движения*, или *тропизмы*, — движения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора внешней среды (света, силы земного притяжения и др.); *настические движения*, или *настии*, — движения, вызванные общим диффузным изменением какого-либо фактора (света, температуры и др.). В зависимости от фактора, вызывающего тропические движения, различают геотропизм, фототропизм, хемотропизм, тигмотропизм, гидротропизм (*рис. 89*).

Геотропизм — движения, вызванные односторонним влиянием силы тяжести. Если положить проросток горизонтально, то через определенный промежуток времени корень изгибается вниз, а стебель — вверх. Еще в начале XIX в.



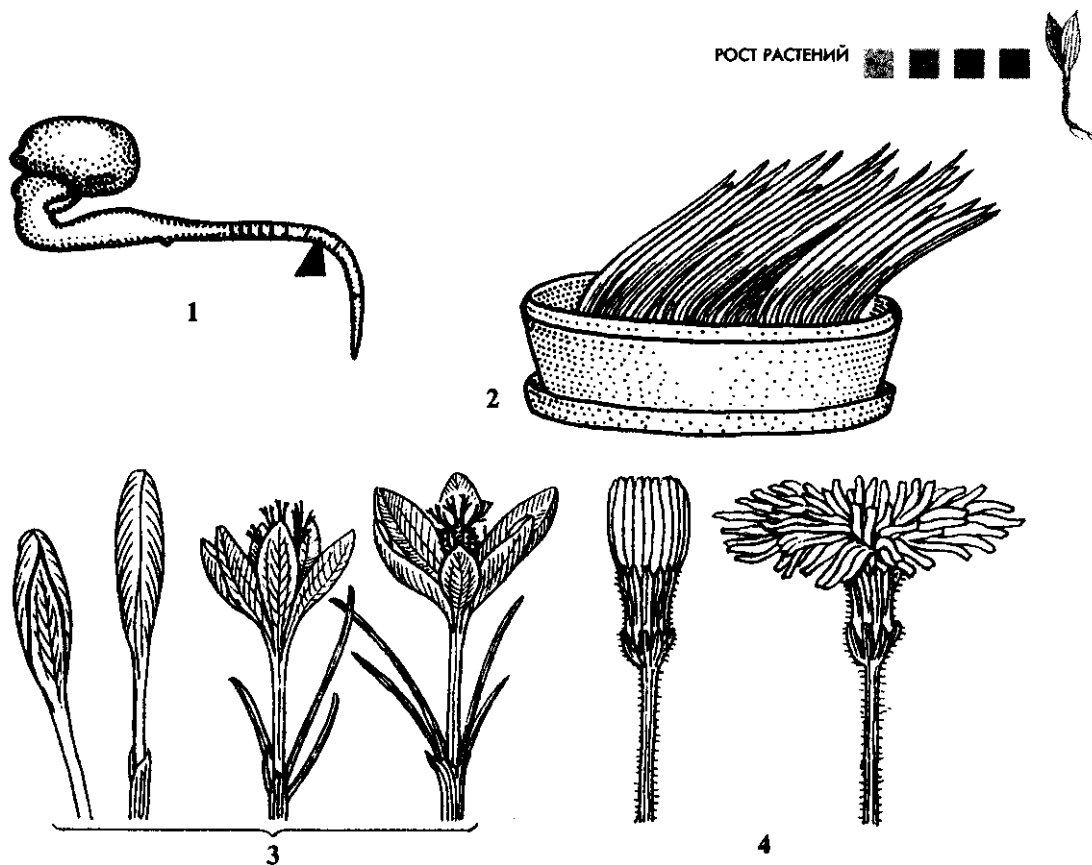


рис. 89

Тропизмы и настии:

1 — геотропизм; 2 — фототропизм; 3 — термонастии; 4 — фотонастии

был изобретен прибор клиностаг. В этом приборе проросток в горизонтальном положении привязывается к вращающейся оси. Благодаря этому сила притяжения действует попеременно на нижнюю и верхнюю стороны проростка. В этом случае рост проростка идет строго горизонтально и никаких изгибов не наблюдается. Эти опыты доказали, что изгибы стебля и корня связаны с односторонним действием силы земного притяжения. Изгиб корня вниз (по направлению действия силы притяжения) называют положительным геотропизмом.

Геотропическая реакция — «пороговое» явление, т. е. геотропический изгиб происходит лишь при достижении раздражителем какого-то определенного уровня. Количество раздражителя равно силе гравитации, умноженной на время. Для того чтобы произошел изгиб, проросток должен быть выдержан в горизонтальном положении определенное время (время презентации). Если проростки выдержать



это время в горизонтальном положении, а затем поместить вертикально, то все равно изгиб произойдет. При строго горизонтальном положении проростка время презентации наименьшее. Чем ближе положение проростка к вертикальному, тем больше время презентации. Это понятно, так как сила земного притяжения наибольшая при горизонтальном положении. Время презентации составляет примерно 3—5 мин. Время, необходимое для проявления изгиба, — 45—60 мин. Направление геотропической реакции может изменяться в процессе роста организма, а также в зависимости от условий среды. Так, для цветоножки мака до распускания бутона характерен положительный геотропизм, а после распускания цветков — отрицательный. При пониженной температуре отрицательный геотропизм стебля может переходить в диагеотропизм (стелющиеся формы).

Фототропизм — движения, вызванные неравномерным освещением разных сторон органа. Если свет падает с одной стороны, стебель изгибается по направлению к свету — положительный фототропизм. Корни обычно изгибаются в направлении от света — отрицательный фототропизм. Ориентировку пластинок листьев перпендикулярно к падающему свету (при большой интенсивности света) называют *диафототропизмом*. Для восприятия одностороннего освещения также необходимо определенное время презентации, которое зависит от силы одностороннего освещения.

В зависимости от возраста растения и от условий среды направление фототропических изгибов может меняться. Так, у настурции до цветения для стебля характерен положительный фототропизм, а после созревания семян — отрицательный.

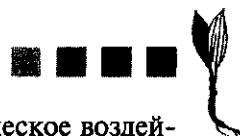
Хемотропизм — это изгибы, связанные с односторонним воздействием химических веществ. Хемотропические изгибы характерны для пыльцевых трубок и для корней растений. Если пыльцу положить на предметное стекло в среду, содержащую сахарозу, и одновременно поместить туда кусочек завязи, все пыльцевые трубки в процессе роста изогнутся по направлению к завязи.

Корни растений изгибаются по направлению к питательным веществам. Если питательные вещества не перемещаны со всей почвой, а распределяются отдельными очагами, корни растут по направлению к этим очагам. Такая способность корней определяет большую эффективность гранулированных удобрений. Корни растут по направлению к отдельным гранулам, содержащим питательные вещества. При таком способе внесения питательных веществ создается также повышенная концентрация их около корня, что обуславливает их лучшую усвояемость.

Гидротропизм — это изгибы, происходящие при неравномерном распределении воды. Для корневых систем характерен положительный гидротропизм.

Аэротропизм — ориентировка в пространстве, связанная с неравномерным распределением кислорода. Аэротропизм свойствен в основном корневым системам.





Тигмотропизм — реакция растений на одностороннее механическое воздействие. Тигмотропизм свойствен лазающим и вьющимся растениям.

Настические движения бывают двух типов: *эпинастии* — изгиб вниз и *гипонастии* — изгиб вверх. В зависимости от фактора, вызывающего те или иные настические движения, различают термонастии, фотонастии, никтинастии и др.

Термонастии — движения, вызванные сменой температуры. Ряд растений (тюльпаны, крокусы) открывают и закрывают цветки в зависимости от температуры. При повышении температуры цветки раскрываются (эпинастические движения), при снижении температуры закрываются (гипонастические движения).

Фотонастии — движения, вызванные сменой света и темноты. Цветки одних растений (соцветия одуванчика) закрываются при наступлении темноты и открываются на свету. Цветки других растений (табака) открываются с наступлением темноты.

Никтинастии («никти» — ночь) — движения цветков и листьев растений, связанные с комбинированным изменением, как света, так и температуры. Такое комбинированное воздействие наступает при смене дня ночью. Примером являются движения листьев у некоторых бобовых, а также у кислицы.

К ростовым движениям относятся и круговые движения концов молодых побегов и кончиков корней относительно оси. Такие движения называют круговые нутации. Примерами являются движения стеблей вьющихся растений (хмель), усиков лазающих растений. Это необходимо для поиска опоры при движении к свету стеблей.

Тургорные движения. Не все настические движения относятся к ростовым. Некоторые связаны с изменением тургора. К ним относятся никтинастические движения листьев. Так, для листьев многих растений характерны ритмические движения — у клевера наблюдается поднятие и складывание листочков сложного листа ночью. Этот тип движений связан с изменением тургора в специализированных клетках листовых подушечек.

Сеймонастии — движения, вызванные толчком или прикосновением, например движение листьев у венеериной мухоловки или у стыдливой мимозы. В результате прикосновения листья мимозы опускаются, а листочки складываются. Реакция происходит чрезвычайно быстро, спустя всего 0,1 с. При этом раздражение распространяется со скоростью 40—50 см/с. Сеймонастические движения листьев мимозы могут происходить и под влиянием местных тепловых, электрических или химических воздействий. Эти движения связаны с потерей тургора нижней стороны листа. Значение подобной двигательной реакции заключается в предотвращении повреждений от ливневых дождей и сильных ветров.

Автонастии — самопроизвольные ритмические движения листьев, не связанные с какими-либо изменениями внешних условий. Так, листья тропического растения десмидиум претерпевают ритмические колебания.





■ ■ ■ ■ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА РОСТОВЫХ ДВИЖЕНИЙ РАСТЕНИЙ.

Все движения растений приводят к определенной ориентировке органов в пространстве. Они выработались в процессе эволюции как приспособление к лучшему использованию света, питательных веществ и других условий среды. Так, отрицательный геотропизм и положительный фототропизм стебля позволяют растению выносить листья к свету. Рост корня вниз и уклонение от света способствуют углублению его в почву и лучшему использованию питательных веществ. Изменение направления роста стебля при пониженной температуре приводит к образованию более устойчивых стелющихся форм. Открывание и закрывание цветков в определенные периоды суток является приспособлением к лучшему опылению.

В основе всех ростовых движений лежит неравномерный рост разных сторон органа. При геотропических изгибах у стебля быстрее растет нижняя, а у корня верхняя сторона. При положительном фототропическом изгибе стебля быстрее растет затененная сторона и т. д. Эпинастические движения связаны с разрастанием морфологически верхней стороны органа листа или лепестка цветка, а гипонастические — с разрастанием морфологически нижней стороны. Все указанные движения характерны лишь для молодых органов, не потерявших еще способности к росту, и в таких условиях, в которых ростовые процессы осуществимы.

В 1928 г. Н.Г. Холодный и Ф. Вент выдвинули гормональную теорию тропизмов, которая в дальнейшем была подтверждена многочисленными экспериментами. Согласно этой теории, при нормальном освещении и вертикальном положении проростка ток гормона (ауксина), вырабатываемого в верхушке органа, распределяется равномерно. Следствием этого является равномерный рост. При одностороннем освещении либо при горизонтальном положении ауксин распределяется неравномерно, результатом чего является неравномерный рост и изгиб органа. Так, в случае одностороннего освещения стебля ауксин концентрируется на затененной стороне, благодаря чему она растет быстрее, и стебель изгибается в сторону света. Результаты экспериментов показывают роль в фототропизме точки роста — место, где происходит восприятие света и синтез ауксина. Показано, что декапитированные колеоптили только через 3 ч возобновляют способность реагировать на одностороннее освещение.

Для проявления реакции на неравномерное освещение (фототропизм) должен существовать какой-то фоторецептор. Природа такого фоторецептора (пигмента) окончательно не установлена. Однако изучение спектра действия показало, что наиболее эффективным для проявления фототропизма является синий свет. Полагают, что фоторецептором в этом случае является флавопротеин. *Флавопротеин* — это фосфорилированная протеинкиназа, которая стимулируется синим





светом. Спектр действия активирования синим светом этой киназы совпадает со спектром действия активации фототропизма. Одностороннее восприятие света фоторецептором вызывает электрическую поляризацию тканей, градиент фосфорилирования и, как следствие, отклонение тока ауксинов и повышение их концентрации на затененной стороне.

Под влиянием силы земного притяжения при горизонтальном положении проростка ауксин концентрируется на нижней стороне органа. Это приводит к быстрому росту нижней стороны стебля, и он изгибается вверх. Ауксин концентрируется также и на нижней стороне корня. Однако оптимальная концентрация ауксина для корня примерно в 1000 раз ниже, чем для стебля. Из-за этого увеличение концентрации ауксина на нижней стороне корня приводит к торможению ее роста, и корень изгибается вниз. Необходимо указать, что тормозящее влияние высоких концентраций ауксина, возможно, является результатом накопления под его влиянием этилена.

Важным объектом исследования геотропизма являются мутанты, которые не реагируют на земное притяжение — агравитропы. Исследования мутантов подтверждают гипотезу Холодного—Вента о том, что ауксин является необходимым условием гравитропизма. В отличие от фототропизма при геотропизме все части растения одинаково воспринимают силу тяжести.

Вместе с тем появляются данные, что в осуществлении геотропических движений большую роль играют ингибиторы роста, прежде всего абсцизовая кислота. В экспериментах с корнями кукурузы было показано, что источником ингибиторов роста является корневой чехлик. Под влиянием гравитации ингибиторы роста, образовавшиеся в корневом чехлике, накапливаются на нижней стороне горизонтально расположенного корня, и, как следствие, рост нижней стороны тормозится, корень изгибается вниз. Таким образом, корневой чехлик не только воспринимает раздражение, но и отвечает за образование и распределение гормональных веществ.

Существуют различные гипотезы, объясняющие первичный механизм восприятия геотропического раздражения. Согласно одной из них, под влиянием одностороннего действия силы тяжести в клетках апикальной зоны (для корней в корневом чехлике) происходит перемещение более тяжелых частиц — статолитов (главным образом крахмальные зерна или, точнее, амилопласты). Под влиянием одностороннего воздействия земного притяжения статолиты скапливаются на одной стороне органа. Крахмальные зерна присутствуют почти во всех геотропически чувствительных тканях. Интересно, что в результате голодания крахмальные зерна исчезают, и геотропическая чувствительность не проявляется. Мутанты кукурузы, характеризующиеся меньшим содержанием амилопластов, обладают меньшей геотропической чувствительностью. Имеются данные, что перемещающиеся статолиты оказывают давление на мембраны клеток нижней стороны органа. Под электронным микроскопом можно наблюдать сжатие





цистерн эндоплазматического ретикулума. Можно предполагать, что именно скопление статолитов на нижней стороне органа, в свою очередь, вызывает передвижение веществ, регулирующих рост, что и приводит к неравномерному росту и изгибу.

Однако в некоторых случаях геотропическая чувствительность сохраняется и при отсутствии амилопластов. Это показано на лишенных крахмала мутантах, а также на организмах, не имеющих статолитов, например, зеленой водоросли хара. Предполагают, что у этой водоросли вместо статолитов реагируют микрофиламенты и сила тяжести воспринимается всей цитоплазмой. Возможно, что в этих случаях роль статолитов выполняют другие частицы (митохондрии, диктиосомы). Выдвинута также гипотеза, согласно которой геотропическую реакцию контролирует плазматическая мембрана, которая связывает кальциевыми каналами цитоскелет и клеточную стенку. Эти каналы реагируют на силу тяжести, в результате изменяется и возникает новый порядок взаимосвязи между цитоскелетом и клеточной стенкой. Эта модель объясняет, почему хара и лишенные крахмала мутанты арабидопсиса реагируют на силу тяжести.

■ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОКОЯ РАСТЕНИЙ



Рост растений не является непрерывным процессом. У большинства растений время от времени наступают периоды резкого замедления или даже почти полной приостановки ростовых процессов, периоды покоя. В покоящееся состояние может вступать как растительный организм в целом, так и отдельные его части (семена, корни, клубни). В некоторых случаях растительный организм может находиться в растущем состоянии, а отдельные почки — в покоящемся (спящем). Переход растения или его отдельных органов в покоящееся состояние, прежде всего, является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий. В большинстве районов земного шара наблюдается периодическое наступление времен года, неблагоприятных для растений. Это периоды низкой температуры или пониженной влажности. В этих случаях растение сохраняет жизнеспособность лишь при условии перехода в состояние покоя. Переход в покоящееся состояние часто сопровождается утратой (опадением) отдельных органов (листьев) или даже целых побегов. Именно в таком состоянии многолетние растения переживают зимний период. Таким образом, переход растения в покоящееся состояние предохраняет его от гибели под влиянием мороза или сильной засухи.

Однако покой — это не только защитная реакция организма против неблагоприятных условий. Растения переходят в покоящееся состояние и при наличии всех условий, необходимых для роста. Временная приостановка ростовых процессов характерна и для тропических растений, несмотря на благоприятные условия в течение целого года. Если растение не прошло периода покоя, в последующем





темпы роста его снижаются, ухудшается плодоношение. После периода покоя рост растений усиливается. Таким образом, в период покоя, по-видимому, происходят определенные изменения, подготавливающие последующий рост. Все сказанное позволяет считать, что *период покоя* — не только приспособление к неблагоприятным условиям, но и необходимое звено онтогенеза растений.

Различают покой вынужденный и глубокий. Эти виды покоя находятся в разной зависимости от внешних условий. *Вынужденный покой* вызван неблагоприятными условиями. Обычно растительный организм вступает в вынужденный покой при отсутствии какого-то фактора, необходимого для ростовых процессов. Как только этот фактор изменяется в благоприятном направлении, ростовые процессы возобновляются. Сухие семена не прорастают до тех пор, пока не будет достаточного количества воды. Некоторым семенам для прорастания необходим свет. Весной почки не распускаются, пока температура не поднимется до определенного предела. Таким образом, растение или орган, как только будут обеспечены всеми необходимыми условиями для роста, легко выходят из вынужденного покоя.

Растения или органы, находящиеся в *глубоком покое*, не переходят к росту даже при наличии благоприятных условий. Из глубокого покоя растительные организмы выходят лишь по окончании определенных физиолого-биохимических изменений, подготавливающих последующий рост. Вынужденный и глубокий покой могут совпадать во времени. Характер покоя различен, различны и части растения, впадающие в состояние покоя. Однако есть и общие черты, характеризующие покоящееся состояние. Это отсутствие видимого роста. В период покоя может происходить скрытый рост. Так, наблюдения показывают, что в зимний период почки несколько увеличиваются в размерах. Наряду с замедлением роста в период покоя уменьшается интенсивность всех процессов обмена.

■ ПОКОЙ СЕМЯН

Покой семян может быть вызван рядом внешних и внутренних факторов. Семена могут быть в состоянии вынужденного и глубокого покоя.

Процесс прорастания семян проходит ряд этапов (с. 320), причем первые этапы не сопровождаются видимыми проявлениями роста и требуют определенных условий. Однако иногда бывает, что все условия соблюдены, а семена не прорастают. Это может быть связано с различными причинами.

Семена многих растений, особенно относящихся к семейству бобовых, отличаются твердой оболочкой, непроницаемой для воды и кислорода. В зависимости от условий, в которых образуются семена, проницаемость их оболочки меняется. Например, семена белого клевера, формирующиеся в жаркий и сухой период, как правило, имеют твердую оболочку, плохо проницаемую для воды. Наоборот, при влажной погоде формируются семена с мягкой, хорошо проницаемой оболочкой. Семена некоторых растений имеют оболочку, проницаемую для воды, но





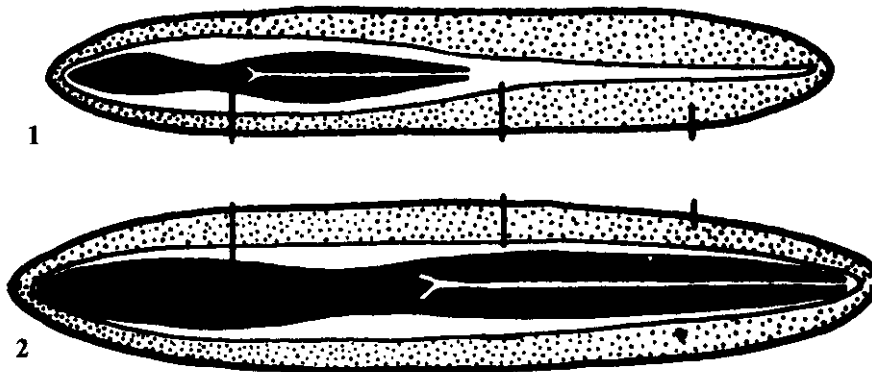
■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

непроницаемую для газов. Это хорошо показано на семенах дурнишника. Плод этого растения имеет две семянки. Расположенная внизу семянка прорастает в первый год, верхняя — не ранее чем через год. Оказалось, что семенная кожура верхней семянки плохо проницаема для кислорода. На протяжении года семенная оболочка верхней семянки разрушается микроорганизмами, и семена прорастают.

Повышенная концентрация кислорода стимулирует раннее прорастание семян овсяга и некоторых других растений. Причина положительного влияния кислорода на прорастание семян может быть двойкой. С одной стороны, кислород необходим для поддержания на достаточном уровне процесса дыхания, а с другой — для окисления веществ, тормозящих процесс прорастания. Наконец, бывают случаи, когда твердая семенная оболочка задерживает рост самого зародыша. Если семена не прорастают из-за твердой оболочки, можно считать, что они находятся в состоянии вынужденного покоя.

Однако у многих видов растений семена сразу после их созревания не способны к прорастанию, так как находятся в состоянии глубокого покоя, которое, в свою очередь, может быть связано с несколькими причинами. У некоторых растений ко времени высвобождения семян из плодов зародыш еще недоразвит. Развитие зародыша продолжается в семени. В этом случае семена становятся способными к прорастанию только после определенного промежутка времени и при наличии соответствующих условий (рис. 90).

Большое значение в поддержании состояния глубокого покоя имеет наличие ингибиторов роста, которые могут содержаться как в самих семенах (в оболочке, эндосперме), так и в мякоти плодов. Именно благодаря наличию ингибиторов семена не прорастают внутри сочных плодов. Одновременно с повышенным

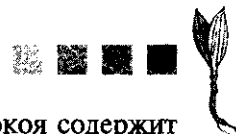


■ рис. 90

Развитие зародыша в период дозревания семян (*Fraxinus excelsior*):

1 — после уборки; 2 — через 6 месяцев хранения





содержанием ингибиторов роста семя в состоянии глубокого покоя содержит крайне мало фитогормонов, таких, как гиббереллины и цитокинины. При работе с арабидопсисом были получены мутанты с разной степенью покоя, который мог быть прерван охлаждением. Показано, что накапливают семена, обладающие способностью перехода в покой, АБК. Поэтому переход в покой сопровождается увеличением АБК и уменьшением гиббереллинов и цитокининов.

Согласно данным американского физиолога А. Кана, семена выходят из состояния глубокого покоя (способны к прорастанию) в том случае, если в них отсутствуют ингибиторы роста и присутствует фитогормон гиббереллин. В присутствии ингибиторов роста для выхода из покоя необходимо наличие уже двух фитогормонов — гиббереллина и цитокинина (табл. 9). Особенное значение среди ингибиторов прорастания семян имеет АБК. Показано, что в сухих семенах содержание АБК высокое и по мере прорастания оно убывает. При намачивании семян АБК вымывается, и это ускоряет прорастание. Таким образом, покой и прорастание семян регулируются соотношением фитогормонов. Особенное значение имеет соотношение гиббереллины/АБК.

Таблица 9

Гормональный контроль покоя и прорастания семян (по Кану)

Гиббереллин	Цитокинин	Ингибитор	Результаты действия гормонов
+	—	—	Прорастание
+	+	—	Прорастание
+	+	+	Прорастание
—	—	+	Покой
—	—	—	Покой
—	—	+	Покой
—	+		Покой
—	+	+	Покой

У ряда растений созревшие семена становятся способными к прорастанию только после определенного периода, в течение которого в них происходят сложные биохимические процессы (послеуборочное дозревание). В природе период послеуборочного дозревания длится обычно в течение всей зимы. Это имеет большое приспособительное значение: именно благодаря этому семена прорастают тогда, когда создаются благоприятные условия для их последующего роста.





■ ПОКОЙ ПОЧЕК,

Процессы роста сосредоточены в почках, поэтому они в первую очередь и вступают в покоящееся состояние. В состоянии покоя могут находиться не все почки, расположенные на данном растении, а лишь отдельные. Покоящиеся почки (глазки) характерны не только для всего организма, но и для его отдельных частей (клубней, корневищ).

Само покоящееся состояние почек приходится на период пониженных температур, и, следовательно, изменения, подготавливающие дальнейший рост, обычно также бывают при пониженных температурах. Вступление же в период покоя происходит еще при достаточно высоких температурах. По-видимому, сигналом для вступления в покой служит определенное соотношение дня и ночи (определенный фотопериод). Растения вступают в покой под влиянием укороченного дня и выходят из него под влиянием длинного дня. Фотопериодическая реакция в случае вступления почек в покой сходна с фотопериодической реакцией, обуславливающей цветение растений (с. 391). Так, оказалось, что именно длительность темного периода (длинная ночь) определяет вступление растений в период покоя. Органом, воспринимающим фотопериодический стимул, являются или листья, или, у некоторых растений, почки.

Под влиянием укороченного дня в растении вырабатываются ингибиторы роста (абсцизовая кислота, этилен, фенольные соединения), что и вызывает замедление физиологических процессов в почках. Одновременно происходит уменьшение содержания таких фитогормонов, как гиббереллины. Противоположные изменения характерны для почек, переходящих из покоящегося состояния к росту: накопление ауксинов, гиббереллинов и исчезновение ингибиторов (В.И. Кефели, Р.Х. Турецкая). Поскольку фитогормоны и ингибиторы имеют общих предшественников, то в зависимости от условий (длины дня, температуры) может осуществляться преимущественное образование или ингибиторов роста (абсцизовой кислоты, этилена, фенольных соединений), или таких фитогормонов, как ауксин, гиббереллины, цитокинины. Продолжительность периода покоя связана со скоростью разрушения ингибиторов роста.

Покоящиеся почки растения характеризуются сниженным метаболизмом. Однако в них идут определенные процессы обмена, в частности не прекращается процесс дыхания. Имеются данные, что в этот период происходит накопление предшественников нуклеиновых кислот, идет определенная дифференциация клеточных структур. Именно это подготавливает последующую активацию ростовых процессов.

Одновременно при вступлении в период покоя происходит ряд процессов, повышающих устойчивость клеток к неблагоприятным условиям. Так, по данным П.А. Генкеля, при переходе в глубокий покой в клетках происходит процесс обособления цитоплазмы. Это выражается в том, что плазмодесмы втягиваются





внутри клеток, а плазмалемма отстает от клеточной оболочки. Поверхность цитоплазмы часто покрывается слоем липидов. Вязкость цитоплазмы возрастает. Благодаря отставанию цитоплазмы от клеточной оболочки скорость плазмолиза возрастает, несмотря на то что ее вязкость увеличивается. Процесс обособления цитоплазмы вызывает нарушение связей между клетками, что, в свою очередь, приводит к снижению интенсивности процессов обмена. Отставание цитоплазмы от клеточных оболочек, а также накопление липидов в поверхностном слое делают ее более устойчивой.

■ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПОКОЯ

Регулирование процессов покоя имеет практическое значение в растениеводстве. Когда семена не прорастают из-за наличия твердой оболочки, то хорошие результаты дает механическое перетирание (с песком) или обработка сильными химическими реагентами (серная кислота, ацетон, спирт). Нарушение твердой оболочки семян с помощью различных воздействий называют *скарификацией*. Для того чтобы проросли семена, находящиеся в состоянии глубокого покоя, необходимо их подвергнуть определенным воздействиям, в частности выдержать при пониженной температуре (стратификация). При этом семена в большинстве случаев должны быть во влажном состоянии. Для семян некоторых растений необходимо подсушивание. Так, всхожесть семян кукурузы возрастает по мере того, как в них падает содержание воды. Подсушивание необходимо для прорастания семян томатов. Как уже упоминалось, семена некоторых растений требуют облучения светом. Особенное значение имеет красный свет. Показано, что понижение температуры и освещение красным светом повышают содержание гиббереллинов и цитокининов.

В покоящихся клетках геном находится в репрессированном состоянии. Для того чтобы перейти в растущее состояние, необходима дерепрессия определенных участков генома, что, по-видимому, может осуществляться фитогормонами. Показано, что обработка гиббереллином в ряде случаев прерывает покоящееся состояние. Так, обработка семян гиббереллином может заменить как пониженную температуру, так и облучение красным светом и вызвать выход семян из покоящегося состояния. К методам выведения почек растения из состояния покоя относится погружение веток растения в теплую воду и выдерживание их в парах серного эфира. Эти методы широко используются для того, чтобы вызвать распускание и цветение различных растений в зимнее время, когда растение находится в состоянии глубокого покоя.

Известно, что свежесобранные клубни картофеля находятся в состоянии глубокого покоя. Обработкой различными химическими веществами, в частности этиленхлоргидрином или тиомочевинной, можно вывести почки клубня картофеля из покоящегося состояния. Для хранения клубней картофеля бывает полезно





задержать их в покоящемся состоянии, что достигается обработкой метиловым эфиром α -нафтилуксусной кислоты.

■ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

На протяжении всей жизни, т. е. онтогенеза, растение растет и развивается. **Развитие** — ход качественных последовательных изменений структуры, который проходит организм от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти. Общая схема развития каждого организма запрограммирована в его наследственной основе.

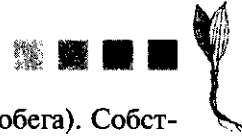
Растения резко различаются по продолжительности жизни. Известны растения, которые заканчивают свой онтогенез на протяжении 10—14 суток (эфемеры). Вместе с тем существуют растения, продолжительность жизни которых исчисляется тысячелетиями (секвойи). Независимо от продолжительности жизни все растения можно разделить на две группы: *монокарпические*, или плодоносящие один раз, и *поликарпические*, или плодоносящие многократно. К монокарпическим относят все однолетние растения, большинство двулетних, а также некоторые многолетние. Многолетние монокарпические растения (например, бамбук, агава) приступают к плодоношению после нескольких лет жизни и после однократного плодоношения отмирают. Большинство многолетних растений относят к поликарпическим.

■ ТЕОРИЯ ЦИКЛИЧЕСКОГО СТАРЕНИЯ И ОМОЛОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

На протяжении жизни в растении, как и во всяком живом организме, непрерывно происходят возрастные изменения. Процесс старения характерен для всех организмов. Однако у растений, в отличие от животных, процесс старения не непрерывен, он замедляется противоположным процессом — омоложения. Это связано с тем, что на растении до самого конца его жизни появляются не только новые клетки, но и новые органы — молодые листья, побеги. Новые, вновь появляющиеся органы замедляют процесс старения и оказывают омолаживающее влияние на весь растительный организм. Правда, это омоложение лишь частичное. Полное омоложение происходит лишь с возникновением нового организма при оплодотворении.

Изучение возрастных изменений растительного организма позволило Н.П. Кренке создать теорию циклического старения и омоложения растения. Согласно этой теории, на физиологическое состояние вновь появляющегося органа оказывает влияние возраст целого материнского растительного организма. Чем старше растение, тем меньше физиологическая молодость вновь появляющегося органа. В силу этого различают календарный, или собственный,





возраст и общий, или физиологический, возраст органа (листа, побега). Собственный, или календарный, возраст органа — это время, исчисляемое от его заложения до данного момента. Общий, или физиологический, возраст определяется календарным возрастом данного органа и возрастом материнского организма в целом к моменту его заложения. Так, листья одинакового календарного возраста, возникшие на молодом или старом организме, будут различаться по физиологическому возрасту. При определенном возрасте целого растения более нижние листья, появившиеся раньше и характеризующиеся большим календарным возрастом, могут быть физиологически более молодыми, поскольку они возникли на более молодом материнском организме.

Для развития наиболее жизнеспособных побегов растение должно иметь определенный физиологический возраст. На самых молодых растениях возникают относительно слабые органы. По мере увеличения возраста материнского растения жизнеспособность возникающих органов возрастает. Затем, после достижения какой-то оптимальной величины, увеличение возраста материнского растения начинает сказываться отрицательно на жизнеспособности вновь появляющихся органов. Таким образом, соотношение процессов старения и омоложения в зависимости от этапов онтогенеза может быть выражено в виде одновершинной кривой, на восходящей части которой преобладают процессы омоложения, на нисходящей — процессы старения. Это находит подтверждение при наблюдениях за изменениями морфологических и физиологических процессов в листьях. Оказалось, что такие признаки, как форма и рассеченность листовой пластинки, длина черешка и другие претерпевают закономерные изменения в зависимости от яруса. При этом степень выраженности указанных признаков сперва возрастает, а затем падает (рис. 91).

Процесс старения выражается в постепенном ослаблении физиологических процессов, в первую очередь биосинтеза белка. Это естественный процесс, подчиняющийся гормональному контролю. Условия среды, влияя на гормональный обмен, могут замедлять или ускорять этот процесс. Замедлению процессов старения растений способствует обильное снабжение водой, улучшение условий азотного питания. Это именно те условия, которые благоприятствуют накоплению ауксинов и цитокининов. Напротив, условия засухи способствуют накоплению абсцизовой кислоты и этилена, что ускоряет старение растений.

Положения Н.П. Кренке оказались ценными для практики растениеводства. Так, при вегетативном размножении растений очень важно правильно установить физиологический возраст черенка, обеспечивающий его максимальную жизнеспособность. Известно, что качество чая зависит от возраста листьев. Оказалось, что для получения листьев нужного физиологического состояния надо брать с более старых кустов листья более молодого календарного возраста. Это же положение важно учитывать и при сборе листа с тутовых деревьев для кормления шелковичных червей.



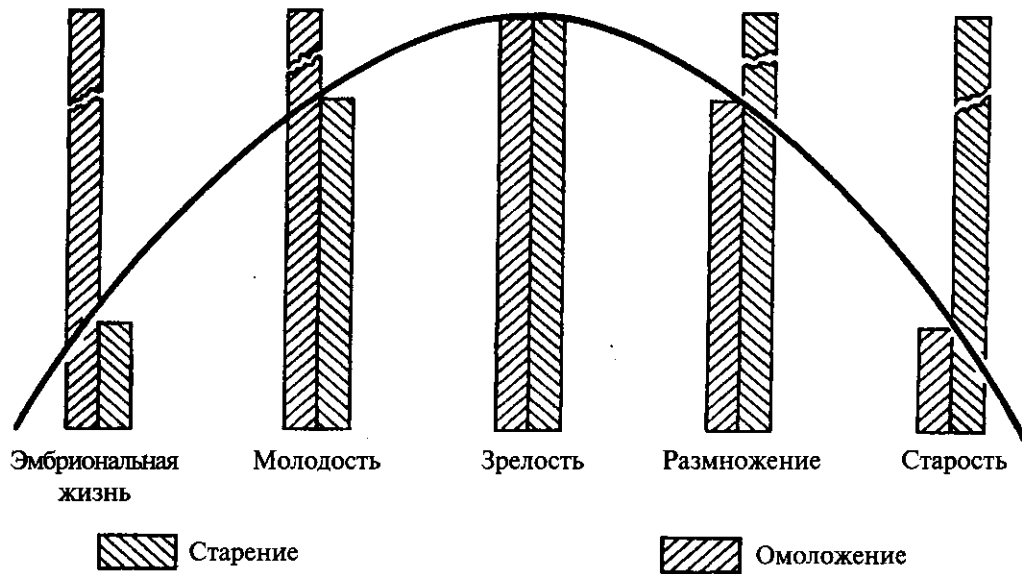


рис. 91
Кривая старения и омоложения Н.П. Кренке

■ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Развитие каждого растительного организма, так же как и животного, расчленимо, т. е. оно проходит ряд этапов. Эти этапы характеризуются морфологическими и физиологическими признаками. Физиологические критерии этапов развития изучены слабо. При выделении этапов используют, главным образом, морфологические признаки.

Для семенных растений можно выделить следующие этапы развития (М.Х. Чайлахян): 1) эмбриональный — от оплодотворения яйцеклетки до прорастания зародыша. Этот этап можно разделить на два периода: а) эмбриогенез — период, в котором эмбрионы находятся на материнском растении; б) покой — период от конца формирования семени и до его прорастания; 2) молодости (ювенильный) — от прорастания зародыша до закладки цветочных зачатков, характеризующийся усиленным ростом; 3) зрелости — от момента закладки цветочных зачатков до оплодотворения (появления новых зародышей); 4) размножения — от оплодотворения до полного созревания семян; 5) старости — от периода созревания семян до отмирания.

Поликарпические растения этапы эмбриональный и молодости проходят один раз, однако часто эти этапы характеризуются большой продолжительностью





(несколько лет). Этапы зрелости и размножения наступают один раз, но осуществляются многократно. Этап старости у поликарпических растений также может продолжаться несколько лет.

На протяжении каждого из перечисленных этапов развития в растении возникают новые органы. Процесс формирования этих органов называют *органогенезом*. Этот процесс можно изучить путем микроскопических наблюдений за дифференциацией верхушечных меристем и изменениями в формирующихся органах. Для одно- и двулетних растений выделено 12 последовательных этапов органогенеза. При этом на I и II этапах происходит дифференциация вегетативных органов, на III и IV — дифференциация зачаточного соцветия, на V—VIII — формирование цветков, на IX — оплодотворение и образование зиготы, на X—XII — рост и формирование семян (Ф.М. Куперман). Основой морфологических, структурных изменений является изменение физиолого-биохимических процессов. Именно поэтому, как правило, внутренние физиолого-биохимические изменения предшествуют морфологическим. Однако проявляется и обратная зависимость. Вновь появившиеся структуры, органы оказывают влияние на уровень и направленность процессов метаболизма.

Таким образом, можно считать, что есть единый процесс физиолого-биохимических и морфологических изменений. При этом физиолого-биохимические изменения, определяющие наступление последующего этапа, происходят в структурах, образовавшихся на предыдущем этапе развития организма.

Старение и смерть как этапы программы онтогенеза. *Старение* — активный процесс развития, который зашифрован в генетической программе и регулируется специфическими сигналами или импульсами, возникающими под влиянием условий среды. Во время процессов старения экспрессия большинства генов затухает. Однако экспрессия некоторых генов наоборот возрастает. Активируются гены, которые кодируют белки-ферменты, вызывающие процессы распада (протеазы, нуклеазы, липазы, ферменты, разрушающие хлорофилл и др.).

Программированная смерть у растений в отличие от животных изучена мало. Показано, что программированная смерть клетки вызывается специальными сигналами и в свою очередь вызывает экспрессию ряда генов. Программированная смерть, сопровождаемая определенными морфологическими и биохимическими изменениями, суммируется как *апоптоз* — генетически детерминированная смерть клеток, которая является обязательной частью развития клеток. Показано, что апоптоз у растений сходен с таковым у животных, но имеются структурно-морфологические различия, связанные с наличием у растений вакуоли и клеточной стенки.

Апоптоз может проявляться на самых различных органах и тканях организма: колеоптили, лепестки цветка, корни, эндосперм и другие. При апоптозе происходит ряд изменений: реорганизуется цитоплазма, изменяется фрагментация ДНК, наблюдается распад ядра.





Апоптоз зависит от ряда внешних и внутренних факторов (инфекции, различные стрессоры). Важнейшая функция запрограммированной смерти клеток для растений — защита от патогенных организмов. При заражении в клетках быстро накапливаются фенольные соединения, и они отмирают. Это проявляется в образовании на органах растения круглых пятен мертвых клеток — *некрозов*. Роль некротических пятен заключается в изоляции токсических веществ для защиты здоровых органов. Возникновение некрозов является формой запрограммированной смерти клеток. На мутантах арабидопсиса показано, что под влиянием инфекции в них происходит каскад растворений и появляются некротические пятна. Непосредственной причиной смерти клеток у мутантов является аккумуляция перекисных соединений кислорода.

Апоптоз регулируется гормональной системой, что связано с контролем над метилированием ДНК. Так, показано, что АБК стимулирует изменения ДНК, происходящие при апоптозе. Существуют данные, что процесс деметилирования ДНК ответственен за индукцию генов апоптогенных белков или за репрессию генов антиапоптозных генов (Б.Ф. Ванюшин).

Наряду с апоптозом существует генетически запрограммированная смерть органов и организма в целом. Так, листья генетически запрограммированы для старения и смерти. Предложено называть процессы гибели отдельных органов органоптозом, а целого организма феноптозом (В.П. Скулачев). Запрограммированную смерть можно наблюдать при дифференцировке трахеид, когда разрушаются ядро и хроматин. После единственного акта цветения заканчивается жизнь у всех монокарпических растений.

■ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССА РАЗВИТИЯ

Процесс развития — переход от одного этапа в другой — обуславливается внутренними причинами, заложенными в генетической основе организма. В геноме каждого организма зашифрована общая программа развития, которая делится на ряд подпрограмм. Однако должны существовать особые переключатели, которые переводят развитие организма с одной подпрограммы на другую. Иначе говоря, должны быть какие-то индукторы, регулирующие процесс экспрессии генов, т. е. вызывающие репрессию одних генов, вырабатывающих белки-ферменты для осуществления предыдущего этапа, и одновременно — дерепрессию других генов, ответственных за развертывание процессов метаболизма, необходимых для прохождения последующего этапа. Такими индукторами, по-видимому, являются гормоны.

Таким образом, последовательность развертывания программы и сами подпрограммы строго детерминированы в наследственной основе. Однако продолжительность отдельных этапов, время наступления следующего этапа могут





заметно варьироваться в зависимости от условий среды. Именно под влиянием определенного комплекса внешних условий возникает такое соотношение гормонов, которое вызывает дерепрессию определенных участков генома. Как следствие, образуются белки-ферменты, изменяется течение обмена веществ, происходят морфогенетические изменения, характерные для следующего этапа. Для развертывания программы и перехода к следующему этапу развития недостаточно наличия гормонов. Клетка должна быть восприимчива (компетентна) к гормональному воздействию.

■ Влияние внешних условий на процесс развития

Центральным моментом развития растительного организма является переход от вегетативного роста к репродуктивному развитию (у цветковых растений — к цветению). Условия среды могут влиять на реализацию генетической информации и тем самым ускорять или замедлять наступление определенных этапов развития, в первую очередь переход растения от этапа молодости к этапу зрелости.

Согласно представлениям, развиваемым в работах М.Х. Чайлахяна, в растительном организме существуют два типа регуляторных механизмов, которые влияют на переход растения от этапа молодости к зрелости, — автономный и индуцированный. *Автономная регуляция* — это возрастной контроль, не зависящий от условий среды. Автономность надо понимать как возможность перехода к цветению вне зависимости от внешних условий. *Индукцированная регуляция* вызывается определенными факторами среды.

Автономная регуляция проявляется в том, что растение лишь в определенном возрасте переходит в цветочно-спелое состояние. Период, который требуется для того, чтобы достигнуть цветочно-спелого состояния, различается в зависимости от вида растений. Существуют растения, у которых он почти отсутствует. Так, некоторые растения готовы при определенных условиях перейти к цветению уже на фазе семядольных листьев. Однако у большинства растений цветочно-спелое состояние наступает при наличии нескольких листьев. У многолетних растений для перехода в это состояние обычно требуется пять или более лет. Некоторые виды бамбука вступают в цветочно-спелое состояние лишь по прошествии 50 лет.

Различные исследователи по-разному объясняют физиологическую сущность этого явления. Некоторые придают значение образованию нужного количества и качества питательных веществ (трофический фактор). Так, Г. Клебс (1905) придавал решающее значение для перехода растений к цветению соотношению углерода к азоту. Клебс полагал, что все условия, вызывающие накопление сахаров, способствуют зацветанию растений, тогда как условия, ведущие к накоплению азотистых веществ, поддерживают вегетативное состояние. Таким образом, переход к цветению связывался с накоплением определенных трофических веществ. Действительно, для некоторых растений это подтвердилось. Так, у плодовых деревьев с помощью кольцевания можно ускорить образование цветочных почек.





По данным М.Х. Чайлахяна, правило Клебса оказалось верным только для длиннодневных растений. Большое значение в переходе в цветочно-спелое состояние имеет накопление гормональных веществ. Благодаря возрастной автономной регуляции в растениях возникает градиент цветочно-спелого состояния. Это выражается в определенной последовательности зацветания побегов разных ярусов. При этом опыты показали, что цветочно-спелое состояние зависит от накопления определенных веществ, по-видимому, гормонального типа, образующихся в коре стеблевых сегментов, в узлах определенного яруса. Однако для многих видов растений достижение цветочно-спелого состояния зависит не только от возраста, но и от внешних условий.

Для индуцированной, зависящей от внешних воздействий регуляции особенное значение имеет воздействие двух факторов — температуры и фотопериода. Зависимость перехода растений к цветению от температуры называют *яровизацией*; зависимость перехода растений к цветению от соотношения длины дня и ночи в течение суток — *фотопериодизмом*. Оба эти явления выработались в процессе эволюции как приспособления, обеспечивающие переход к цветению в наиболее благоприятное время. С помощью этих приспособлений растительный организм определяет время цветения.

■ Яровизация

Для ряда растений переход к этапу зрелости (образованию цветочных зачатков) происходит лишь после воздействия в течение определенного периода пониженными температурами. Впервые это было замечено Г. Гасснером (1918). При этом все растения можно разделить на *три группы*: 1) растения, которые не переходят к репродукции без воздействия в течение определенного времени пониженными температурами, — это главным образом формы, двулетники и некоторые многолетники; 2) растения, у которых развитие ускоряется при воздействии пониженными температурами, однако это воздействие не является обязательным (салат, шпинат и др.); 3) растения, которые не требуют для перехода к цветению пониженных температур.

Особенно ясно зависимость развития от температуры (яровизация) проявляется на двулетних растениях, у ряда растений ранневесенней флоры, а также на озимых формах. Многие двулетние растения (свекла, капуста, сельдерей и др.) в первый год жизни остаются в вегетативном состоянии и переходят к репродукции лишь после воздействия пониженных температур в зимний период. Известно, что при весеннем высеве озимые формы (рожь, пшеница, ячмень) интенсивно растут, кустятся, но, в отличие от яровых форм, не переходят к репродукции, не выколашиваются. Различия между озимыми и яровыми формами зерновых культур обусловлены генетически.

Исследования ряда ученых показали, что для перехода к репродукции озимые растения нуждаются в течение определенного времени в воздействии





пониженных температур. В естественных условиях при осеннем высеве озимые растения подвергаются длительному влиянию пониженных температур и нормально выколашиваются. Именно эта особенность озимых растений позволяет им переносить зимние условия. Оказалось, что, если подвергнуть действию пониженной температуры наклюнувшиеся семена озимых культур в течение определенного времени, они переходят к репродукции (выколашиванию) и при весеннем высеве. Именно это и дало основание для введения термина «яровизация». Необходимо отметить, что яровизация не вызывает непосредственно перехода растений к репродукции, а лишь подготавливает этот переход. Иначе говоря, для того чтобы в растении появились цветочные зачатки, необходимы определенные физиолого-биохимические изменения, которые проходят у некоторых видов растений под воздействием пониженных температур.

Яровизационные изменения происходят в точках роста. Для того чтобы прошли яровизационные изменения, именно точка роста должна быть подвергнута действию пониженных температур. Оказалось, что достаточно выдержать изолированные зародыши при пониженных температурах, чтобы выросшие из них растения оказались подготовленными к цветению. Клетки, образовавшиеся из точек роста, подвергшихся действию пониженных температур, уже являются яровизированными. Если меристематические клетки находились при пониженных температурах и в них произошли соответствующие изменения в обмене веществ, то эти изменения передаются при делении к вновь появляющимся клеткам и, наконец, обуславливают переход растения от вегетативного роста к репродукции. Растения могут проходить яровизацию в разном возрасте, начиная с наклюнувшихся семян. Однако существуют растения (некоторые двулетние), у которых действие низких температур воспринимается апексами при наличии листьев. Яровизация может быть эффективна даже во время развития зародыша на материнском растении, если после оплодотворения прошло не более 5 дней.

Пониженные температуры, которые необходимы разным растениям для прохождения яровизационных изменений, несколько различаются. Наиболее эффективными для озимой пшеницы являются температуры от 4 до 0°C. Длительность воздействия также колеблется. Для большинства сортов озимой пшеницы длительность воздействия пониженными температурами должна составлять 35—60 суток. Такой длительный срок показывает, что происходящие под влиянием пониженных температур изменения накапливаются постепенно. Для прохождения яровизационных изменений необходимо достаточное снабжение водой и кислородом. Последнее указывает на связь происходящих изменений с окислительно-восстановительными процессами, в частности с дыханием.

Показано, что под воздействием пониженных температур в меристематических клетках изоэлектрическая точка белков сдвигается в кислую сторону. Имеются сведения, что при яровизации происходят изменения в нуклеиновом обмене. Заметно увеличивается количество РНК. Однако в целом сущность

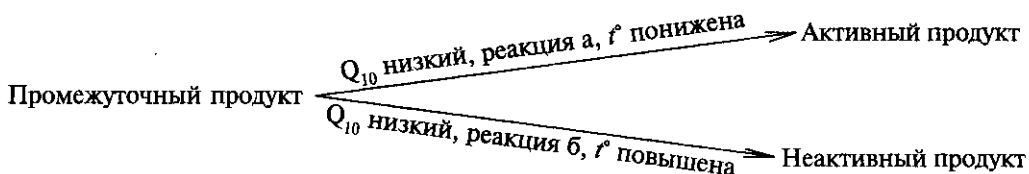




■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

биохимических изменений, происходящих под влиянием пониженных температур и приводящих к тому, что в растении может осуществляться переход к репродукции и разворачиваться соответствующая подпрограмма, не представляется ясной. Некоторые исследователи (А. Ланг) высказывают предположение, что существует особый, способный к передвижению фактор (верналин), вырабатываемый при пониженных температурах и вызывающий переход к репродукции у требующих яровизации растений.

Возникает вопрос, каким образом реакции, возникающие при яровизации, могут ускоряться при понижении температуры. Предполагается, что яровизация зависит от двух реакций. Одна из них (б) имеет более высокий, а другая (а) более низкий температурный коэффициент (Q_{10}). Обе реакции имеют общее исходное вещество, которое при повышении температуры превращается в неактивный, а при понижении — в активный продукт согласно схеме:



В этом случае при понижении температуры более интенсивно будет идти реакция (а) и активный продукт накапливается. Яровизационные изменения обратимы. Под воздействием повышенных температур возможна разъяровизация, в результате чего готовность клеток к образованию репродуктивных органов теряется. В некоторых случаях действие пониженных температур может быть заменено выращиванием растений при непрерывном освещении.

■ Фотопериодизм

В 1920 г. американские физиологи У.У. Гарнер и Г.А. Аллард установили, что есть растения, которые переходят к цветению только в условиях короткого дня, т. е. когда день короче ночи. К таким растениям относятся табак сорта Мериленд Мамонт, соя, перилла, хризантема, просо и др. В условиях, когда светлый период суток превышает темный (длинный день), эти растения не образуют репродуктивных органов. В дальнейшем были обнаружены растения, которые переходили к цветению лишь при воздействии длинного дня. Зависимость развития растения от соотношения длины дня и ночи в течение суток называют **фотопериодизмом**. Таким образом, сущность фотопериодической реакции заключается в том, что циклическое чередование света и темноты переводит растение из вегетативного в репродуктивное состояние. Изучением фотопериодической реакции растений занимались многие исследователи. Большой вклад в разработку этого вопроса внесли ученые В.Н. Любименко, М.Х. Чайлахян, В.И. Разумов, Б.С. Мошков и др.





Фотопериодизм, так же как и яровизация, представляет собой приспособительную реакцию, позволяющую растениям зацветать в определенное, наиболее благоприятное время года. Как правило, длиннодневные растения северные, а короткодневные — южные. Для короткодневных растений более благоприятны повышенные ночные температуры, тогда как для длиннодневных — пониженные. Фотопериодическая реакция не только затрагивает процесс развития растений, но и вызывает некоторые изменения ростовых процессов. Особенно четко показана зависимость клубнеобразования от соответствующего соотношения дня и ночи (М.Х. Чайлахян).

По отношению к фотопериодической реакции зацветания все растения можно разделить на несколько групп: *короткодневные растения* (КДР), которые зацветают при длине дня меньше определенной, — критической продолжительности; *длиннодневные растения* (ДДР), зацветающие при длине дня больше определенной критической продолжительности; *нейтральные растения* (НДР), которые зацветают при любой длине дня. Кроме этого, в настоящее время выделены еще коротко-длиннодневные и длинно-короткодневные группы растений, цветение которых происходит при смешанных фотопериодах. В каждой из названных групп есть растения, обязательно требующие для зацветания соответствующего фотопериода (облигатные), и есть растения, лишь ускоряющие зацветание при определенной длине дня. К короткодневным растениям относятся рис, сахарный тростник, кукуруза, хризантема, к длиннодневным — растения умеренных широт: пшеница, овес, лен, свекла, шпинат, клевер.

Для многих растений изменение длины дня даже на 15—20 мин уже вызывает фотопериодическую реакцию. В таблице 10 приведены примеры критической длины дня для отдельных растений.

Таблица 10

Критическая длина дня для растений

Короткодневные растения	Длина дня должна быть не менее (в ч)
Хризантема	15
Виола	11
Табак Мериленд	14
Длиннодневные растения	Должна быть более
Овес	12
Клевер	9
Шпинат	13

Растения сильно различаются по числу фотопериодических циклов (числу суток с определенной длиной дня), которые вызывают затем переход к цветению. Одним растениям достаточно одного цикла, иначе говоря, воздействия



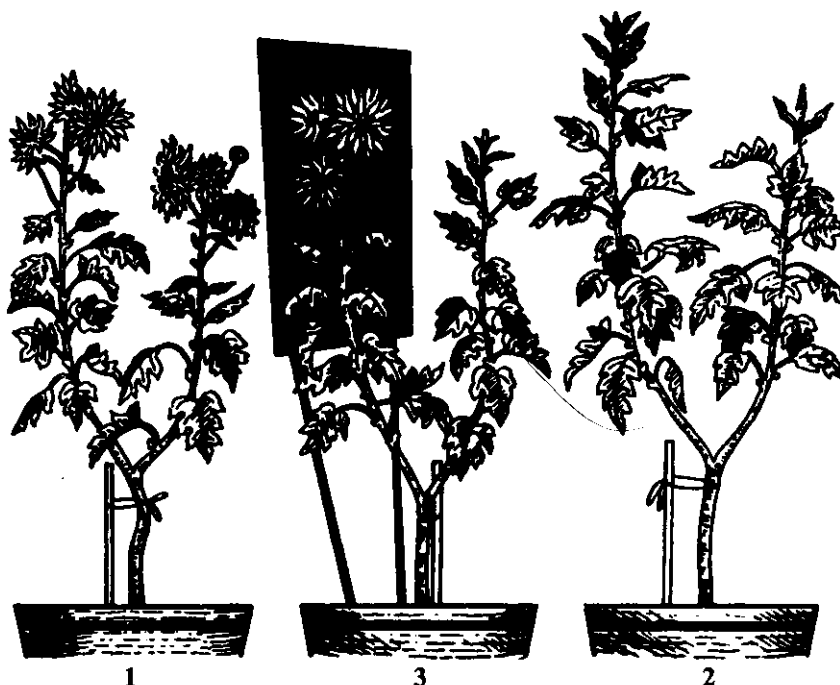
определенной длиной дня в течение одних суток. Другим растениям необходимо получить определенную длину дня в течение 25 суток (25 циклов). Таким образом, фотопериодическое воздействие необходимо растительному организму лишь на протяжении определенного периода, после чего растение зацветает уже при любом соотношении дня и ночи. Это явление называют *фотопериодической индукцией*.

Исследования, проведенные на растениях короткого дня, показали, что для их перехода к образованию репродуктивных органов (цветению) важна длительность не дня, а ночи. Иначе говоря, для короткодневных растений необходим темновой период определенной длины. Если в середине темнового периода дать хотя бы вспышку света, то растение короткого дня к цветению уже не переходит. Так, если темновой период прерывается освещением на 3—5 мин, то короткодневные растения не зацветают. Для длиннодневных растений нужен короткий темновой период.

Фотопериодическое воздействие вызывается светом малой интенсивности. Так, достаточно прервать темновой период суток вспышкой света интенсивностью в 3—5 лк, чтобы короткодневные растения не зацвели. Даже лунный свет препятствует переходу к цветению короткодневных растений. Фотосинтез при таких интенсивностях освещения еще не идет. Эти данные показывают относительную независимость явления фотопериодизма от фотосинтеза. Вместе с тем переходу растений к цветению должен предшествовать определенный период нормального протекания фотосинтеза. Это связано с тем, что для проявления фотопериодической реакции нужно достаточное и определенное количество питательных (трофических) веществ, в частности углеводов и азотистых веществ. Как уже упоминалось, для растений КД важно преобладание азотистых веществ, тогда как для ДД — углеводов. Реакция на фотопериод зависит от температуры. Так, один и тот же вид смолевки при 20°C ведет себя как ДД, а при 5°C как КД растение.

Фотопериодическая реакция растений наиболее успешно проходит лишь в лучах определенной длины волны, что доказано опытами американских ученых С. Хендрикса и Х. Бортвика. Наиболее активными в смысле задержки цветения КДР оказались красные лучи (длина волны 660 нм). Спектр действия фотопериодической реакции оказался совпадающим со спектром действия фитохрома (с. 337). Действие вспышки красного (660 нм) света на задержку цветения короткодневных растений снимается действием дальнего красного света. В ночной период $\Phi_{\text{дк}}$ под влиянием дальних красных лучей превращается в $\Phi_{\text{к}}$, и это способствует началу реакций, приводящих короткодневные растения к цветению (рис. 92). При вспышке красного света $\Phi_{\text{к}}$ превращается в $\Phi_{\text{дк}}$, и это ингибирует реакции, приводящие к цветению. Следовательно, для перехода к цветению короткодневных растений нужно меньшее содержание активного фитохрома, поглощающего дальние красные лучи, тогда как для перехода к цветению длиннодневных необходимо его более высокое содержание.





■ рис. 93

Значение листьев в процессе фотопериодизма короткодневного вида — хризантемы:
1 — короткий день; 2 — длинный день; 3 — левый побег на коротком дне

подтвердило положение, что в листьях первого растения образуются гормональные вещества, которые при прививке вызывают изменения — развитие цветочной почки у второго растения.

Важные результаты были получены при прививках длиннодневных растений на короткодневные и обратно. Оказалось, что при прививке растений топинамбура (КДР) на цветущее растение подсолнечника (ДДР) топинамбур зацвел при длинном дне. Сходные результаты были получены в опытах, в которых длиннодневное растение прививалось на цветущее короткодневное. Таким образом, исследования показали, что листья, выдержанные на соответствующем фотопериоде, содержат вещества, вызывающие цветение независимо от условий, в которых содержатся остальные части растения. При этом вещества, вызывающие цветение, идентичны как для КДР, так и для ДДР. Одновременно было показано, что листья, выдержанные на несоответствующем фотопериоде, тормозят переход растений к цветению. По-видимому, в них накапливаются ингибиторы цветения.





Последние сведения, проведенные с использованием современных методов, подтвердили, что формирование стимула цветения связано с листьями. Так, в опытах Дж. Коласанти показано, что в молодых листьях кукурузы происходит индукция экспрессии *idl*-гена. Выдвигается предположение, что эти гены кодируют белки, регулирующие транскрипцию других генов, участвующих в формировании сигнала цветения.

■ Гормоны цветения

Последующие исследования были направлены на попытку выделить гормоны цветения. Опыты показали, что длиннодневные растения зацветают на коротком дне, если их опрыснуть гиббереллином. Однако оказалось, что цветение короткодневных растений на длинном дне под влиянием опрыскивания гиббереллином не происходит. В связи с этим М.Х. Чайлахян выдвинул гипотезу о том, что цветение вызывается двухкомпонентной гормональной системой, или одновременным наличием двух гормонов: один из этих гормонов — гиббереллин, а другой — невыделенный гормон неизвестной химической природы — антезин.

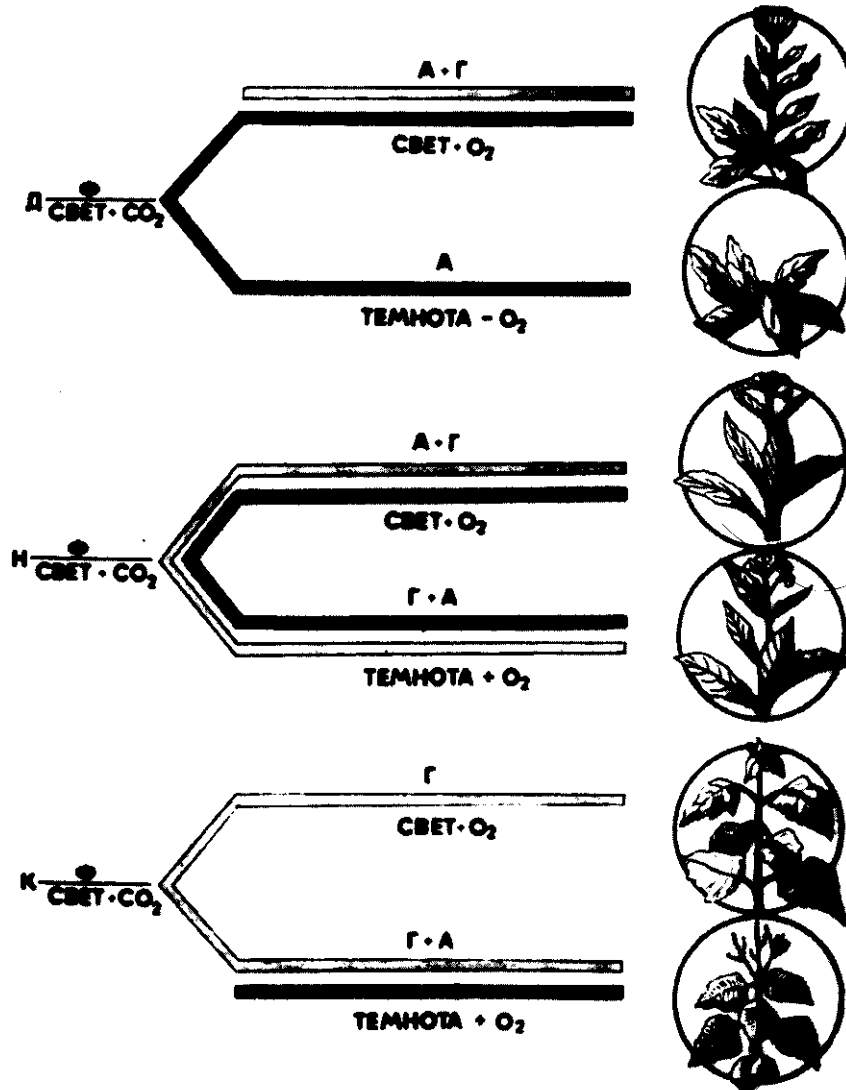
Процесс зацветания растений носит двухфазный характер: на *первой* фазе происходит образование цветочных стеблей, а на *второй* — образование собственно цветков. У длиннодневных растений критической является первая фаза зацветания — образование цветочных стеблей. Именно эта фаза зависит от наличия гиббереллина, который накапливается в достаточном количестве на длинном дне. Вместе с тем у этой группы растений второй гормон цветения — антезин — всегда имеется в достаточном количестве. При выдерживании длиннодневных растений на коротком дне они не цветут, поскольку не хватает гормона гиббереллина. В связи с этим опрыскивание гиббереллином вызывает зацветание длиннодневных растений на коротком дне.

Иная картина складывается у короткодневных растений. У этой группы растений содержание гиббереллинов достаточно высокое при любой длине дня. Именно поэтому дополнительное экзогенное внесение этого фитогормона не оказывает влияния, однако у них не хватает группы фитогормонов — антезинов, которые образуются именно на коротком дне. Поскольку в листьях цветущих как коротко-, так и длиннодневных растений есть оба фитогормона, то прививка их к нецветущим растениям во всех случаях вызывает их зацветание. Показано, что цветение растений на несоответствующем фотопериоде можно вызывать, обрабатывая их экстрактом из листьев цветущих растений. У нейтральных растений зацветание также начинается при наличии двухкомпонентной гормональной системы. У этой группы растений преобладает автономная (не зависящая от внешних условий) возрастная регуляция (рис. 94). Биосинтез гормонов в листьях, происходящий под влиянием возрастного яровизационного или фотопериодического контроля, представляет лишь первый этап, или индукцию, цветения. Образовавшиеся гормоны перетекают к точкам роста, где и происходят





ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ



■ рис. 94

Цветение различных фотопериодических групп в связи с образованием эндогенных гиббереллинов и антезинов





дальнейшие события — преобразование вегетативной почки в цветочную, или эвокация цветения.

К сожалению, все попытки выделить антезин пока не имели успеха. Выдвигаются различные предположения о природе стимула цветения. Так, имеются данные о значении полиаминов в индукции цветения. Показано, что при падении содержания путресцина тормозится цветение горчицы белой. Еще в работах М.Х. Чайлахяна подчеркивалась роль корневой системы в индукции цветения. В последнее время получены данные, что наряду с сигналом, поступающим из листьев, в корнях образуется ряд веществ, которые транспортируются в побеги, там модифицируются и участвуют в индукции цветения. В этой связи важно, что образование цитокининов локализовано именно в корнях. Ряд исследователей полагают, что переход к цветению вызывается комплексной системой факторов, куда входят гиббереллины, цитокинины, углеводы. При этом подчеркивается роль цитокининов. Одним из первых изменений после фотопериодической индукции цветения является быстрое увеличение числа делящихся клеток. Предполагается, что в этом участвуют цитокинины.

В точках роста под влиянием притекающих туда определенных веществ и гормонов проходят изменения, перестройка апикальных меристем и переход к генеративному развитию. Одним из признаков перехода к цветению являются повышение репликации ДНК, усиление синтеза мРНК, образование специфических «репродуктивных» белков (Э.Л. Миляева). Это может служить косвенным подтверждением, что гормоны регулируют процесс на генном уровне, в результате чего почка переходит к репродуктивному этапу морфогенеза. Показано, что у растений с терминальным типом соцветия в апексе различают центральную и медулярную зоны. Медулярная зона ответственна за рост цветочного стебля, тогда как центральная — за образование цветков. Предполагается, что гиббереллин вызывает усиление митотической активности в медулярной зоне, тогда как антезин индуцирует деление клеток в центральной зоне. Для того чтобы гормоны оказали влияние, клетки апекса должны быть восприимчивы, или компетентны. Эта компетенция может быть достигнута, по-видимому, лишь при определенном возрасте растения.

■ Определение пола у растений

Вопрос о формировании пола у растений относится к самым сложным и наименее изученным проблемам биологии развития растений. Вместе с тем его изучение имеет непосредственное значение для разработки приемов повышения урожайности многих сельскохозяйственных культур, особенно у тех, которые образуют раздельнополые цветки. Представления о наличии разных половых форм у растений постепенно стали складываться при разработке приемов выращивания таких культур как финиковая пальма, конопля и др. Многие ученые исследовали вопросы пола у растений. В конце XVII в. Р. Камерариус установил





дифференциацию пола у растений. В XVIII в. К. Линней создал представление о половой системе растений, а И. Кельрейтер экспериментально доказал существования у растений пола. В XIX в. С.Г. Навашин открыл двойное оплодотворение у покрытосеменных. В изучение проблемы пола растений крупный вклад внесли М.Х. Чайлахян, В.Н. Хрянин, Е.Г. Минина, Д.А. Сабинин, Н.И. Львова, Л.И. Джапаридзе и др.

Под определением (детерминацией) пола у растений понимается формирование признаков пола у клеток, органов или особей под воздействием, как генетических факторов, так и условий внешней и внутренней среды. По наличию и степени развития генеративных органов цветки делят на *обоеполые* (гермафродитные) и *однополые* (раздельнополые). Последние бывают пестичными (женскими) или тычиночными (мужскими). На одном растении могут находиться цветки разных типов. Если цветки формируются на одних и тех же организмах, то такие растения называют *однодомными*. *Двудомными* являются растения, имеющие на одних экземплярах пестичные цветки, а на других — тычиночные (хмель, конопля, тополь). Растения с гермафродитными цветками составляют более 70% видов, только 4—5% видов растений двудомны.

У ряда двудомных растений (элодея, некоторые мхи) были обнаружены различия между половыми хромосомами. Однако эти различия выражены менее четко, чем у животных организмов. Обнаружение у растений (70 видов) геретохромосом типа XX и XV позволило исследовать основы генетического определения пола у растений. Установлено, что гены, ответственные за детерминацию пола у растений располагаются не только в половых хромосомах, но и в других хромосомах (аутосомах).

Следующий за определением пола процесс его формирования происходит у растений в разные периоды онтогенеза и определяется в основном влиянием внешних условий. Дело в том, что в отличие от животных организмов процесс формирования пола у растений подвержен большим колебаниям в онтогенезе растений. Под действием различных причин может происходить даже полное превращение одного пола в другой. Это связано с регуляторными процессами, обусловленными действием факторов внешней среды, и внутренними изменениями метаболического характера.

Многочисленные факты свидетельствуют о влиянии на проявление признаков пола у растений таких внешних воздействий как влажность почвы и воздуха, температура, спектральный состав света, условия минерального питания (*рис. 95*). Так, появлению женских цветков и формированию женских растений у двудомных видов (женская сексуализация) способствуют низкие температуры, высокая влажность, хорошее азотное питание. Дифференцировке мужских цветков (мужская сексуализация) — высокие температуры, низкая влажность, калийное питание.

Изучение явления фотопериодизма привело к выяснению, что характер дифференциации пола зависит от длины дня. Показано, что короткий день приводит



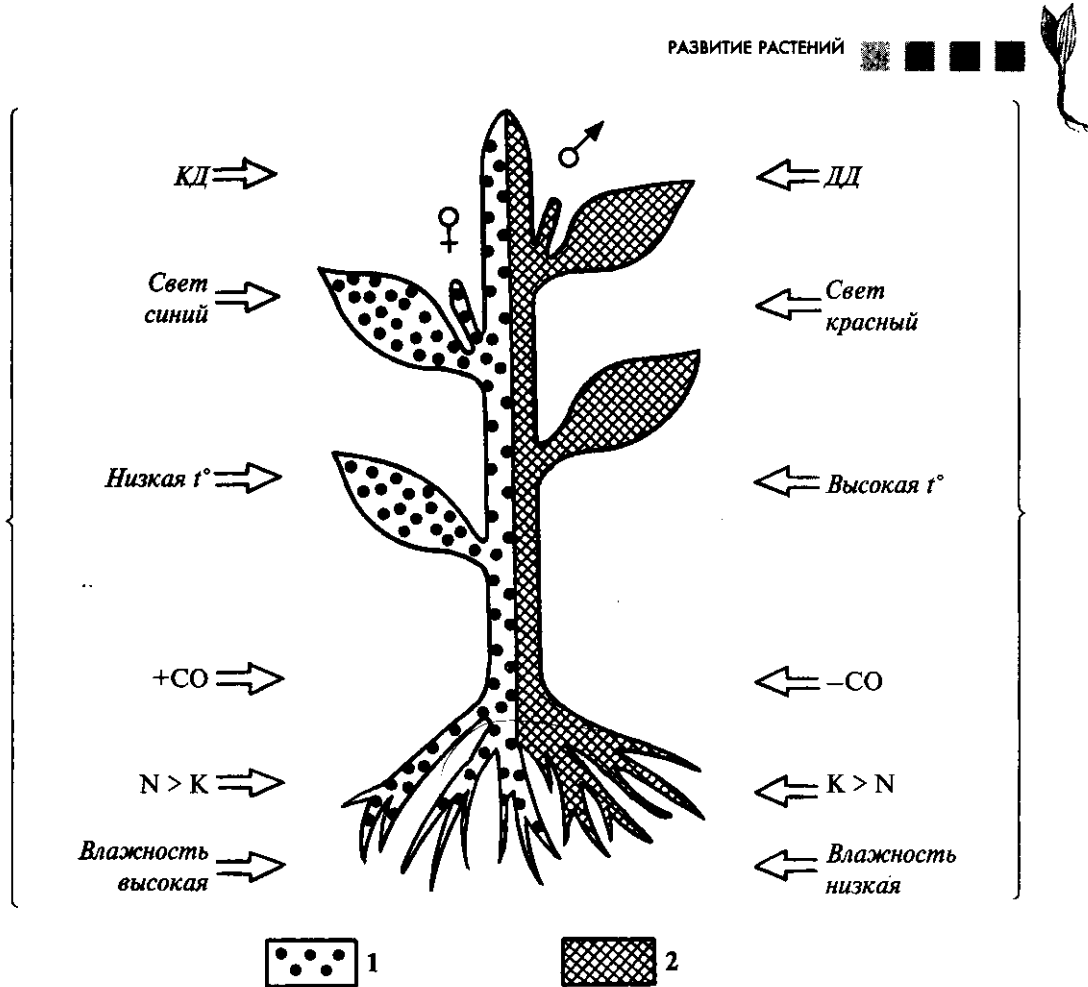


рис. 95

Роль факторов внешней среды и фитогормонов в проявлении пола у растений
(по В.Н. Хрянину, 2000)

1 — цитокинины; 2 — гиббереллины

к появлению большего количества женских особей КДР хмеля и конопля. Длинный свет действует противоположным образом. На проявление пола значительное влияние оказывает спектральный состав света. Красный (длинноволновой) свет усиливает проявление мужских признаков, в синий (коротковолновой) — женских. Экспериментальные данные дают основание полагать, что действие спектрального состава на проявление пола у растений осуществляется через фитохромную систему и связано с содержанием и активностью фитогормонов.



■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Исследования, проведенные на двудомных растениях (конопля, шпинат) и на однодомных с раздельнополыми цветками (кукуруза, огурцы) показали роль гиббереллинов в формировании признаков мужского пола, а цитокининов, ауксинов и этилена — женских признаков. Уровень фитогормонов в растении определяется не только действием внешней среды, но и коррелятивными взаимосвязями между органами. В этой связи были проведены эксперименты по влиянию удаления части побегов или обрезки корней на формирование признаков пола. Удаление корней у конопли и шпината способствовало увеличению числа мужских растений. Введение в среду выращивания таких растений цитокинина приводило к образованию женских цветков. Удаление листьев способствовало возрастанию количества женских растений, а введение гиббереллинов увеличивало число мужских экземпляров. Предполагают, что цитокинины, образующиеся в корнях, передвигаясь в апекс, включают программу, обуславливающую проявление женского пола (пестичные цветки), тогда как гиббереллины, образующиеся в листьях, включают программу, связанную с мужской сексуализацией (тычиночные цветки) (М.Х. Чайлахян. В.Н. Хрянин).

Развитие растений осуществляется по определенной генетической программе. Развертывание этой программы, в том числе старение и смерть организма, проявление пола может в определенной мере контролироваться внешними условиями, через внутреннюю гормональную систему регуляции. Таким образом, развитие растений происходит при взаимодействии генетических потенций и факторов внешней среды.





Вопросы к главе VII

1. Что такое рост, развитие? Как связаны эти два процесса? Приведите примеры.
2. Каковы структурные и физиологические особенности клетки, находящейся в эмбриональной фазе? За счет чего происходит увеличение размера клетки в эту фазу? Какую роль играет белок циклин в эту фазу?
3. Каковы структурные и физиологические особенности клетки в фазе растяжения? Что наиболее характерно для этой фазы?
4. Каковы особенности роста клеточной оболочки в фазу растяжения? Какие гормоны регулируют этот процесс?
5. В чем физиологическое значение двойного оплодотворения? Какие особенности физиолого-биохимических процессов в пыльцевом зерне и в тканях пестика способствуют их взаимодействию?
6. Какова роль фитогормонов в процессах прорастания семян?
7. Что обеспечивает поступление воды в семена? Что такое матричный потенциал?
8. Охарактеризуйте процессы обмена веществ, происходящие при набухании семян.
9. Что такое тотипотентность клеток? Чем она обусловлена? Каковы экспериментальные доказательства тотипотентности клеток у растений?
10. Что такое дифференциация клеток и тканей? Какого рода факторы могут вызвать появление различий между клетками с одинаковым генотипом?
11. Каковы особенности культуры изолированных клеток и тканей? Какие теоретические и практические возможности открывает этот метод?
12. Каким образом внешние условия влияют на темпы роста? Какова природа их влияния? Что такое гидратура клеток или тканей?
13. Что такое фотоморфогенез? Свет какой длины волны вызывает основные фотоморфологические изменения? В чем они состоят?
14. В каких двух формах существует пигмент фитохром? Как это можно доказать? Какие лучи спектра они поглощают? Как происходит их взаимопревращение? Какая форма фитохрома вызывает физиологический эффект?
15. Какое значение имеет гормональная система регуляции для многоклеточного организма? Что такое фитогормоны? Какие существуют группы фитогормонов?
16. Какова химическая природа фитогормонов? Какие фитогормоны имеют сходные этапы в процессе их биосинтеза? Какое это имеет физиологическое значение? В каких органах происходит биосинтез разных фитогормонов и их накопление? Каковы особенности их транспорта?
17. Перечислите наиболее яркие проявления физиологического действия ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, а также абсцизовой кислоты, этилена.



■ ■ ■ ■ глава VII. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

18. Почему в процессе эволюции выработалась закономерность, согласно которой рост и формирование каждого органа регулируются не одним гормоном, а их соотношением? Приведите примеры, доказывающие это.
19. Приведите примеры использования генетического подхода при выяснении механизма действия фитогормонов.
20. Что такое рецепторы гормонов, в чем их значение? Что такое компетентность клеток к гормонам, чем она определяется?
21. Ответные реакции всех фитогормонов можно разделить на быстрые и медленные. Есть ли различия в механизме их осуществления? Каков он?
22. Каковы особенности действия фитогормонов на экспрессию генов?
23. Приведите примеры влияния фитогормонов на свойства мембран.
24. Как влияют гиббереллины на новообразование белков ферментов в прорастающих семенах?
25. Какие условия необходимо учитывать для успешного применения фитогормонов в растениеводстве? Где и каким образом фитогормоны могут использоваться в практике?
26. Действие гормонов, в частности ауксинов, зависит от концентрации, при этом оптимальные концентрации различны для разных органов. Покажите это на примерах таких явлений, как апикальное доминирование, геотропические изгибы.
27. Какие типы ростовых движений характерны для растений? Какова физиологическая роль движений растений? Каковы основные положения гормональной теории тропизмов?
28. Можно ли считать состояние покоя лишь приспособлением к неблагоприятным условиям существования? В чем его значение? Что является наиболее характерным для состояния покоя?
29. Почему при черенковании следует учитывать возраст материнского растения? Что такое календарный и общий возраст органа?
30. Охарактеризуйте старение и смерть как этапы онтогенеза растения. Что такое апоптоз?
31. Что такое автономная и индуцированная регуляция перехода растений в цветочно-спелое состояние?
32. Что такое яровизация? Для каких растений необходимо воздействие низких температур для перехода к этапу зрелости?
33. Что такое фотопериодизм? Какова критическая длина дня или ночи для разных растений? Приведите примеры короткодневных и длиннодневных растений.
34. Охарактеризуйте физиологические процессы, приводящие растения к зацветанию.
35. Какие внешние условия влияют на формирование пола у растений?





глава VIII

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
.....
ОСНОВЫ
.....
УСТОЙЧИВОСТИ
.....
РАСТЕНИЙ**





глава VIII.....

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

В последние годы погодно-климатические условия на Земле становятся менее благоприятными в связи с циклическими изменениями климата и загрязнением атмосферы. На территории нашей страны сельскохозяйственные растения возделывают в самых разнообразных условиях. Во многих случаях эти условия складываются неблагоприятно (пониженные и повышенные температуры, недостаток воды, кислорода, избыток солей и др.), что приводит к резкому снижению урожая и даже гибели посевов. Поэтому вопросы повышения устойчивости растений приобретают все большее значение. В условиях интенсивного растениеводства наблюдается неблагоприятная тенденция к снижению устойчивости сортов к погодным изменениям. Создание условий для реализации максимальной продуктивности при выращивании монокультур, выравнивание популяций по фенотипу и генотипу в результате селекционной работы ослабляют защитные системы культурных растений, что снижает устойчивость. Из научной литературы известны представления о противоположном направлении действия естественного отбора в природе, работающего на адаптивность, и искусственного отбора, направленного на плодовитость. Для культурных растений определяющим признаком является способность переносить неблагоприятные воздействия среды без резкого снижения ростовых процессов и урожайности. На это обращали внимание при определении устойчивости многие ученые (Н.А. Максимов, В.Р. Заленский, П.А. Генкель и др.).

В настоящее время особое внимание уделяется выведению высокоустойчивых сортов. Работа ведется в разных направлениях, в том числе и путем выявления генов, определяющих резистентность растений. Таким образом уже получен ряд трансгенных растений, устойчивых к вирусным инфекциям, гербицидам и насекомым. Ведутся работы по созданию растений с признаками, обеспечивающими устойчивость к абиотическим факторам (засуха, засоленность, оксидативный стресс). Для селекции важно знание физиологических признаков, определяющих устойчивость растений, а также способности к адаптации.

Под адаптацией организма понимают процесс приспособления его строения и функций к условиям среды. Адаптация достигается с помощью различных механизмов: генетических, биохимических, физиологических, морфоанатомических и др. Знание физиологических основ устойчивости растений позволяет разрабатывать как методы оценки по этому признаку, так и приемы, ее повышающие (различные типы закалывания растений). Для всех мер борьбы с повреждениями растений также необходимо понимание физиологических причин их возникновения.





Живые системы обладают удивительным свойством сочетать устойчивость, т. е. относительную стабильность, при изменяющихся условиях среды (гомеостаз) и подвижность, т. е. приспособление к этим условиям. Под действием различных неблагоприятных факторов в растениях, как правило, развивается особое состояние, называемое *стрессом*.

■ СТРЕСС И ЕГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ. НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ И СПЕЦИФИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ



Теория стресса была сформулирована Гансом Селье, и термин «стресс» (от англ. *stress* — напряжение) в физиологию растений был заимствован в медицинской науке. В настоящее время в литературе употребляют различные наименования стрессов: климатический, водный, осмотический, температурный и даже экологический. Складывается представление, что существует множество различных стрессов. Правильнее называть внешние факторы, действующие на биологическую систему и вызывающие стресс, *стрессорами*, а *стресс* рассматривать как состояние организма, формирующееся в ответ на их воздействие. Например, «температурный стрессор», «осмотический стрессор» и т. д. Реакции на стрессорные воздействия лишь при некоторых условиях являются патологическими, в принципе же они имеют адаптивное значение, и поэтому были названы Селье «общим адаптационным синдромом». В более поздних работах он объединял термины «стресс» и «общий адаптационный синдром» и употреблял как синонимы (Селье) (1982).

Обычно выделяют три фазы реакции растения на воздействие неблагоприятных факторов: первичная стрессовая реакция (по Селье: тревоги), адаптации (по Селье: резистентности) и истощения. В *первую фазу* наблюдаются значительные отклонения в физиолого-биохимических процессах, проявляются как симптомы повреждения, так и защитная реакция. Значение защитных реакций состоит в том, что они направлены на устранение (нейтрализацию) возникающих повреждений. Если воздействие слишком велико, организм погибает еще в стадии тревоги в течение первых часов. Если этого не случилось, реакция переходит во *вторую фазу*.

Во *второй фазе* организм либо адаптируется к новым условиям существования, либо повреждения усиливаются. При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним. После окончания фазы адаптации растения нормально вегетируют в неблагоприятных условиях уже в адаптированном состоянии при общем пониженном уровне процессов.

В *фазу повреждения* (истощения, гибели) усиливаются гидролитические процессы, подавляются энергообразующие и синтетические реакции, нарушается





гомеостаз. При сильной напряженности стресса, превышающей пороговое для организма значение, растение гибнет. При прекращении действия стресс-фактора и нормализации условий среды включаются процессы репарации, т. е. восстановления или ликвидации повреждений.

Адаптационный процесс (адаптация в широком смысле) протекает постоянно и осуществляет «настройку» организма изменениям внешней среды в пределах естественных колебаний факторов. При значительных или внезапных отклонениях условий среды возникает необходимость срочной мобилизации приспособительных реакций. Можно полагать, что стресс-реакция играет существенную роль в адаптации организма.

В целом реакция растения на изменившиеся условия является комплексной, включающей изменения биохимических и физиологических процессов. Эти изменения могут носить как неспецифический, так и специфический характер. Неспецифическими являются однотипные реакции организма на действие разнородных стрессоров или разных организмов на один и тот же стресс-фактор. К специфическим относят ответные реакции, качественно отличающиеся в зависимости от фактора и генотипа. Понятие специфичности и неспецифичности адаптивных реакций применяют, *во-первых*, определяя отношение организма (вида, сорта) к различным стрессорам, а *во-вторых*, характеризуя реакцию различных организмов (видов, сортов) на один и тот же стрессор.

Таким образом, характер ответа растения на различные факторы включает в себя неспецифические реакции, возникающие при действии любых неблагоприятных условий и специфические реакции, зависящие от особенностей воздействия.

Важнейшей неспецифической реакцией клеток на действие стрессоров является синтез особых белков. Ряд подобных белков, связанных со стрессом, был идентифицирован в 80—90-е годы. Установлены гены, кодирующие белки и показано, что стресс индуцирует экспрессию целого ряда генов. Это позволяет судить, какие гены ответственны за устойчивость. Стрессовые белки синтезируются в растениях в ответ на различные воздействия: анаэробия, повышенные и пониженные температуры, обезвоживание, высокие концентрации соли, действие тяжелых металлов, вредителей, а также при раневых эффектах и ультрафиолетовой радиации. В настоящее время обнаружено, что при каждом из этих стрессов синтезируются как общие, так и специальные для каждого из них белки.

Стрессовые белки разнообразны и образуют группы высокомолекулярных и низкомолекулярных белков. Белки с одинаковой молекулярной массой представлены разными полипептидами. Это обусловлено тем, что каждую группу белков кодирует не один ген, а семейство близких генов. После завершения синтеза белка могут происходить различные модификации, например, обратимое фосфорилирование. Защитная роль стрессовых белков в растении подтверждается фактами гибели клетки при введении ингибиторов синтеза белка в период





действия стрессора. С другой стороны изменения в структуре гена, повреждающие синтез белков, приводят к потере устойчивости клеток.

В результате изменения действия фактора или факторов происходит переключение жизни клетки на стрессовую программу. Это осуществляется одновременно на многих уровнях регуляции. Тормозится экспрессия генов, активность которых характерна для жизни клетки в нормальных условиях, и активируются гены стрессового ответа.

Активирование генов стресса происходит благодаря рецепции сигнала и соответствующей сигнальной цепи. Абиотические стресс-факторы (избыток солей, повышенная температура и др.) по-видимому, активируют рецепторы в плазматической мембране. Там начинается сигнальная цепь, которая через различные интермедиаты, такие как протеинкиназы, фосфатазы приводит к образованию транскрипционного фактора. Эти факторы в ядре активируют гены путем связывания со специфическими промоторами. Последовательность реакций следующая: стресс- сигнал → рецептор в плазмалемме → сигнальная цепь в цитозоле → транскрипционный фактор в ядре → промотор стресс-индуцированного гена → мРНК → белок → защитная роль в растении.

В настоящее время исследованы промоторы различных стресс-индуцируемых генов, и при этом найден целый ряд регуляторных последовательностей для различных стрессоров. Например, обнаружен сегмент из 6 нуклеотидов, который активируется АБК, а также сегмент из 9 нуклеотидов, который активируется осмотическим стрессом. Предполагают, что есть последовательности, которые активируют несколько элементов. В результате изменений на транскрипционном уровне в клетках растений через 5 мин от начала стресса появляются мРНК, кодирующие стрессовые белки.

Происходят изменения и в белоксинтезирующем аппарате. Распадаются полисомы, синтезирующие нормальные белки и формируются полисомы, синтезирующие стрессовые белки. Наблюдается ослабление, а затем и прекращение синтеза обычных белков в клетке, и переключение аппарата белкового синтеза на синтез стрессовых белков. Показано, что уже через 15 мин после начала воздействия стресс-фактора (теплового) в клетках обнаруживаются стрессовые белки. Их синтез постепенно нарастает, достигая максимума, а затем ослабевает. После окончания воздействия синтез стрессовых белков прекращается и возобновляется синтез белков, характерных для клетки в нормальных условиях. При этом при нормальной температуре мРНК стрессовых белков быстро разрушаются, тогда как сами белки могут сохраняться существенно дольше, обеспечивая, по-видимому, повышение устойчивости клеток к нагреву.

Важнейшей неспецифической реакцией на неблагоприятные воздействия является изменение свойств мембран, что связано с перестройками в их структуре. Это в значительной мере касается липидов. Наблюдаются сдвиги в соотношении различных групп жирных кислот, изменяется степень их ненасыщенности,





возрастает уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ), снижается их подвижность. Это влияет на функции мембранных белков. Структурные изменения в мембранах приводят к освобождению из связанного состояния ионов Ca^{2+} . Известна роль кальция в поддержании структуры хроматина, в регуляции активности ферментов в митохондриях и хлоропластах. В цитозоле концентрация кальция невысока (10^{-5} — 10^{-8} М), в то время как в апопласте и оргanelлах его в 10^3 — 10^4 раз выше. В результате стрессового воздействия поток кальция из апопласта в цитоплазму резко возрастает. Вслед за этим кальций выводится из цитоплазмы. Изменение концентрации кальция запускает специфические мембранные каналы и транспортные системы, а также вызывает структурные изменения в клетке.

Нарушение структуры мембран приводит к многочисленным изменениям в метаболизме. Повышается проницаемость мембран, происходит деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы, значение рН сдвигается в кислую сторону. Возрастает активность H^+ — помпы в плазмалемме и тонопласте. Увеличивается вязкость цитоплазмы, наблюдается торможение деления и роста клеток.

Важной особенностью реакции растений на стресс-факторы является изменение напряженности энергетического обмена. Митохондрии являются основными оргanelлами, снабжающими клетки таким энергетическим эквивалентом как АТФ. В состоянии стресса цитохромный путь дыхания падает и возрастает альтернативный путь с его терминальной оксидазой АО, не сопровождаемой образованием АТФ. Возникает недостаток энергетических ресурсов. Между тем при стрессе необходимы дополнительные энергетические эквиваленты. Возрастает затраты АТФ на поддержание структуры и обмена веществ, что сопровождается временной активацией дыхания. В дальнейшем при усилении действия стрессора дыхание снижается, и соотношение синтеза и расхода АТФ еще больше нарушается.

Возрастание активности гидролитических процессов ведет и к накоплению различных протекторных соединений, например такого низкомолекулярного осмотически активного вещества, как пролин. Проллин способен образовывать гидрофильные коллоиды, что удерживает воду и защищает белки от денатурации (при засухе, засолении, низкой или высокой температурах). Из других стрессовых метаболитов необходимо отметить образование редуцирующих сахаров, полиаминов, бетаинов. Полиамины способны предотвращать повреждения, вызванные морозом, засухой, действием солей. Это вещества основной природы, легко связываются с отрицательно заряженными группами полимеров. Увеличивают стабильность РНК, ДНК, рибосом, стабилизируют мембраны, тормозят лизис клеточных стенок. Бетаины как метилированные производные аминокислот и аминов являются главными донорами метильных групп. Метилирование изменяет функциональную активность ДНК и других внутриклеточных полимеров и повышает их устойчивость к различным стрессовым воздействиям. Следует





отметить, что перенос метильных групп на ДНК является самой распространенной модификацией ДНК.

Существенную роль в ответе растений на стрессоры играет гормональная система. Показано, что при неблагоприятных условиях возрастает количество абсцизовой кислоты, этилена, жасмоновой кислоты, изменяется соотношение фитогормонов. Высказывается мнение, что у растений в отличие от животных при неблагоприятных условиях ведущую роль играют гормоны, тормозящие их функциональную активность. Это обеспечивает организму торможение роста и вхождение в покоящееся состояние. При действии неблагоприятных факторов важным для растения является сохранение нормальных донорно-акцепторных отношений, поскольку при снижении запаса на ассимиляты, уменьшается фотосинтез. Однако на уровне организма имеется возможность смягчить это явление. В ряде случаев это происходит в результате увеличения объемов запасящихся тканей.

Устойчивость растений против неблагоприятных условий имеет разный характер. Она может быть основана на том, что организм тем или иным путем избегает их воздействия. Например, одни растения запасают воду (суккуленты) и тем самым избегают обезвоживания при засухе, другие растения, с очень коротким вегетационным периодом (эфемеры), приурочивают жизнедеятельность ко времени выпадения осадков. Значительно большее значение имеет устойчивость, основанная на выносливости клеток растений, т. е. способности в процессе адаптации перестраивать как скорость, так и направление метаболических реакций таким образом, чтобы и в изменившихся условиях среды выработывать все необходимые соединения.

Разный уровень устойчивости обусловлен биологическими особенностями видов. Растения, различающиеся по устойчивости, на стрессовые воздействия реагируют однотипно, но отличаются по скорости физиологических и структурных перестроек. Для растений, устойчивых к действию стрессоров, показана большая стабильность клеточных мембран по сравнению с неустойчивыми. Сохранению целостности мембран способствует торможение распада липидов и белков, что может быть связано с эффективной работой механизмов антиоксидантной защиты. Важными является сохранение содержания ненасыщенных жирных кислот, регуляция кальциевого обмена в клетках. Это придает мембране большую пластичность и создает лучшие условия для функционирования мембран. Так, показано, что мембраны холодостойких растений отличаются большим содержанием ненасыщенных жирных кислот. Это позволяет сохранять жидкое состояние при пониженных температурах, при которых они переходят в полужидкое состояние. Значение липидов мембран в устойчивости к низким температурам подтверждается опытами с трансгенными растениями.

При изучении процессов устойчивости отмечаются случаи одновременного ее повышения к нескольким факторам после действия какого-либо одного





стрессора (по П.А. Генкелю: «сопряженная устойчивость»). Так, установлено, что предварительный тепловой шок повышает устойчивость к водному дефициту, засолению, тяжелым металлам. С другой стороны, повышение теплоустойчивости растений отмечено при водном дефиците, действии засоления, холодной закалке.

Из неблагоприятных условий, которые вызывают стресс у растительных организмов, наиболее часто встречающимися стрессорами являются недостаток воды, высокая температура, низкая температура, высокая концентрация солей. В настоящей главе остановимся на рассмотрении физиологических основ засухоустойчивости, жаростойкости, холодоустойчивости, морозоустойчивости, зимостойкости, солеустойчивости, устойчивости к недостатку или отсутствию кислорода.

■ АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И СИСТЕМА АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ



Большая часть живых организмов на Земле не может обходиться без кислорода, который играет ключевую роль в энергетике, являясь окислителем питательных веществ. Молекулярный кислород не токсичен для клеток, однако опасность представляют продукты его неполного окисления: перекисные соединения, супероксидные радикалы, синглетный кислород и др. В связи с биологической активностью эти соединения получили название **активные формы кислорода (АФК)**.

Появление АФК вызвано тем, что молекулярный кислород (O_2) может перехватывать электроны у некоторых переносчиков цепи электронного транспорта. В результате одноэлектронного восстановления молекулы кислорода образуется *супероксидный радикал* или анион-радикал: $O_2 + e \rightarrow O_2^{\bullet -}$. Образование АФК происходит и при взаимодействии озона с кислородом: $O_3 + O_2 \rightarrow 2O_2 + O_2^{\bullet -}$.

Супероксидный радикал — заряженная частица, окруженная молекулами воды. Поэтому $O_2^{\bullet -}$ не может преодолеть мембрану, оказывается «запертым» в клетке и становится источником других форм АФК, например перекиси водорода: $O_2^{\bullet -} + e + 2H^+ \rightarrow H_2O_2$. Перекись водорода, в свою очередь, восстанавливается и дает гидроксил-радикал: $H_2O_2 + e + H^+ \rightarrow OH^{\bullet}$. Реакционная способность последнего чрезвычайно высока, поэтому гидроксил-радикал способен окислить практически любое вещество клетки, включая ДНК. Концентрации АФК в тканях невысоки и составляют 10^{-8} — 10^{-11} М. АФК вызывают образование органических гидропероксидов (ROOH) ДНК, белков, липидов. Этот процесс называют *перекисным окислением*. Гидропероксиды в ходе метаболизма способны превращаться в различные окисленные соединения — спирты, альдегиды и др. Так,





в ходе перекисного окисления липидов (ПОЛ) снижается содержание ненасыщенных жирных кислот, образуются различные производные жирных кислот, а затем такие метаболиты как малоновый диальдегид, этан и др.

АФК образуются в различных частях клетки. У животной клетки наибольший вклад вносит дыхательная цепь митохондрий. У растений эти процессы происходят еще и в хлоропластах. Поэтому у растений возможность образования АФК выше, чем в животной клетке. Возникновение АФК в хлоропластах обусловлено работой Rubisco по оксигеназному типу, а также фотосистемами. В ФС I появление супероксидного радикала связано с ферредоксином, а в ФС II — с фотолизом воды. В растительных митохондриях образование супероксидного радикала обусловлено не только функционированием ЭТЦ, но и наличием цианоустойчивого дыхания.

Образование АФК в клетке происходит постоянно и является обычным метаболическим процессом. АФК принимают участие в защитных реакциях, например, при действии патогенов, а также служат вторичными посредниками в передаче сигналов. Однако при неблагоприятных воздействиях (засуха, затопление, повышенная температура, тяжелые металлы, механические повреждения, гербициды и др.) происходит чрезмерное накопление АФК, что может приводить к серьезным функциональным нарушениям, поскольку повреждаются различные компоненты клеток. Примером является иницирование перекисного окисления липидов (ПОЛ) биологических мембран, что способствует нарушению их структуры и повышению проницаемости. АФК могут вызывать повреждение фотосинтетического аппарата хлоропластов (фотоингибирование). АФК вызывают модификацию нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Ингибируется деление клетки. Особенно АФК влияют на электронтранспортную цепь хлоропластов и митохондрий.

Защита клетки обеспечивается благодаря работе антиоксидантной системы (АОС), которая может осуществляться энзиматическим и неэнзиматическим путем. Основным способом защиты от АФК является их инактивация. Это достигается работой специальных ферментов: супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы. Супероксиддисмутаза (СОД) — фермент, который широко распространен в природе. В активном центре СОД содержатся ионы металлов (меди, железа, марганца, цинка). Так, в митохондриях содержится Mn СОД, в хлоропластах — Fe СОД, в цитоплазме и пероксисомах — Cu-Zn СОД. СОД присутствует во всех аэробных организмах и служит для эффективного удаления супероксидных радикалов. СОД катализирует реакцию превращения двух анион-радикалов в перекись водорода (H_2O_2) и молекулярный кислород: $\text{O}_2^- + \text{O}_2^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$.

Каталаза расщепляет перекись водорода с образованием воды и молекулярного кислорода, а пероксидазы восстанавливают перекись до воды специальными субстратами, например, глутатионом. Глутатиону принадлежит особая роль, что





связано со способностью восстанавливать перекись водорода, гидропероксиды ROOH, а также обезвреживать вторичные метаболиты. Глутатион-зависимые ферменты работают во всех частях клетки, включая ядро, митохондрии и эндоплазматическую сеть. Антиоксидантный эффект селена также в основном опосредован глутатион-зависимыми ферментами. В растительной клетке перекись водорода образуется еще и при окислении гликолата, который является продуктом оксигеназной реакции, катализируемой РБФ-карбоксилазой/оксигеназой (см. с. 177).

В состав АОС входят низкомолекулярные вещества-антиоксиданты, способные реагировать с АФК без участия ферментов. К таким веществам относятся каротины, витамины (А, Е, С) и др. Так, аскорбиновая кислота (витамин С) способна реагировать с супероксидным и гидроксильным радикалами и тем самым снижать их концентрацию в клетке. Важность работы каротиноидов по обезвреживанию АФК доказывается опытами с мутантами. Мутанты микроорганизмов, лишенные каротиноидов, оказываются нежизнеспособными и погибают на свету в результате фотоокисления.

Другим механизмом защиты от АФК является уменьшение внутриклеточной концентрации молекулярного кислорода, а соответственно и АФК в клетке. Это достигается путем усиления фотодыхания, активированием альтернативной оксидазы в ЭТЦ митохондрий, энергетического использования поглощенного кислорода, например дыхательной цепью. Кроме того, в ответ на накопление АФК могут открываться поры на внутренней мембране митохондрий, что, по-видимому, связано с утечкой протонов. В результате стимулируется дыхание и «утилизируется» O_2 . При избыточном накоплении АФК клеткой и невозможности избавиться от них, клетки уничтожаются апоптозом.

Степень повреждений от АФК зависит от эффективности работы АОС и определяется устойчивостью растений. У устойчивых растений выше активность антиоксидантных ферментов, содержание витаминов Е и С. Показано, что введение в ткани СОД подавляет образование избыточных АФК и снижает гибель клеток под действием патогенов. Трансгенные растения с повышенной активностью СОД оказывались более устойчивыми в ряду стресс-факторов, в т. ч. водному дефициту.

■ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ

Вопрос об устойчивости растений к засухе имеет большое не только теоретическое, но и практическое значение. На территории нашей страны имеются зоны избыточного увлажнения с годовым количеством осадков более 500 мм, области неустойчивого увлажнения с годовым количеством осадков 250—500 мм и области с недостаточным увлажнением (засушливые), где количество осадков менее 250 мм в год. Необходимо также учитывать, что для растений важно не





только и даже не столько общее годовое количество осадков, сколько их распределение по месяцам. Для большинства сельскохозяйственных растений особенно важны дожди в первую половину лета (май, июнь), но чаще всего именно этот период бывает резко засушливым.

Понятие засуха включает комплекс метеорологических условий. **Засуха** — это длительный период бездождя, сопровождаемый непрерывным падением относительной влажности воздуха и повышением температуры. Различают засуху атмосферную и почвенную. *Атмосферная* засуха характеризуется низкой относительной влажностью воздуха, *почвенная* — отсутствием доступной для растений воды в почве. Чаще всего эти виды засухи сопровождают друг друга. К очень тяжелым последствиям приводят также такие явления, как мгла и суховей. *Мгла* — это атмосферная засуха, сопровождаемая появлением в воздухе во взвешенном состоянии твердых частиц. *Суховей* — это атмосферная засуха, сопровождаемая сильным ветром, при котором перемещаются большие массы горячего воздуха.

■ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ НЕДОСТАТКА ВОДЫ

В естественных условиях очень часто даже в обычные ясные дни поступление воды в растение не успевает за ее расходом. Образуется водный дефицит, который легко обнаружить, определяя содержание воды в листьях в разные часы суток. Измерения показали, что в полуденные часы содержание воды в листьях примерно на 25—28% меньше по сравнению с утренними. Увеличение водного дефицита сопровождается уменьшением водного потенциала листьев. Именно поэтому в дневные часы водный потенциал листьев, как правило, наименьший (более отрицательный).

Полуденный водный дефицит представляет собой нормальное явление и особенной опасности для растительного организма не представляет. Значительному увеличению водного дефицита препятствует сокращение транспирации в ночные часы. В нормальных условиях водоснабжения перед восходом солнца листья растений насыщены водой. Однако при определенном сочетании внешних условий водный дефицит настолько возрастает, что не успевает восстанавливаться за ночь. В утренние часы листья растений уже недонасыщены водой, появляется остаточный утренний водный дефицит (Л.С. Литвинов). В последующие дни, если снабжение водой не улучшится, недостаток воды будет все больше и больше нарастать. В некоторых случаях может наблюдаться завядание растений и утрачивается тургор. Первые фазы завядания сходны с первыми фазами плазмолиза, так как в силу уменьшения содержания воды объем клетки сокращается. Однако в дальнейшем течение процессов завядания и плазмолиза различно. При плазмолизе происходит отставание цитоплазмы от клеточной оболочки, а при завядании сокращающаяся в силу потери воды цитоплазма тянет





за собой оболочку. На оболочке образуются как бы складки, она теряет первоначальную форму, что и вызывает потерю прямостоячего положения тканей и организма в целом. Завядание не означает, что растение погибло. Если своевременно снабдить растение водой, то тургор восстанавливается, жизнедеятельность организма продолжается, правда, с большими или меньшими повреждениями.

Различают два типа завядания. Причиной *временного завядания* чаще всего бывает атмосферная засуха, когда доступная вода в почве есть, однако низкая влажность воздуха, высокая температура настолько увеличивают транспирацию, что поступление воды не поспевает за ее расходом. При временном завядании в основном теряют тургор листья. Чаще всего это наблюдается в полуденные часы. В ночные часы растения оправляются и к утру вновь находятся в тургесцентном состоянии. Временное завядание не проходит без последствий. При потере тургора устьица закрываются, фотосинтез резко замедляется, растение не накапливает сухого вещества, а только тратит его. Однако все же, временное завядание сравнительно легко переносится растением.

Глубокое завядание наступает тогда, когда в почве почти не остается доступной для растения воды. В этих условиях даже небольшая транспирация вызывает все возрастающий водный дефицит и глубокое завядание, при котором происходит общее иссушение всего растительного организма. Растущие молодые листья оттягивают воду от стебля и корневой системы. Последствия такого завядания могут быть необратимыми и губительными.

Вместе с тем непродолжительное завядание может рассматриваться как один из способов защиты растения от губительного обезвоживания. Так, при завядании благодаря устьичным и внеустьичным регулирующим механизмам транспирация резко сокращается, что позволяет растительному организму в течение определенного промежутка времени сохранить воду и не погибнуть от полного высыхания. Завядание может происходить при разной потере воды. У растений тенистых местообитаний с малоэластичными клеточными оболочками потеря воды, равная 3—5%, уже вызывает завядание. Однако есть и такие растения, у которых завядание наступает только при 20—30%-ном водном дефиците. Водный дефицит и завядание вызывают сдвиги в физиологической деятельности растения. Эти изменения могут быть более или менее сильными, обратимыми и необратимыми, в зависимости от длительности обезвоживания и от вида растения.

За начало страдания растений от недостатка воды обычно принимается появление остаточного утреннего водного дефицита. Одновременно в этот же период прекращается плач растений. Последствия водного дефицита многообразны. Прежде всего, в клетках понижается содержание свободной воды, одновременно возрастает концентрация клеточного сока. Происходят глубокие изменения в цитоплазме, увеличивается ее вязкость. Возрастает проницаемость мембран. Листья, подвергшиеся завяданию, при помещении в воду выделяют значительное

количество солей и других растворимых соединений. Усиленный выход солей (экзоосмос) наблюдается также из клеток корня, подвергнутых завяданию. Одновременно эти клетки теряют способность к поглощению питательных веществ. Изменения связаны с нарушениями в структуре мембран, которые наблюдаются при снижении содержания воды ниже 20% от массы.

В результате нарушения гидратных оболочек меняется конфигурация белков-ферментов и, как следствие, их активность. Особенно резко падает активность ферментов, катализирующих процессы синтеза. Вместе с тем активность ферментов, катализирующих процессы распада, возрастает. Крахмал распадается на сахара. Завядание приводит к увеличению активности ферментов, катализирующих распад белков (протеолиз). Содержание белкового азота резко падает, а небелкового — возрастает. Распад белков при обезвоживании может быть настолько глубоким, что наступает гибель растения.

Изменяется нуклеиновый обмен. Показано, что при возрастании водного дефицита усиливается распад РНК, возрастает активность рибонуклеаз, приостанавливается синтез ДНК. Возможно, что изменение в нуклеиновом обмене является одной из причин остановки синтеза белков.

При рассмотрении вопроса о влиянии происходящих при завядании процессов распада на жизнедеятельность организма надо, по-видимому, учитывать два обстоятельства. С одной стороны, этот процесс приводит к увеличению концентрации клеточного сока и в этой связи представляет собой защитную реакцию организма. С другой стороны, усиление процессов распада приводит к тяжелым физиологическим нарушениям и даже к гибели организма.

Недостаток воды изменяет и такие основные физиологические процессы, как фотосинтез и дыхание. При обезвоживании устьица закрываются, это резко снижает поступление CO_2 в лист и, как следствие, интенсивность фотосинтеза падает. Однако уменьшение содержания воды снижает интенсивность фотосинтеза и у растений, не имеющих устьиц (мхи, лишайники). Обезвоживание нарушает структуру хлоропластов, а также конформацию ферментов, участвующих в процессе фотосинтеза, уменьшает их активность, нарушается процесс фотофосфорилирования (И.А. Тарчевский). Что касается интенсивности дыхания, то в первый период завядания она даже возрастает. Это связано с тем, что в результате усиления под влиянием завядания процесса распада крахмала возрастает количество сахаров — основного субстрата дыхания. При этом сахара в основном накапливаются в листьях, так как отток ассимилятов при засухе резко тормозится. Вместе с тем при недостатке воды в клетках энергия, выделяющаяся в процессе дыхания, не аккумулируется в АТФ, а в основном выделяется в виде тепла (В.Н. Жолкевич). Таким образом, при завядании энергия дыхания не может быть использована растением.

Из всех физиологических процессов наиболее чувствительным к недостатку влаги является процесс роста. Наблюдения показывают, что в самый начальный

период, когда растение испытывает недостаток влаги, фотосинтез еще идет, дыхание осуществляется нормальным путем, а рост уже приостанавливается (Н.А. Максимов). Это объясняется несколькими причинами. Уменьшение содержания воды прекращает редупликацию ДНК, а, следовательно, деление клеток. Вторая фаза роста клеток (фаза растяжения) идет за счет усиленного поступления воды. В условиях недостатка воды эта фаза резко тормозится. Клетки, образовавшиеся в условиях засухи, отличаются малым размером. Недостаток воды приводит и к другим анатомическим изменениям — большему развитию механических тканей. Торможение процессов роста, наблюдаемое при недостатке воды, может также явиться следствием нарушения гормонального обмена. Действительно, показано, что при недостатке воды увеличивается активность ингибиторов роста (абсцизовой кислоты и этилена).

Таковы общие закономерности страдания растительного организма под влиянием водного стресса. Надо заметить, что отдельные органы растения страдают не в одинаковой степени и в определенной последовательности. При начинающемся водном дефиците в растении наблюдается перераспределение воды. Молодые листья оттягивают воду от более старых, а также от корневой системы. Отмирают корневые волоски. Усиливаются процессы опробковения корней. Указанные изменения приводят к значительному сокращению зоны, участвующей в поглощении воды, к снижению проницаемости клеток корня для воды. Именно это определяет тот факт, что после длительного завядания растения оправляются медленно. Более того, способность корневых систем к поглощению воды после завядания полностью не восстанавливается. После достижения растением полного тургора процессы обмена также восстанавливаются не сразу, так как водный стресс вызывает нарушения в системах регуляции.

Рассматривая в целом процессы, происходящие в растении под влиянием недостатка воды, необходимо отметить, что они проходят разные этапы. Известно, что при воздействии неблагоприятных условий среды в организме развиваются приспособительные процессы. На начальных этапах недостаток воды вызывает в растительном организме физиологические изменения, повышающие его устойчивость. К таким процессам относится осморегуляция — накопление осмотически действующих веществ, таких как ионы (в первую очередь K^+) и органические вещества (органические кислоты, аминокислоты). Благодаря этому вода удерживается (повышается соотношения связанной воды к свободной), и клетки предохраняются от высыхания. Однако накопление ионов небезопасно, т. к. может привести к ингибированию ферментов. В силу этого основное приспособительное значение имеет образование при водном стрессе растворимых органических соединений — сорбитола, глицинбетаина, и в первую очередь пролина. В условиях водного дефицита содержание пролина возрастает во много раз. Показано, что у ряда растений (ячмень, хлопчатник и др.) содержание пролина увеличивается почти в 100 раз. Такой фитогормон как абсцизовая

кислота, накапливающаяся при стрессе, также способствует образованию этой аминокислоты. Пролин действует как осморегулятор, способствует удержанию воды, предотвращает дегидратацию белков, вызываемую засухой, увеличивает оводненность мембран и стабилизирует их структуру. Опыты показали, что растения, способные к осморегуляции, в условиях стресса сохраняют фотосинтез на более высоком уровне.

Необходимо отметить особую роль хлоропластов в регуляции водоудерживающей способности листьев. В начальный период стресса содержание воды в хлоропластах увеличивается, и они набухают. В период усиления водного дефицита хлоропласты теряют воду медленнее по сравнению с клеткой в целом и могут служить дополнительным резервуаром воды. Это является одной из причин, что при засухе процесс фотосинтеза снижается медленно и при небольшом водном дефиците даже возрастает. Способность растительного организма сохранять при засухе способность к накоплению сухого вещества проявляется и в изменениях путей фотосинтеза. Предполагается, что САМ-путь наряду с конституционным способом, когда САМ-путь экспрессируется в течение всего онтогенеза, может формироваться и как адаптация в ответ на действие водного стресса. В качестве сигнала может быть сочетание влияния водного дефицита и недостатка углекислого газа, вызванного закрытием устьиц. В результате передачи сигнала в ядро происходят изменения экспрессии генов, кодирующих ферменты C_4 и САМ-пути, например ФЕП-карбоксилазы. Как уже рассматривалось, САМ или C_4 -путь позволяют расходовать воду в 3–5 раз экономнее по сравнению с растениями C_3 -пути.

В условиях водного стресса происходят заметные изменения и в гормональной системе. Это, прежде всего, выражается в накоплении таких фитогормонов как АБК и этилен. Абсцизовая кислота вызывает уменьшение транспирации при одновременном усилении поглощения воды корневой системой. В этой связи проявляется ее ведущая роль в процессах водного обмена. Наряду с этим, как правило, содержание таких фитогормонов как ауксины и гиббереллины уменьшается. Изменение соотношения фитогормонов приводит к торможению роста, что также может рассматриваться как защитная реакция.

В условиях водного дефицита при закрытых устьицах в клетках тормозится поступление углекислого газа. Недостаток CO_2 вызывает ослабление фотосинтеза и как следствие некоторый избыток кислорода. Как уже упоминалось в этих условиях возможно накопление супероксидных радикалов или других АФК. Это приводит к развитию перекисного окисления липидов и повреждению мембран. В этой связи важным моментом адаптации растений к условиям засухи является развитие антиоксидантной системы и образование соответствующих ферментов, в первую очередь СОД.

Как и при других стрессорах важное значение в обеспечении устойчивости при засухе имеет образование особых стрессовых белков. Это, например большая

устойчивость — 417 образ стрессов. белков

группа белков-дегидринов (*LEA*-белки). Эти белки обычно синтезируются в период позднего эмбриогенеза, когда происходит естественное обезвоживание семян. Как уже отмечалось синтез таких белков индуцируется АБК (см. с. 356). При обезвоживании *LEA*-белки предохраняют клеточные структуры от деградации, связывая воду. Возрастает роль белков, участвующих в транспорте воды через мембраны — аквапоринов. Защита ДНК при засухе осуществляется другими стрессовыми белками — шаперонами. Значение этих белков заключается в поддержании целостности ДНК при обезвоживании.

Вместе с тем дальнейшее воздействие недостатка воды приводит к таким нарушениям, которые вызывают повреждение организма. Эти нарушения могут иметь обратимый и необратимый характер.

Затянувшееся завядание может привести растение к гибели. В крайних случаях при внезапном и очень большом напряжении всех метеорологических факторов растение гибнет от высыхания (захват) или высоких температур (запал). Однако обычно гибель растений от водного дефицита наступает еще до их полного высыхания, и причиной ее являются нарушения обмена веществ. Особенно опасно в этом отношении нарушение нуклеинового и белкового обмена. Прекращение синтеза и усиление распада белка, снижение его содержания ниже критического уровня приводят к необратимым изменениям. Организм не может восстановить способность к новообразованию белка, а без этого невозможна жизнь. Глубокий распад сложных органических соединений ведет к образованию промежуточных продуктов распада (например, аммиака), которые, накапливаясь, отравляют организм. Не исключено также, что обезвоживание приводит к повреждению из-за резкого повышения концентрации клеточного сока и сдвига рН в кислую сторону.

Необходимо отметить, что растения на протяжении онтогенеза относятся к недостатку воды неодинаково. У каждого вида растений существуют критические периоды, т. е. периоды наибольшей чувствительности к снабжению водой. Исследования показали, что именно периоды наибольшего роста данного органа или всего растительного организма в целом наиболее чувствительны к недостатку воды. С агрономической точки зрения критические периоды — это периоды, когда наиболее интенсивно растут и формируются те органы, ради которых данное растение возделывают. Особенно чувствительными к недостатку воды являются периоды формирования пыльцы и оплодотворения (Ф.Д. Сказкин, В.В. Аникиев).

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ

По отношению к воде все растения делятся на четыре экологические группы: 1) водные растения, которые погружены в воду целиком или частично, — *гидрофиты*; 2) растения увлажненных местообитаний — *гигрофиты*; 3) растения,

обитающие в среде со средним уровнем обеспеченности водой, не имеющие ясно выраженных приспособлений к избытку или недостатку воды, — *мезофиты*;
4) растения, обитающие в среде, характеризующейся резким недостатком воды, — *ксерофиты*.

Остановимся на физиологической характеристике ксерофитов. Ксерофиты — растения засушливых местообитаний, которые в высокой степени обладают способностью к приспособлению в процессе онтогенеза к перерывам в водоснабжении. Ксерофиты не представляют собой физиологически однородной группы. Некоторые ксерофиты обладают малой интенсивностью транспирации, вместе с тем ряд ксерофитов характеризуется интенсивной транспирацией (Н.А. Максимов). Возможность переносить резко засушливые условия достигается разными физиологическими средствами. Классификация этих растений наиболее полно разработана П.А. Генкелем. С некоторыми упрощениями ксерофиты можно разделить на следующие группы:

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

Суккуленты обладают своеобразным обменом веществ, получившим название САМ — метаболизм (см. с. 179). У растений с этим типом обмена днем устьица закрыты, а ночью они открываются, что обеспечивает резкое уменьшение расхода воды в процессе транспирации. Углекислый газ накапливается в ночной период в виде органических кислот. В дневные часы акцептированный CO_2 высвобождается и используется в процессе фотосинтеза. Указанная особенность позволяет этим растениям осуществлять фотосинтез при закрытых днем устьицах. Все же фотосинтез у таких растений идет чрезвычайно медленно. Поэтому для них характерно крайне медленное накопление сухого вещества и низкие темпы роста. Следствием специфического обмена веществ является большое содержание связанной воды и высокая вязкость цитоплазмы.

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

2. *Эксерофиты* (настоящие ксерофиты) — растения, обладающие способностью резко сокращать транспирацию в условиях недостатка воды. Для этой группы растений характерен ряд приспособлений к сокращению потери воды: высокая эластичность цитоплазмы, низкая оводненность, высокая водоудерживающая способность и вязкость. Низкий осмотический потенциал клеточного сока позволяет поглощать воду из почвы, обделенной водой. В ряде случаев подземные органы этих растений, особенно в верхних частях, покрыты толстым слоем пробки. Иногда пробкой покрываются и стебли. Листья покрыты толстым слоем кутикулы, многие имеют волоски. Некоторые представители этой группы растений имеют различные типы дополнительной защиты устьиц. К ним можно отнести расположение устьиц в ямках, закупоривание устьичных щелей восковыми и смолистыми пробочками. Соприкосновение устьичных щелей с окружающей средой уменьшается также у некоторых растений путем свертывания листьев в трубку. Вместе с тем для этой группы растений характерна в высокой степени способность переносить обезвоживание, состояние длительного завядания. Особенно хорошо переносят потерю воды растения с жесткими листьями (склерофиты), которые и в состоянии тургора имеют сравнительно мало воды. Эти растения характеризуются большим развитием механических тканей. Листья у них жесткие, что позволяет при потере тургора избежать механических повреждений. К этой группе растений относится саксаул, песчаная акация, аристида, некоторые полыни и др.

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



некоторых из них покрыты волосками. Волоски создают как бы экран, который дополнительно защищает листья от перегрева.

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

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

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

С практической точки зрения чрезвычайно важным является вопрос, чем определяется степень устойчивости к засухе растений среднего типа — мезофитов, к которым относятся и все наши культурные растения. Известно, что культурные растения сильно различаются по признаку засухоустойчивости. Такие сельскохозяйственные культуры, как сорго, просо, кукуруза, морковь, отличаются значительной устойчивостью к засухе. В выяснении этого вопроса большую роль сыграли работы выдающихся русских физиологов В.Р. Заленского, Н.А. Максимова, П.А. Генкеля и др. Благодаря их исследованиям выяснилось, что засухоустойчивость — это комплексный признак, связанный с целым рядом физиологических особенностей. Основным, определяющим признаком для отдельных видов и сортов культурных растений является их способность переносить недостаток воды без резкого снижения ростовых процессов и урожайности. В свою очередь это свойство определяется, по-видимому, прежде всего устойчивостью цитоплазмы, особенно мембран митохондрий и хлоропластов, или их способностью сохранять особенности структуры при уменьшении гидратных оболочек, окружающих молекулы белка, а также устойчивостью ферментных систем. Иначе говоря, засухоустойчивость определяется способностью растительного организма как можно меньше изменять процессы обмена веществ в условиях недостаточного

водоснабжения. Так, засухоустойчивые сорта обладают способностью поддерживать синтетическую деятельность ферментов на высоком уровне даже при сильном завядании (Н.М. Сисакян), а также способностью сохранять сопряженность окисления и фосфорилирования.

Большое значение имеют также анатомо-морфологические признаки. В 1904 г. известным русским физиологом В.Р. Заленским было показано, что анатомическая структура листьев правильно изменяется в зависимости от их ярусности. Оказалось, что чем выше расположен лист, тем более в нем выражены определенные признаки: меньше клетки и величина устьиц, большее число устьиц и жилок на единицу поверхности листа, сильнее развита палисадная паренхима. Одновременно чем выше расположен лист, тем более высокой транспирацией и большей интенсивностью фотосинтеза он обладает. Указанные закономерности получили название закона Заленского. При изучении причин данного явления выяснилось, что оно является следствием худшего водоснабжения верхних листьев. Одновременно было показано, что у листьев растений, выращенных в более засушливых условиях, проявляются те же изменения, как и у листьев более верхнего яруса. В связи с этим совокупность названных анатомо-физиологических признаков получила название ксероморфной структуры. Растения, листья которых обладают ксероморфной структурой, более устойчивы к засухе. Для характеристики устойчивости того или иного растения к засухе имеет значение величина транспирационного коэффициента. Этот показатель может служить характеристикой, указывающей на более экономное расходование воды. Сравнение расходования воды с накоплением сухого вещества растением правомерно потому, что интенсивность того и другого процесса связана в определенной мере со степенью открытости устьиц.

При оценке и выведении засухоустойчивых сортов важно учитывать совокупность всех рассмотренных признаков. В настоящее время делаются попытки получения трансгенных растений, у которых в геном вводятся гены, кодирующие ферменты синтеза протекторных соединений, например, пролина.

Наряду с селекционной работой предложены методы так называемого предпосевного закаливания растений к засухе. Было замечено, что растения, перенесшие засуху, становятся более устойчивыми к обезвоживанию. Однако если завяданию подвергается взрослое растение, темпы роста и продуктивность его снижаются. В этой связи П.А. Генкелем предложено проводить подсушивание намоченных семян перед посевом. Из таких семян вырастают растения, более устойчивые к засухе. По-видимому, при подсушивании перестраивается конформация белков-ферментов, и они становятся менее чувствительными к потере воды. Вместе с тем новые клетки и органы, возникающие из меристем, перенесших обезвоживание, характеризуются сравнительной мелкоклеточностью и другими ксероморфными признаками и, как следствие, большей устойчивостью.

В ряде исследований показано увеличение устойчивости растений к засухе при намачивании семян в растворах микроэлементов, например, бора, меди



(М.Я. Школьник). Имеются также данные, что улучшение условий питания путем внесения удобрений (например, калийных) способствует более экономному расходованию воды, снижает транспирационный коэффициент. Повышению засухоустойчивости растений способствует обработка растений гормональными веществами, в частности абсцизовой кислотой. С этой целью также используют аналоги цитокининов (картолин) и ретарданты (хлорхалинхлорид).

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

3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОРОШЕНИЯ

Наиболее радикальным способом борьбы с засухой является орошение. Однако для правильного применения этого приема, установления сроков и норм полива необходимы методы, позволяющие определять нуждаемость растений в воде. Это особенно важно потому, что как избыточное, так и недостаточное орошение не только не дает положительного эффекта, но может привести к отрицательным результатам. При избыточном орошении растение не успевает использовать даваемую ему воду. Избыток воды уплотняет, а иногда даже заболачивает почву и тем самым резко ухудшает снабжение корней кислородом. Часто наблюдается также засоление почвы. Вода, проникая в глубокие слои почвы, богатые солями, растворяет их, раствор солей поднимается вверх по капиллярам. Как следствие концентрация солей в пахотном горизонте растет. Большинство культурных растений очень чувствительно к концентрации солей. В результате из-за неправильного пользования поливной водой приходится забрасывать обширные пространства плодородных земель с дорогостоящими оросительными сооружениями. Недостаточные поливы также могут привести к нежелательным последствиям. При длительных межполивных периодах растения периодически попадают в условия засухи. Растения, получившие полив, развивают большую листовую поверхность и теряют значительное количество воды в процессе транспирации, вся их структура уклоняется в сторону большей влаголюбивости. Такие растения требуют больше влаги и при перерывах в водоснабжении страдают сильнее по сравнению с растениями, совсем не получившими полива.

Таким образом, сроки и нормы полива (схема орошения) должны быть таковы, чтобы растения не испытывали недостатка в воде и в то же время чтобы они успевали израсходовать почти всю данную им за полив воду. Для правильного расчета общей поливной нормы предложены разные методы. Однако прежде всего нужно исходить из необходимости восполнить дефицит в воде, т. е. разницу

между общим водопотреблением и естественными ресурсами влаги в данном районе. Водопотребление — это суммарный расход воды (транспирация + испарение почвой) за вегетационный период.

А.Н. Костяковым было предложено следующее уравнение для расчета нормы полива (M): $M = E - P_0 - \Delta W$, где E —общее водопотребление; P_0 — количество осадков за вегетационный период; ΔW — используемые внутренние запасы влаги в почве за этот период.

Надо сказать, что величина E меняется в зависимости от типа растений, фазы развития растения и условий выращивания. Так, по данным И.С. Шатилова, водопотребление озимой пшеницы за весь вегетационный период составляет 3786 м³/га. Однако оно колеблется в зависимости от фазы развития. Так, в период кущения водопотребление составило 340 м³/га, а в период выхода в трубку — 796 м³/га. Сообразно с этими колебаниями должны варьироваться и нормы орошения. Вместе с тем, как уже упоминалось (с. 101), транспирационные коэффициенты, а следовательно, и водопотребление сильно меняются в зависимости от уровня питания. В этой связи внесение удобрений позволяет значительно более экономно расходовать оросительную воду. При этом надо учитывать, что особенно важно обеспечить растения водой в так называемые критические периоды (см. с. 418).

Схема орошения может быть заранее фиксирована только в тех районах, где осадков практически нет. В зоне неустойчивого увлажнения схема орошения должна изменяться в зависимости от метеорологических условий, а также от темпов роста растений. Наилучшие результаты дает определение сроков полива по физиологическому состоянию самого растительного организма (Н.С. Петин). Для определения нуждаемости растений в воде могут быть использованы различные показатели: 1) содержание воды в листьях; 2) степень открытости устьиц; 3) интенсивность транспирации; 4) величина водного потенциала. Особенно следует рекомендовать определение степени открытости устьиц методом инфльтрации. Этот метод основан на проникновении органических жидкостей (спирта, ксилола, бензола) и легко осуществим в полевых условиях. Для получения максимальной продуктивности растений устьица должны оставаться открытыми в течение всего дня. Хорошие результаты дает также определение потребности растений в воде по концентрации клеточного сока, которую можно определить с помощью рефрактометра.

Надо учитывать, что орошение оказывает глубокое влияние не только на водный режим почвы, но и на приземный климат. С помощью орошения можно изменить микроклимат в сторону, благоприятную для растений. С этой точки зрения большое значение имеет введение освежительных поливов малыми нормами (дождевание). Эти поливы повышают влажность и снижают температуру приземного воздуха, что положительно влияет на растение. Применение орошения требует особенно тщательной регулировки питания растений.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Растения различаются по способности выносить повышенные температуры. Большинство растений начинают страдать при температуре 35—40°C. Лучше переносят повышенную температуру обезвоженные органы: семена до 120°C, пыльца до 70°C. Однако есть высшие растения, главным образом растения пустынь (например, суккуленты), которые переносят повышение температуры до 60°C. Некоторые водоросли, грибы и бактерии могут переносить еще более высокую температуру. Наиболее термофильными являются микроорганизмы (бактерии, некоторые водоросли), обитающие в горячих источниках и в кратерах вулканов, которые способны переносить повышение температуры до 100°C.

Температура транспирирующих листьев ниже температуры воздуха. Обычно растения снижают температуру с помощью транспирации и таким образом избегают перегрева. Водный дефицит, который возникает при недостатке воды, увеличивает неблагоприятное действие повышенных температур. Высокая температура оказывает губительное влияние на организмы, что вызывает повреждения мембран и белков. Различные белки-ферменты денатурируют при различной температуре. Однако даже частичная денатурация некоторых наиболее термолабильных ферментов приводит к нарушению согласованности процессов обмена. Накапливаются растворимые азотистые соединения и другие ядовитые промежуточные продукты обмена, в результате чего происходит гибель клеток. Высокая температура тормозит как фотосинтез, так и дыхание. Уменьшается сопряженность энергетических процессов. Особенно чувствителен к повышенной температуре фотосинтез. Депрессия этого процесса обычно начинается уже при 35—40°C. Необходимо заметить, что при повышенных температурах уменьшается активность фитогормонов. Резко падает активность гиббереллинов, что является одной из причин торможения ростовых процессов.

Жаростойкость достигается рядом приспособительных изменений метаболизма, в том числе возрастание вязкости цитоплазмы, увеличение содержания осмотически активных веществ, органических кислот, связывающих аммиак. Устойчивые к высокой температуре растения способны к синтезу более жароустойчивых белков-ферментов. На организменном уровне жароустойчивость связана с приспособлениями, направленными на уменьшение освещенности путем свертывания листьев или уменьшения их величины.

При высоких температурах в клетках синтезируются специфические белки, толерантные к перегреву, и поэтому называемые белками теплового шока (БТШ). Они были открыты в 1962 г. у дрозофилы, потом у человека, затем у растений (1980 г.) и микроорганизмов. БТШ помогают клетке выжить при действии температурного стрессора и восстановить физиологические процессы после его

прекращения. БТШ образуются в результате экспрессии определенных генов. У сои показано, что при температуре от 25 до 40°C синтезируются специфические мРНК, а через 3—5 мин после повышения температуры появляются белки. Клетки, способные к образованию таких белков устойчивы к высоким температурам. Так, в опытах на арабидопсисе индуцирование экспрессии транскрипционного фактора, участвующего в синтезе БТШ, повышало устойчивость к жаре. При подавлении синтеза БТШ, устойчивость резко падала. Некоторые из этих БТШ синтезируются не только при повышенной температуре, но и при других стресс-факторах, например, при недостатке воды, низких температурах, действии солей. Показано, что после действия одного стрессора клетки становятся устойчивыми к другим. Так, томаты после 48-часового действия 38°C выдерживали температуру 2°C 21 сутки.

Для повышения устойчивости к высоким температурам используют различные методы закаливания. Так, чередование действия повышенных температур и нормального режима, позволяет получить более жаростойкие растения. Аналогичный эффект наблюдается после выдерживания семян пшеницы в течение 8 ч при постепенном повышении температуры от 20 до 50°C. Повышение жаростойкости также достигается обработкой семян хлоридом кальция, сульфатом цинка, борной кислотой.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозоустойчивость. Под *холодостойкостью* понимают способность теплолюбивых растений переносить низкие положительные температуры, под *морозоустойчивостью* — способность растений переносить отрицательные температуры.

1. ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Теплолюбивые растения сильно страдают при положительных пониженных температурах. Внешними симптомами страдания растений являются завядание листьев, появление некротических пятен. Первичный эффект пониженных положительных температур связан с повреждением мембран, увеличением их проницаемости. Возрастает потеря мембранами ионов кальция, выход калия из цитоплазмы. Показано, что меняется молекулярная архитектура мембран, расположение в них липидных молекул, происходят конформационные изменения белков. Резко меняются свойства мембран митохондрий и хлоропластов. В связи с этим нарушаются процессы окислительного и фотосинтетического фосфорилирования. Степень повреждения мембран зависит от содержания насыщенных

жирных кислот, которые при действии низких температур переходят в состояние геля, что снижает их подвижность, нарушает транспорт веществ и энергетические процессы. Происходит увеличение содержания супероксидных радикалов и других АФК.

Благодаря нарушениям обменных процессов в организме накапливаются промежуточные продукты метаболизма. В нормальных для данного вида растений температурных условиях все реакции, протекающие в организме, хорошо согласованы друг с другом, продукты одной реакции сейчас же перерабатываются. В том случае, если растения попадают в неблагоприятные температурные условия, эта согласованность нарушается. Дело в том, что различные биохимические реакции характеризуются разной зависимостью от температуры. Одни реакции при снижении температуры резко замедляются, другие — нет. Это приводит к нарушению обмена и к накоплению вредных продуктов. Так, резко тормозятся реакции цикла Кребса, благодаря чему накапливаются продукты гликолиза. Возрастает активность альтернативного пути дыхания. Уже отмечалось, что интенсификация этого процесса позволяет увеличить тепловыделение и способствует повышению температуры цветков, что необходимо при опылении и оплодотворении. При продолжительном воздействии пониженной температуры наступает гибель теплолюбивых растений.

Защитное значение при действии низких положительных температур на теплолюбивые растения имеет ряд приспособлений. Прежде всего, это поддержание стабильности мембран и предотвращение утечки ионов. Устойчивые растения отличаются большей долей ненасыщенности жирных кислот в составе фосфолипидов мембран. Это позволяет поддерживать подвижность мембран и предохраняет от разрушений. В этой связи большую роль выполняют ферменты ацетилтрансферазы и десатуразы. Последние приводят к образованию двойных связей в насыщенных жирных кислотах. Показано, что мутанты, у которых отсутствуют эти ферменты, не могут переносить пониженные температуры. Вместе с тем введение в геном теплолюбивых культур гена, кодирующего десатуразу, приводило к повышенной устойчивости к холоду. Трансформированные растения табака с вводом гена ацетилтрансферазы, выделенного из холодоустойчивой формы арабидопсиса, отличаются повышенным содержанием ненасыщенных жирных кислот и возрастанием холодостойкости.

Приспособительные реакции к низким положительным температурам проявляются в способности поддерживать метаболизм при ее снижении. Это достигается более широким температурным диапазоном работы ферментов, синтезом протекторных соединений. У устойчивых растений возрастает роль ПФП дыхания, эффективность работы антиоксидантной системы, синтезируются стрессовые белки. Показано, что при действии низких положительных температур индуцируется синтез низкомолекулярных белков. Экспериментальные данные показали общность реакции генома на тепловое и холодовое воздействие.

Равновесие между содержанием воды в межклетниках и в клетке достигается благодаря либо оттоку воды из клетки, либо образованию внутриклеточного льда. Выбор того или иного пути зависит: от быстроты понижения температуры, от проницаемости плазмалеммы для воды, от первоначальной осмотической концентрации клеточного сока. Если скорость оттока воды из клетки соответствует скорости понижения температуры, то внутриклеточный лед не образуется.

Однако гибель клетки и организма в целом может происходить в результате того, что образовавшиеся в межклетниках кристаллы льда, оттягивая воду из клетки, вызывают ее обезвоживание и одновременно оказывают на цитоплазму механическое давление, повреждающее клеточные структуры. Это вызывает ряд последствий — потерю тургора, повышение концентрации клеточного сока, резкое уменьшение объема клеток, сдвиг значений рН в неблагоприятную сторону.

Одной из наиболее ранних реакций на охлаждение является окислительный стресс. Усиление перекисного окисления липидов происходит благодаря накоплению активных форм кислорода. Изменяется соотношение ненасыщенных и насыщенных жирных кислот. Возможно, именно это является началом холодового повреждения плазмалеммы, мембран митохондрий и хлоропластов, повышения их проницаемости. Происходит повышение вязкости липидной фазы мембран, нарушаются функции мембранных белков, работа транспортных систем клетки. Плазмалемма теряет полупроницаемость. Свойства мембран изменяются еще и благодаря выходу растворенных веществ из клеток. Нарушается работа ферментов, локализованных на мембранах хлоропластов и митохондрий, и связанные с ними процессы окислительного и фотосинтетического фосфорилирования. Интенсивность фотосинтеза снижается, уменьшается отток ассимилятов.

Именно изменение свойств мембран является первой причиной повреждения клеток. В некоторых случаях повреждение мембран наступает при оттаивании. Таким образом, если клетка не прошла процесса закаливания, цитоплазма свертывается из-за совместного влияния обезвоживания и механического давления образовавшихся в межклетниках кристаллов льда.

■ Закаливание растений

Гибель растений в результате воздействия температур ниже 0°C зависит от генетической природы организма и от тех условий, в которых он находился в период, предшествующий морозам. Так, один и тот же растительный организм может погибнуть при температуре -5°C и перенести температуру до $-40\dots-50^{\circ}\text{C}$ и даже ниже.

Закаливание — это обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям, происходящее под влиянием определенных внешних условий. Физиологическая природа процесса закаливания к отрицательным температурам была раскрыта благодаря работам И.И. Туманова и его школы.

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

Для приобретения способности к закаливанию растения должны закончить процессы роста. Сигналом к прекращению роста и стимулом для изменений в гормональной системе для растений является сокращение фотопериода и снижение температуры. Ослабляется синтез ИУК и гиббереллинов, усиливается образование АБК и этилена. Это и приводит к торможению ростовых процессов. Другим условием для приобретения способности к закаливанию является завершение оттока веществ. Если в течение лета у древесных растений процессы роста не успели закончиться, то это может вызвать массовую гибель растений зимой. Так, зимняя гибель часто вызывается летней засухой. Засуха приостанавливает рост летом, не позволяет древесным культурам завершить ростовые процессы к осени. В результате растения оказываются неспособными пройти процессы закаливания и гибнут даже при небольших морозах. Аналогичная картина характерна для растений, выращенных при несоответствующем фотопериоде, не успевших завершить летний рост и поэтому неспособных к закаливанию. Исследования показали, что яровые злаки по сравнению с озимыми растут при более пониженных температурах, из-за этого в осенний период они почти не снижают темпов роста и не способны к закаливанию. Способность к закаливанию утрачивается весной в связи с началом ростовых процессов.

Таким образом, устойчивость растений к морозу, способность пройти процессы закаливания тесно связаны с резким снижением темпов роста, с переходом растений в покоящееся состояние. Показано, что к закаливанию способен лишь целостный организм, при обязательном наличии корневой системы. Всякое нарушение процессов оттока (кольцевание) препятствует закаливанию. Роль корней не сводится только к тому, что туда оттекают продукты обмена, гормоны, способствующие ростовым процессам. Важное значение имеет то, что клетки корня вырабатывают вещества, повышающие устойчивость организма против мороза. Собственно процесс закаливания требует комплекса внешних условий и проходит в две фазы.

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

Особенное значение в развитии устойчивости растений к морозу в эту фазу имеет накопление веществ-криопротекторов, выполняющих защитную функцию: сахарозы, моносахаридов, растворимых белков и др. В этих условиях



образование сахаров в процессе фотосинтеза идет с достаточной интенсивностью. Вместе с тем пониженная температура сокращает их трату, как в процессе дыхания, так и в процессах роста. Более морозостойкие виды и сорта характеризуются большей способностью к накоплению сахаров именно при пониженной температуре. Показано, что накапливающиеся в процессе закаливания сахара локализируются в разных частях клетки: клеточном соке, цитоплазме, оргanelлах (особенно хлоропластах). Благодаря такому распределению часть сахаров прочно удерживается в клетках.

Влияние сахаров на повышение морозоустойчивости растений многосторонне. Накапливаясь в клетках, сахара повышают концентрацию клеточного сока, снижают водный потенциал. Чем выше концентрация раствора, тем ниже его точка замерзания, поэтому накопление сахаров стабилизирует клеточные структуры, в частности хлоропласты, благодаря чему они продолжают функционировать. Процесс фотофосфорилирования продолжается даже при отрицательных температурах. Особенное значение имеет защитное влияние сахара на белки, сосредоточенные в поверхностных мембранах клетки. Защитное действие сахаров проявляется только в том случае, если происходит при одновременном понижении температуры. Имеются данные, что сахара повышают устойчивость именно специфических белков, образующихся при пониженной температуре.

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

Влияние света в первую фазу закаливания не ограничивается увеличением накопления сахаров, помимо этого свет оказывает регуляторное влияние. Это подтверждается тем, что этиолированные растения не способны к закаливанию даже при обогащении их сахарами. В восприятии изменений освещенности важная роль принадлежит фитохрому. Фитохром оказывает влияние на генетический аппарат клетки и способствует активизации генов, участвующих в переходе в покоящееся состояние.

Среди механизмов адаптации к действию пониженных температур — синтез ряда стрессовых белков, к которым относят десатуразы, дегидрины — *LEA*-белки (с. 418), а также белки холодового шока — БХШ. Эти гидрофильные белки синтезируются в цитоплазме под действием низких температур и выделяются в клеточную стенку. БХШ располагаются на поверхности кристаллов льда, препятствуют их росту, тормозят образование межклеточного льда.





БХШ разобщают окислительное фосфорилирование, что позволяет использовать энергию окисления на повышение температуры органов растений на 4–7°С выше окружающего воздуха.

В последние годы были изолированы гены, ответственные за синтез БХШ, образование которых позволяет переносить низкие температуры. В арабидопсисе идентифицирован ген — гомолог «противоморозного» гена, от которого зависит способность адаптироваться к низким температурам. Показана роль АБК в образовании этих белков. Так, мутанты арабидопсиса, не способные к синтезу АБК, не обладают устойчивостью к низким температурам. Значение АБК подтверждается тем, что при низких температурах возрастание содержания АБК в растении увеличивает и устойчивость. Например, проростки люцерны переносят температуру до –10°С. Это свойство может быть увеличено путем предварительного выдерживания при 4°С или обработкой АБК, поскольку оба эти способа вызывают синтез БХШ.

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

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

Таким образом, в процессе закаливания возникает морозоустойчивость, которая определяется рядом изменений. У закаленных растений благодаря высокой концентрации клеточного сока, уменьшению содержания воды кристаллы льда образуются не в клетке, а в межклетниках. Количество образовавшегося в межклетниках льда у закаленных растений также значительно меньше.





Изменение свойств белков цитоплазмы приводит к тому, что они становятся более устойчивыми к обезвоживанию. Накопление сахаров оказывает дополнительное защитное влияние. Важное значение имеет повышение устойчивости мембран к обезвоживанию и механическому давлению. Имеются данные, что при закаливании увеличивается количество фосфолипидов и ненасыщенных жирных кислот. Важно отметить, что в клетках закаленных растений накапливается АТФ. Чем больше развитие указанных признаков у отдельных видов и сортов растений, тем выше их морозоустойчивость. **Морозоустойчивость** — комплексный признак, запрограммированный генетически, однако он проявляется в определенных условиях среды. Повышение температуры весной сопровождается противоположными изменениями. Поэтому весной растения часто гибнут даже от небольших заморозков.

Повышение морозоустойчивости растений имеет большое практическое значение. Для предохранения растений от повреждения морозом важно правильно организовать их питание в осенний период. Усиление фосфорного питания повышает устойчивость растений к морозу, тогда как азотные удобрения, способствуя процессам роста, делают растения более чувствительными. Благоприятное влияние на морозоустойчивость оказывает обработка такими микроэлементами как цинк, молибден, кобальт. Очень большое значение имеет также выведение морозоустойчивых сортов растений. Делаются попытки создания морозоустойчивых трансгенных растений путем введения генов, кодирующих ферменты синтеза веществ-криопротекторов, например, пролина и бетаина.

■ ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

В зимний период растительный организм, помимо прямого влияния мороза, подвергается еще ряду неблагоприятных воздействий. Особенно многочисленные неблагоприятные воздействия испытывают травянистые многолетние и однолетние растения. Так, озимые растения могут погибать от слишком большого снежного покрова (*выпревание растений*). Это связано с тем, что под снегом температура несколько повышается (около 0°C) и процесс дыхания идет довольно интенсивно. В результате происходит такая сильная трата сахаров, что растения могут погибнуть от истощения. Кроме того такие растения легко поражаются снежной плесенью, что также приводит к гибели. В связи с этим для районов с теплыми зимами и очень глубоким снежным покровом, который лежит 2—3 месяца, необходимо выведение сортов с повышенным содержанием углеводов.

Частой причиной зимней гибели растений является повреждение, связанное с образованием ледяной корки (*выпирание растений*). Образованию ледяной корки способствует наступление морозов при отсутствии снежного покрова. При образовании в почве льда происходит оттягивание воды из нижних слоев почвы, корни растения разрываются, что, естественно, приводит к их гибели. В этом



случае важно, чтобы растения обладали большой устойчивостью корневых систем, большой способностью их к растяжению.

Имеет значение также глубина залегания узла кушения. Углубление зоны кушения с 0,7 до 1,4 см значительно уменьшает гибель растений. Положение узла кушения зависит от ряда условий. Показано, что пасмурная погода, загущенные посевы приводят к более поверхностному его залеганию. При более глубокой заделке семян зона кушения располагается несколько глубже.

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

■ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАСОЛЕНИЮ

Большое количество почв характеризуется повышенным содержанием солей, которое может оказывать вредное и даже губительное влияние на растительный организм. Кроме того, неумелое орошение часто приводит к засолению. Вредное влияние высокой концентрации солей может проявляться и при резко повышенных дозах минеральных удобрений. В связи со сказанным вопрос о солеустойчивости растений приобретает большое значение.

1. ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ ИЗБЫТКА СОЛЕЙ.

Засоление связано главным образом с повышенным содержанием натрия в почве. В зависимости от преимущественного накопления отдельных солей натрия засоление может быть сульфатным, хлоридным, содовым или смешанным. Наиболее вредное влияние оказывают ионы Na^+ и Cl^- . Действие засоления на растительные организмы связано с двумя причинами: ухудшением водного баланса и токсическим влиянием высоких концентраций солей.

Засоление приводит к созданию в почве низкого (резко отрицательного) водного потенциала, поэтому поступление воды в растение сильно затруднено. Под влиянием солей происходят нарушения ультраструктуры клеток, в частности изменения в структуре хлоропластов. Особенно это проявляется при хлоридном засолении. Вредное влияние высокой концентрации солей связано с повреждением мембранных структур, в частности плазмалеммы, вследствие чего возрастает ее проницаемость, теряется способность к избирательному накоплению

веществ. В этом случае соли поступают в клетки пассивно вместе с транспирационным током воды. Поскольку в большинстве случаев засоленные почвы располагаются в районах, характеризующихся высокой летней температурой, интенсивность транспирации у растений очень высокая. В результате солей поступает много, и это усиливает повреждение растений. Надо учесть также, что на засоленных почвах большая концентрация натрия препятствует накоплению других катионов, в том числе и таких необходимых для жизни растения, как калий и кальций. Для того чтобы избежать осмотического стресса важное значение имеет осморегуляция. Для этого растение использует два пути: накопление ионов и особенно образование растворенных органических веществ, таких как глицинбетаин, сорбитол, сахароза, пролин. Одной из причин большей устойчивости к засолению растений с САМ-метаболизмом является накопление органических кислот.

Другой стороной вредного влияния солей является нарушение процессов обмена. Работами Б.П. Строганова показано, что под влиянием солей в растениях нарушается азотный обмен, накапливается аммиак и другие ядовитые продукты. Необходимо отметить, что влияние засоления тесно связано с изменениями в обмене соединений серы. Показано, что при хлоридном засолении растения испытывают резкий дефицит соединений серы. Возникают типичные признаки серного голодания. В условиях засоления, связанного с высокой концентрацией сернокислых солей, наблюдается обратный процесс — избыточное накопление серы. Последнее приводит к накоплению ряда токсичных продуктов (Н.И. Шевякова). Повышенная концентрация солей, особенно хлористых, может действовать как разобщитель процессов окисления и фосфорилирования и нарушать снабжение растений макроэргическими фосфорными соединениями. Высокая концентрация Na^+ и (или) Cl^- тормозит фотосинтез. Это связано с чувствительностью к высокой концентрации солей процессов фосфорилирования и карбоксилирования. Повышенная концентрация солей инактивирует работу белков, тормозит их синтез. Вместе с тем показано, что при действии солей активируется работа многих генов, кодирующих ферменты синтеза веществ, участвующих в осморегуляции. Так, пролинсинтаза является ключевым ферментом синтеза пролина, альдегиддегидрогеназа вызывает аккумуляцию бетаина. Другие ферменты (например, глицеринальдегидфосфатдегидрогеназа) приводят к увеличению растворимых сахаров, что влияет на осмотическую концентрацию. У САМ растений под действием солей экспрессируются многие ферменты САМ — пути: ФЕП-карбоксилаза, малатдегидрогеназа и др. Показано, что осмотический стресс регулирует гены, кодирующие АТФазу, аквапорины.

Отрицательное действие высокой концентрации солей сказывается раньше всего на корневой системе растений. При этом в корнях страдают наружные клетки, непосредственно соприкасающиеся с раствором соли. В стебле наиболее подвержены действию солей клетки проводящей системы, по которым раствор солей поднимается к надземным органам.

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ 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. Шевякова). 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 три 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 (солевыделяющие). Они отличаются тем, что соли поглощаются корнями, но не накапливаются в клеточном соке. Поглощенные соли выделяются через специальные секреторные 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 средnezасоленных 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. 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.

■ УСТОЙЧИВОСТЬ К ЗАТОПЛЕНИЮ. ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ НЕДОСТАТКА ИЛИ ОТСУТСТВИЯ КИСЛОРОДА

Избыток влаги в почве оказывает крайне неблагоприятное влияние на растения. Этот фактор действует при заболачивании почв, временном или постоянном переувлажнении, при вымокании растений в результате весеннего таяния снега или при затяжных дождях, при нарушении поливных норм на орошаемых территориях. До 70% территории суши на Земле постоянно или периодически подвергаются затоплению. Неблагоприятным прогнозом является увеличение площадей затопляемых территорий в результате потепления климата, поднятия уровня вод Мирового океана, таяния вечной мерзлоты.

Особенностью затопления, как стресс-фактора, является сочетание высокой оводненности и нарушение кислородного режима в корнеобитаемой зоне.

Доступ кислорода к корням растений затрудняется (*гипоксия*) или совсем прекращается (*аноксия*). Известно, что обычно корни поглощают кислород, необходимый для дыхания, прямо из почвы. Хорошо структурированные почвы богаты кислородом. Но в плохо дренированных почвах при больших дождях поры заполняются водой, воздух вытесняется. Диффузия кислорода в воде происходит медленно, особенно при низких температурах. Вместе с тем кислород в почве необходим для жизнедеятельности аэробных микроорганизмов. Поэтому при длительном затоплении в почве развиваются анаэробные процессы, преимущественно маслянокислые и другие виды брожения. Происходит подкисление околокорневой среды, накапливаются CO_2 , CH_4 , органические кислоты, спирты и другие соединения, многие из которых ядовиты для корней растений.

При затоплении тормозится прорастание семян, снижается поглощение воды, ингибируется процесс экссудации. Нарушение водного обмена растений проявляется в снижении оводненности и возрастании водного дефицита. Резко падает поглощение ионов через корни. В результате в надземных органах обнаруживается недостаток питательных веществ. Наблюдается задержка роста растений. Однако показана различная реакция на затопление органов растения: рост побегов иногда ускоряется, а рост подземных органов всегда тормозится. Надземные органы растения не испытывают недостатка кислорода и влияние затопления на них осуществляется опосредованно через нарушение кооперативных связей с корневой системой на уровне транспорта метаболитов и физиологически активных соединений. Даже непродолжительное переувлажнение (1–3 суток) на ранних этапах онтогенеза снижает продуктивность сельскохозяйственных культур. В корнях ингибируются аэробные процессы, начинается брожение и ПВК превращается в молочную кислоту, сказывается недостаток АТФ. Повышается значение рН цитоплазмы из-за утечки протонов и образования молочной кислоты, что является первым признаком повреждения клеток. Благодаря подкислению цитоплазмы ингибируется метаболизм.

Однако некоторые растения, хорошо переносят недостаток кислорода в почве. Наиболее приспособлены к недостатку кислорода такие группы растений, как гидрофиты, болотные, растения ветландов и виды, произрастающие на плотных почвах. Уникальной культурой по устойчивости к затоплению является рис, который обычно выращивается на затопляемых анаэробных почвах. Возможность произрастания растений в условиях переувлажнения (к гипо- и аноксии) обеспечивается, во-первых, поддержанием содержания кислорода в тканях, близкого к нормальному уровню; во-вторых, приспособлениями, позволяющими осуществлять обменные процессы при пониженной концентрации кислорода в среде (Т.В. Чиркова).

Сохранению необходимого уровня кислорода в тканях способствуют разнообразные анатомо-морфологические изменения. Происходит укорачивание и утолщение корней, образование дополнительной поверхностной корневой

системы. В первую очередь тормозится рост первичных корней, тогда как в придаточных корнях ростовые процессы продолжают. В большинстве случаев вновь появившиеся корни проявляют отрицательный геотропизм, направляя свой рост в поверхностные слои почвы, более богатые кислородом. Разрастается основание стебля, что обеспечивает закладку дополнительных придаточных корней и проводящих пучков. У большинства растений при затоплении возрастает общий объем газовых полостей, что способствует транспорту кислорода из атмосферы к затопляемым органам. Приводятся данные, что у водных растений около 50% объема листа, как правило, занято газовым пространством. Развивается вентиляционная сеть межклетников, воздухоносные полости (аэренхима), которые составляют непрерывную систему, по которой воздух транспортируется из надземных частей растений в корни. Существенную роль в обеспечении кислородом корневой системы имеют листья. Даже в условиях нормальной аэрации до 25% кислорода поступает в корни за счет транспорта его из надземной части. У древесных растений аналогичную функцию выполняют чечевички. Все эти приспособления способствуют тому, что растение получает возможность избежать действия неблагоприятного фактора. Однако система транспорта и накопления кислорода не всегда оказывается эффективной и поэтому важным являются физиолого-биохимические приспособления, обеспечивающие достаточный уровень обмена веществ при пониженной концентрации кислорода.

Эти приспособления связаны главным образом с процессом дыхания (Г.М. Гринева). Возрастает активность пентозофосфатного пути дыхания с окислением образующегося в ходе его НАДФН. Увеличивается значение гликолитического пути распада глюкозы. Возрастает роль эффективной работы системы детоксикации продуктов анаэробного распада (этиловый спирт, молочная кислота), что подразумевает удаление этих веществ или включение в обмен. Так, у устойчивых к кислородному дефициту растений не наблюдается чрезмерного накопления продуктов брожения. Это достигается не только за счет предотвращения их образования. Может происходить выход этанола (и других продуктов) в околоразовую среду или подъем с транспирационным током в надземную часть и выход в атмосферу через листья и чечевички. Кроме того, образующийся этанол может разрушаться с участием алкогольдегидрогеназы. Показано, что в анаэробных условиях происходит повышение активности этого фермента. В условиях недостатка кислорода существует возможность замены атмосферного кислорода, как акцептора электронов, его аналогами. Такими соединениями в условиях гипоксии являются нитраты. Этот процесс переноса на NO_3^- электронов и протонов, очень схожий с обычным дыханием, получил название *нитратного дыхания*. Перенос электронов также возможен на жирные кислоты, каротиноиды.

Происходят морфологические изменения структуры митохондрий, которые удлиняются, контактируют друг с другом и образуют митохондриальную сеть. Эта перестройка митохондриальных мембран имеет адаптивное значение,

поскольку позволяет увеличить поверхность контакта внешней мембраны митохондрии с цитоплазмой и с мембранами ЭПР (Б.Б. Вартапетян).

При гипо- и аноксии изменяется количественное содержание и качественный состав белков. Обычно содержание белка снижается в связи с ускорением распада и торможением синтеза. Однако для ряда белков отмечается усиление синтеза. Так, показано, что при помещении корней кукурузы в анаэробные условия синтез белков тормозится, однако образуется 20 полипептидов. Большинство этих анаэробных белков является ферментами брожения и гликолиза. Предполагается, что сигналом для образования этих белков является кальций, концентрация которого возрастает уже через несколько минут после начала гипоксии. Это может служить сигналом для образования мРНК, на которой транслируются такие ферменты как алкогольдегидрогеназа и сахарозсинтаза, которая катализирует превращения сахарозы. Также индуцируется синтез белков-ферментов гликолиза, спиртового брожения, азотного обмена (нитратредуктаза, нитритредуктаза), супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и пероксидаза. Три последних фермента входят в антиоксидантную систему (АОС) и обеспечивают защиту от супероксидных радикалов и других АФК, образование которых при дефиците кислорода возрастает. У устойчивых растений увеличение синтеза белков-ферментов происходит в большей степени. Кроме того, у них в меньшей степени снижается синтез белка, что связано с накоплением таких протекторных соединений как полиамины, которые ингибируют активность протеаз.

Синтезируются ферменты, связанные с лизисом клеточных стенок и образованием аэренхимы. Важное значение имеет появление фермента синтеза этилена аминоклопропанкарбосинтазы (АЦК-синтаза). Этилен активизирует синтез анаэробных белков-ферментов, под действием которых могут разрушаться клетки коры корня, что облегчает диффузию кислорода. Этилен влияет на рост стеблей, стимулирует образование придаточных корней. Многие эффекты этилена связаны с ауксинами, которые при затоплении участвуют в поддержании транспортных процессов, регуляции формирования аэренхимы, придаточных корней. Недостаток O_2 приводит к образованию АБК, накопление которой подавляет синтез аэробных белков и индуцирует работу генов, кодирующих анаэробные белки. Под влиянием АБК увеличивается концентрация кальция в цитоплазме, ингибируется рост.

Изменения в гормональном балансе зависят от уровня дефицита кислорода, продолжительности действия стресс-фактора, устойчивости культуры, органа. Изменение гормонов при затоплении имеет фазный характер, что соответствует представлениям о течении стресс-реакции (Е.Ю. Бахтенко). В первый период изменения гормонов характеризуются резким и значительным отклонением от нормы к минимуму или максимуму с последующим менее резким возвращением к показателям контроля. В дальнейшем (2-я фаза) изменения гормонов носят плавный характер.

Таким образом, у растений, произрастающих в условиях переувлажнения, устойчивость к гипо- и аноксии достигается комплексом приспособлений, которые обеспечивают транспорт кислорода в корни, а также необходимые метаболические перестройки.

Большинство культурных растений требовательны к аэрации почвы, поэтому неустойчивы к затоплению и могут произрастать на переувлажненных и заболоченных почвах только после отвода поверхностных вод (мелиорация) или снижения уровня грунтовых вод. Устойчивость зерновых культур к избытку воды в почве можно повысить с помощью обработок растений синтетическими цитокининами (6-БАП), АБК (А.В. Платонов), хлорхолинхлоридом (ССС), никотиновой кислотой или сульфатом марганца. Благоприятным является внесение при затоплении нитратов. Наиболее эффективным является подбор более устойчивых к затоплению видов и сортов сельскохозяйственных растений. Сделаны попытки повышения устойчивости путем получения трансгенных растений. В качестве доноров генов устойчивости используют как растения, способные расти в анаэробной среде (аир), так и бактерии.



Вопросы к главе VIII ■ ■ ■ ■

1. Каково теоретическое и практическое значение изучения физиологических основ устойчивости растений?
2. Что такое стресс и стрессоры? Охарактеризуйте фазы стресса у растений.
3. Что такое адаптация? С помощью каких механизмов она достигается? В чем проявляются неспецифические и специфические изменения в ответ на неблагоприятные условия?
4. Отметьте особенности синтеза стрессовых белков. В чем проявляются регуляция этого процесса на уровне генома?
5. Охарактеризуйте изменения свойств и структуры мембран под влиянием факторов, вызывающих стресс.
6. Рассмотрите изменения метаболизма под влиянием неблагоприятных воздействий.
7. Что такое устойчивость растений? Какие типы устойчивости вам известны? Что называют «сопряженной устойчивостью»?
8. Что такое активные формы кислорода? Как и почему они возникают?
9. Рассмотрите способы защиты растительного организма от АФК, особенности работы антиоксидантной системы.
10. Когда возникает водный дефицит в растении, к каким первоначальным и последующим последствиям он приводит?
11. Какие физиологические изменения способствуют повышению устойчивости растений к недостатку воды? Какова роль осморегуляции, синтеза стрессовых белков?
12. Что такое ксерофиты? Какие физиологические признаки характерны для таких групп ксерофитов, как суккуленты, гемиксерофиты, эвксерофиты, пойкилоксерофиты?
13. Виды и сорта культурных растений обладают разной устойчивостью к засухе. Какими физиологическими признаками это определяется? Что должно учитываться при селекции сортов, устойчивых к засухе?
14. Какие физиологические методы можно рекомендовать для определения нуждаемости растений в поливе? Почему лучшие результаты дает определение водного потенциала по сравнению с определением осмотического потенциала?
15. Каковы особенности образования белков теплового шока? Приведите доказательства их значения в устойчивости к повышенным температурам.
16. В чем сходство и различие физиологического действия на растения повышенных и пониженных положительных температур, вызывающих повреждение и даже гибель растений?
17. В чем причина повреждений растений при действии низких отрицательных температур?





18. Что такое процесс закаливания растений? Все ли растения способны к закаливанию? Какие физиологические изменения, происходящие в процессе закаливания, повышают устойчивость растений к морозу? Почему?
19. Почему понятие зимостойкости растений нельзя заменить морозостойкостью?
20. Перечислите причины негативного влияния высоких концентраций солей. Благодаря каким приспособлениям растения могут произрастать на засоленных почвах?
21. Что такое гипоксия и аноксия? Каковы их физиологические последствия?
22. Приведите примеры использования достижений молекулярной биологии и генетики для выяснения физиологических основ устойчивости растений.



список рекомендуемой литературы ■ ■ ■

- Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М., 1983.
Полевой В.В. Физиология растений. М., 1989.
Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991.
Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Под ред. Н.Н. Третьякова. М., 1998.
Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger. Physiologic der Pflanzen. Spektrum Akademischer Verlag, 1999.

■ К главе I

- Вахмистров Д.Б.* Пространственная организация ионного транспорта в корне. XLIX-е Тимирязевское чтение. М., 1991.
Гамалей Ю.В. Происхождение и локализация оргanelл растений // Физиология растений. 1997. № 1.
Генис Р. Биомембраны. Молекулярная структура и функции. М., 1997.
Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М., 1978.
Северин Е.С., Кочеткова М.Н. Роль фосфорилирования в регуляции клеточной активности. М., 1985.
Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М., 2002.

■ К главе II

- Жолкевич В.Н.* и др. Водный обмен растений. М., 1989.
Жолкевич В.Н. Транспорт воды по растению и его эндогенная регуляция. М., 2001.

■ К главе III

- Адрианова Ю.Е., Тарчевский И.А.* Хлорофилл и продуктивность растений. М., 2000.
Гавриленко В.Ф., Гусев М.В., Никитина К. А., Хоффман П. Главы физиологии растений. М., 1986.
Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1983.
Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез C_3 и C_4 растений механизмы и регуляция. М., 1986.
Фотосинтез: В 2-х томах / Под ред. Говинджи. М., 1987.

■ К главе IV

- Битюцкий Н.П.* Микроэлементы и растение. СПб., 1999.
Брей С.М. Азотный обмен в растениях. М., 1986.
Данилова М.Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., 1974.
Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991.

¹ *Прянишников Д.Н.* Азот в жизни растений и в земледелии СССР // Избр. соч. М., 1955. Т. IV.

Сабинин Д.А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевское чтение. М., 1949.

Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., 1974.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London etc.: Academic Press, 1995.

■ К главе V

Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт ассимилятов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1998. № 4.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976.

Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растении. М., 1984.

■ К главе VI

Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., 1999.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т. I—II.

Рекер Э. Биоэнергетические механизмы (новые взгляды). М., 1979.

Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Дыхание растений. СПб., 2003.

Скулачев В.П. Трансформация энергии в биомембранах. М., 1972.

Скулачев В.П. Рассказы о биоэнергетике. М., 1985.

■ К главе VII

Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М., 1985.

Кефели В.И., Коф Э.М., Власов П.В., Кислин Е.Н. Природный ингибитор роста — абсцизовая кислота. М., 1989.

Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка // 41-е Тимирязевское чтение. М., 1982.

Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функция. М., 1973.

Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений. 2002. № 4.

Муромцев Г.С., Агнестикова В.Н. Гормоны растений гиббереллины. М., 1984.

Полевой В.В. Фитогормоны. Л., 1982.

Романов Г.А. Рецепторы фитогормонов // Физиология растений, 2002. № 4.

Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М., 1988.

Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М., 1982.

Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М., 1992.

■ К главе VIII

Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1982.

Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенова В.А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Ростов-на-Дону, 1993.

■ ■ ■ ■ СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. № 2.

Курсанов А.А. О принципах саморегуляции физиологических процессов у растений // Ученый и аудитория. М., 1982.

Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., 1952. Т. I.

Петинов Н.С. Физиология орошаемых сельскохозяйственных растений // XIV Тимирязевское чтение. М., 1962.

Строганов Б.П. Физиологические аспекты солеустойчивости растений. М., 1962.

Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Казань, 2001.

Тарчевский И.А. Катаболизм и стресс у растений. Тимирязевское чтение. М., 1993.

Чиркова Т.В. Пути адаптации растений к гипоксии и аноксии. Л., 1988.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб., 2003.

список сокращений

- АБК — абсцизовая кислота
АБП₁ — ауксинсвязывающий протеин
АМФ — аденозинмонофосфат
цАМФ — циклический аденозинмонофосфат
АДФ — аденозиндифосфорная кислота
АТФ — аденозинтрифосфорная кислота
АТФаза — аденозинтрифосфатаза
АТФ-синтаза — аденозинтрифосфатсинтаза
АЛК — δ-аминолевулиновая кислота
АО — альтернативная оксидаза
АОС — антиоксидантная система
АФК — активные формы кислорода
АЦК — 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота
АЦК-синтаза — аминокциклопропанкарбосинтаза
6-БАП — 6-бензиламинопурин
БТШ — белки теплового шока
БХШ — белки холодового шока
ВРК — водорасщепляющий комплекс
GA₁, GA₂ — гиббереллины
ГК (GA₃) — гибберелловая кислота
ГДФ — гуанозиндифосфат
ГТФ — гуанозинтрифосфат
2,4-Д — 2,4-дихлорфеноксипусная кислота
ДДР — длиннодневные растения
ДК — дыхательный коэффициент
ДКС — дальний красный свет (730 нм)
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
ДНКазa — дезоксирибонуклеаза
ДНП — дезоксирибонуклеопротеиды
2,4-ДНФ — 2,4-динитрофенол
ИМК — индолилмасляная кислота
ИУК — β-индолил-3-уксусная кислота
КДР — короткодневные растения
КоА — коэнзим А
КС — красный свет (660 нм)
G-белки — ГТФ-зависимые белки
МАРК — митоген-активируемая протеинкиназа
МАРКК — протеинкиназа, фосфорилирующая МАРК
МАРККК — протеинкиназа, фосфорилирующая МАРКК
1-НУК — 1-нафтилуксусная кислота
ПВК — пировиноградная кислота
ПОЛ — перекисное окисление липидов
ППК — почвенный поглощающий комплекс
ПФП — пентозофосфатный путь окисления глюкозы
ПХ — пластохинон

ПЦ — пластоцианин
 Rubisco (РДФ-карбоксилаза) — рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазаоксигеназа
 РДФ — рибулозо-1,5-дифосфат
 РНК — рибонуклеиновая кислота
 мРНК — матричная (информационная) РНК
 про-мРНК — матричная (информационная) РНК-предшественник
 мяРНК — малая ядерная РНК
 НАД — никотинамидадениндинуклеотид окисленный
 НАДН+Н⁺ — никотинамидадениндинуклеотид восстановленный
 НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат окисленный
 НАДФ+Н⁺ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный
 НДР — нейтральнодневные растения
 НУК — нафтилуксусная кислота
 рРНК — рибосомальная РНК
 тРНК — транспортная РНК
 САМ — метаболизм (САМ-путь) — *Crassulaceae acid metabolism*
 ССС — хлорохинхлорид
 СОД — супероксиддисмутаза
 ССК — светособирающий комплекс
 СП — свободное пространство
 ТПФ — тиаминпирофосфат
 Ф_{дк} (Ф₇₃₀) — фитохром дальний красный
 Ф_к (Ф₆₆₀) — фитохром красный
 Ф_н — фосфат неорганический
 ФАД — флавинадениндинуклеотид
 ФМН — флавинаденинмононуклеотид
 ФГА (3-ФГА) — 3-фосфоглицериновый альдегид
 Ф_д — ферредоксин
 Ф_ф — феофитин
 ФДА — фосфодиоксиацетон
 ФГК (3-ФГК) — 3-фосфоглицериновая кислота
 ФЕП — фосфоенолпировиноградная кислота (фосфоеноллирует)
 ФЕП-карбоксилаза — фосфоеноллируеткарбоксилаза
 ФПФ — фарнезилпирофосфат
 ФС I — фотосистема I
 ФС II — фотосистема II
 ФРЦ — фотохимический реакционный центр
 ЦТК — цикл ди- и трикарбоновых кислот
 ЩУК — щавелевоуксусная кислота (оксалоацетат)
 ЭПР (ЭПС) — эндоплазматический ретикулум (сеть)
 ЭТЦ — электронтранспортная цепь
 СоQ — коэнзим Q (убихинон)
 Q₁₀ — температурный коэффициент
 LEA-белки — белки позднего эмбриогенеза

- движение в растении
- значение
- капиллярная
- пленочная
- свойства
- свободная
- связанная
- Волоски корневые
- Вымокание растений
- Выпревание растений
- Выпирание растений

- Галофиты
- Гемикриптофиты
- Генетический код
- Гемицеллюлозы
- Гены мобильные, «прыгающие»
 - регуляторы
 - структурные
- Геотропизм
- Гиалоплазма
- Гибберелины
- Гибридизация соматическая
- Гидатоды
- Гидратура
- Гидролаза
- Гидротропизм
- Гипокотиль
- Гипотеза Мюнха
 - Спаннера
- Глазки, покоящиеся почки
- Гликогалофиты
- Гликолатный путь (Фотодыхание)
- Гликолипиды
- Гликолиз
- Гликофиты
- Глиоксисомы
- Глутатион
- Гутта
- Гуттация

- Давление корневое
- Движения гипонастические
 - ростовые
 - тургорные
 - эпинастические
- Дегидрогеназы пиридиновые
 - флавиновые
- Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)*
 - значение
 - репликация
 - строение
- Деление неравномерное
- Диафототропизм
- Диктиосомы
- Дифосфоглицериновая кислота (ДФГК)
- Дифференцировка клеток
 - тканей
- Диффузия
- Дыхание
 - влияние внешних условий
 - внутренних факторов
 - значение
 - интенсивность
 - фаза анаэробная, гликолиз
 - фаза аэробная
 - цианидустойчивое
 - энергетика процесса

- Жасмоновая кислота
- Железо
 - геминовое
 - негеминовое

- Завядание временное
 - глубокое
- Закаливание
- Закон Зелинского
- Зародыш, развитие*
- Засуха
 - атмосферная
 - почвенная



Засухоустойчивость
 Зимостойкость
 Зигота
 Изгибы хемотропические
 Изменения возрастные
 — яровизационные
 Ингибиторы метаболические
 — роста
 — синтетические
 Индолилуксусная кислота (ИУК)
 Индукция фотопериодическая
 Интервал завядания
 Интерфаза
 Интроны
 Ионофор*

Калий
 Каллоза
 Кальмодулин
 Кальций
 Каротин
 — структура*

Каротиноиды
 Каталаза
 Катионы обменные
 Кинетика ростовых процессов
 Кинетин
 Клетка
 — растительная*
 — строение*
 — энергетический потенциал
 Клетки высокоспециализированные
 — коры
 — меристемы
 — организма
 — паренхимные*
 — поверхностные
 — спутницы
 — структура в интерфазе
 Клетчатка, целлюлоза
 Клон

Когезия
 Код генетический*
 — наследственный
 Компетенция
 Комплекс гормон-рецепторный
 — мультиферментный, нитрогеназа
 — светособирающий
 — фермент-субстратный*

Корень рост
 — роль
 — строение*

Корреляции ростовые
 Корреляция
 Кофермент Q
 Коферменты
 Коэффициент дыхательный (ДК)
 — завядания
 — температурный
 — транспирационный
 — фосфолирования
 — фотосинтетический

Кривая омоложения*
 — старения*

Криптобиоз
 Криптогалофиты
 Круговорот элементов питания
 Ксантофиллы
 Ксерофиты
 Культура изолированных тканей

Леггемоглобин
 Лектины
 Лейкопласты
 Лиаза
 Лигазы, синтазы
 Лигнин
 Лизосомы
 Лист, орган транспирации
 — фотосинтеза
 — цикл развития
 Листовой индекс



- Органогенез
 Органоиды
 Орошение, физиологические основы
 Осмометр
 Осмос
- Пасока
 Пектиновые вещества
 Переаминирование
 Период деления
 - метаболический
 - покоя
 Пероксидаза
 Пероксисомы
 Пигмент фикоцианин
 - фикоэритрин
 - фитохром
 Пигменты
 Пиноцитоз
 Питание корневое
 - минеральное
 Плазма основная, гиалоплазма
 Плазмалемма
 Плазмиды
 Плазмодесмы
 Плазмолиз
 Пластинка клеточная*
 - ситовидная*
 Пластохинон
 Пластоцианин
 Плач растений
 Плоды партенокарпические, бессемянные
 Повилика
 Поглощение пассивное
 Пойкилоксерофиты
 Покой вынужденный
 - глубокий
 - почек
 - семян
 Полиамины
- Полисомы
 Полярность
 Потенциал водный
 - давления
 - матричный
 - мембранный*
 - осмотический
 - трансмембранный
 - химический
 - электрохимический
 Почва, кислотность
 - плодородие
 - поглотительная способность
 - свойства
 Почка покоящаяся, глазки
 Пояски Каспари
 Правило Клебса
 Признаки голодания
 - внешние
 Продуктивность транспирации
 Пролин
 Протестическая группа
 Пространство свободное
 - перимитохондриальное
 - перинуклеарное
 Протеинкиназы
 Протопласты
 Протохлорофиллид
 Проростки этиолированные
 Процесс дифференциации
 - инициации
 - омоложения
 - покоя
 - развития
 - старения
 - транскрипции
 Процессинг
 Пузырчатка
 Пыльца
 Пыльцевая трубка

- Раздражение геотропическое
- Размножение клональное
- Рамноза
- Раствор почвенный
 - уравновешенный
- Растения автотрофные
 - гетеротрофные
 - длиннодневные (ДДР)
 - засухоустойчивые
 - короткодневные (КДР)
 - монокарпические
 - насекомоядные
 - нитратонакопители
 - паразиты
 - поликарпические
 - полупаразиты
 - развитие
 - светолюбивые
 - теневыносливые
 - тенелюбивые
 - трансформированные (трансгенные)
- Реакции световые
 - темновые
 - ферментативные
 - Хилла
- Реакция геотропическая
 - фототропическая
- Регенерация
- Регуляция автономная
 - индуцированная
 - активности ферментов
- Репликация
- Репрессоры
- Ретарданты
- Реутилизация
- Рецепторы
- Рибонуклеиновая кислота (РНК)
 - информационная (матричная), мРНК
 - малая ядерная мяРНК
 - рибосомальная (рРНК)
 - транспортная (т-РНК)
- Рибосомы
- Рибулозо-1,5-дифосфат(РДФ)
- Рибулозодифосфаткарбоксилаза (Rubisco)
- Ритмы циркадные
- Рост клеток, особенности*
 - фаза дифференцировки*
 - фаза растяжения*
 - фаза эмбриональная*
 - клеточной оболочки
 - растяжением
 - растений
 - влияние внешних условий
 - коррелятивный
 - несбалансированный
- Росьянка
- Сахароза
- Солеустойчивость
- Сейсмоустойчивость
- Селен
- Семена цветковых растений
 - прорастание
- Семянка
- Сера
- Сигнальные системы (цепи)
- Симпласт
- Симпорт
- Синергизм ионов
- Синтез индуцированный
- Синтетазы, лигазы
- Система корневая
 - осмотическая
 - симбиотрофная
- Скарификация
- Скорость передвижения
 - роста*
- Соединения азотистые
- Соли, механизм поглощения



Состояние покоящееся

Сплайсинг

— альтернативный

Стенка клеточная*

Стресс

Стрессор

Строма

Суберин

Субстраты дыхания

Суккуленты

Супероксиддисмутаза

Суховей

Схема Прянишникова

Термонастия

Термопериодизм

Теория клеточная

— Митчелла

— тропизмов

— хемиосмотическая

— циклического старения

Терминация

Тигмотропизм

Тилакоид

Тиоредоксин

Тип питания микотрофный

Тонопласт

Тотипотентность

Точка компенсационная

Точки роста, апексы

Транскрипция

Транскрипционный фактор

Трансляция

Транспирация

— влияние условий

— дневной ход

— значение

— интенсивность

— кутикулярная

— относительная

— продуктивность

— устьичная

— экономность

Транспорт активный

— апопластный

— внутриклеточный

— межклеточный, паренхимный

— симпластный

— флоэмный

Транспорт веществ

— каналы

— пассивный

— первичноактивный

— переносчики

— помпы

— вторичноактивный

Трансфераза

Трансфосфорилирование

Тропизм*

Трубки ситовидные

Тургор

Убихинон

Удобрения, применение

Устойчивость к засолению

— организма, закаливание

Устьица

— движения гидроактивные

— движения гидропассивные

— движения фотоактивные

Уридиндифосфоглюкоза (УДФГ)

Урожай биологический

Урожай хозяйственный

Фаза дыхания анаэробная

— аэробная

Ф-белок

Феофитин

Фермент аденозинтрифосфатаза

(АТФ-аза)

— аденозинтрифосфатсинтетаза

(АТФ-синтаза)



- Ферменты**
 — активный центр
 — действие
 — индуцибельные
 — индуцированный синтез
 — разнообразие
 — свойства
 — специфичность
 — строение
 — фазы действия
 — энергия активации
Ферменты, регуляция активности
 — аллостерическая
 — изостерическая
 — субстратное торможение
Ферредоксин
Физиология оплодотворения
 — растений
Фикобилины
Фитин
Фитогормоны
 — влияние на прорастание семян *
 — механизм действия
 — применение
Фитол
Фитоферритин
Фитохром
Флавинадениндинуклеотид (ФАД)*
Флавинмононуклеотид (ФМН)*
Флоэма*
Флуоресценция
Фосфоглицериновая кислота (ФГК)
Фосфоглицериновый альдегид (ФГА)
Фосфодиоксиацетон (ФДА)
Фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП)
Фосфолипиды
Фосфор
Фосфорилирование
 — механизм
 — окислительное*
 — субстратное
 — фотосинтетическое*
Фотодыхание
Фотоморфогенез
Фотонастия
Фотопериодизм*
Фоторецепторы
Фотосинтез
 — бактериальный
 — видимый
 — влияние возраста листа
 — влияние открытости устьиц
 — влияние оттока ассимилятов
 — влияние внешних условий
 — дневной ход
 — значение
 — образование продуктов
 — C₃-путь
 — C₄-путь
 — САМ-путь
 — фаза темновая
 — фотохимические реакции
 — хлоропластов
 — энергетика
 — этап фотофизический
 — этап фотохимический
Фотосинтетически активная радиация (ФАР)
Фотосистема
Фототропизм
Фотофосфолирование циклическое *
Фотофосфолирование нециклическое *
Фруктозодифосфат (ФДФ)
Хемиосмотическая теория
Хемосинтез
Хемотропизм
Хлор
Хлоропласты*
 — генетический аппарат
 — онтогенез



- полуавтономность
- происхождение
- состав
- строение*
- физиологические особенности
- Хлорофиллид
- Хлорофиллин
- Хлорофиллы*
 - биосинтез*
 - свойства физические
 - свойства химические
 - строение
 - условия образования
- Хлорхлинхлорид (ССС)
- Холодостойкость
- Хроматиды*
- Хроматин
- Хроматическая адаптация
- Хромопласты
- Хромосомы

- Цветение
 - гормоны
 - индукция
 - инициация
 - эвокация
- Целлюлоза, клетчатка*
- Центр активный
 - фотохимический реакционный
- Центрифугирование дифференциальное
- Цепь дыхательная*
 - электронотранспортная (ЭТЦ)
- Цикл глиоксилатный
 - Кальвина*
 - Кребса*
 - пентозофосфатный*
 - Хегча—Слэка*
 - энергетический*
- Циклины
- Цинк
- Цитокинины
 - структура*
- Цитоплазма
- Циторриз
- Цитоскелет
- Цитохромоксидаза
- Цитохромы

- Черенки
- Чехлик корневой

- Щавелевоуксусная кислота (ЩУК)

- Эвгалофиты
- Эвксерофиты
- Экзоны
- Экономность транспирации
- Экспрессия генов
- Экстенсин
- Электроны, нециклический поток
 - циклический поток
- Электроосмос
- Элементы питания
- Элонгация
- Эмбриогенез
- Эндосперм
- Энергия лучистая
 - свободная
 - солнечная
- Эндодерма
- Эндоплазматический ретикулум (сеть)
 - гранулярный
 - агранулярный
- Энтропия
- Энхилема
- Эпидермис
- Эпифиты
- Этапы развития
- Этилен
- Этиленпродукенты
- Этиоляция зеленая
- Этрел



■ ■ ■ ■ ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Эфемеры
Эффект Варбуга
— «дыбы»*
— Пастера

Ядро
— деление
Ядрышко
Яровизация



о г л а в л е н и е

Предисловие	3
Введение	5
Глава I. Физиология растительной клетки	7
Строение клетки	8
1. Клеточная оболочка	12
2. Цитоплазма	21
3. Митохондрии	30
4. Ядро	33
Молекулярные основы хранения и реализации наследственной информации	35
1. Белки	35
2. ДНК и ее роль в передаче наследственности	36
3. Наследственный код	39
4. Биосинтез белка	41
Обмен веществ и особенности его регуляции	48
Поступление воды в растительную клетку	59
1. Диффузия и осмос	59
2. Клетка как осмотическая система	62
Поступление веществ в растительную клетку	68
1. Пассивное и активное поступления	69
2. Этапы поступления веществ	70
Вопросы к главе I	71
Глава II. Водный обмен растений	74
Общая характеристика водного обмена растительного организма	74
1. Физические и химические свойства воды	74
2. Распределение воды в клетке и в организме	86
3. Водный баланс растений	87
Расходование воды растением — транспирация	88
1. Значение транспирации	88
2. Лист как орган транспирации	89
3. Влияние внешних условий на степень открытости устьиц	94
4. Влияние условий на процесс транспирации	97
Поступление и передвижение воды по растению	101
1. Корневая система как орган поглощения воды	102
2. Основные двигатели водного тока	106
3. Передвижение воды по растению	108
4. Влияние внешних условий на поступление воды	112
Вопросы к главе II	116
Глава III. Питание растений углеродом (фотосинтез)	117
Значение процесса фотосинтеза и история его изучения	118
Лист как орган фотосинтеза. Особенности диффузии CO ₂ в листе	120

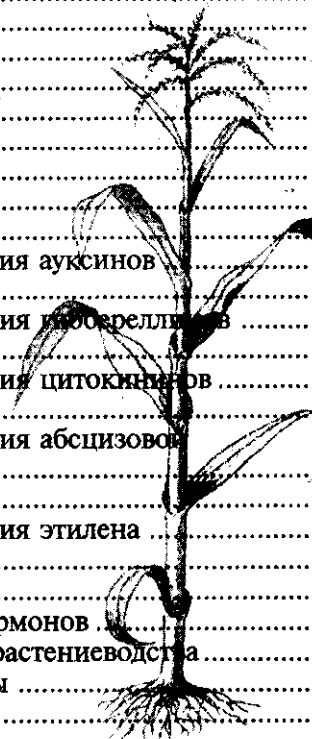
Хлоропласты, их строение и образование	122
1. Химический состав и строение хлоропластов	123
2. Онтогенез пластид	126
3. Полуавтономность хлоропластов и их происхождение	128
4. Физиологические особенности хлоропластов	130
Пигменты фотосинтеза	131
1. Хлорофиллы	132
Химические свойства хлорофилла	132
Физические свойства хлорофилла	136
Биосинтез хлорофилла	137
Условия образования хлорофилла	138
2. Каротиноиды	140
3. Фикобилины	142
Энергетика фотосинтеза	143
Значение отдельных участков солнечного спектра для фотосинтеза	144
Этапы фотосинтеза	148
1. Фотофизический этап фотосинтеза	148
2. Фотохимический этап	153
Происхождение кислорода при фотосинтезе	153
Циклический и нециклический поток электронов. Фотосинтетическое фосфорилирование	156
3. Путь превращения углерода — темновая фаза фотосинтеза	165
C ₃ -путь фотосинтеза (цикл Кальвина)	165
C ₄ -путь фотосинтеза (цикл Хетча—Слэка)	173
САМ-путь фотосинтеза	179
Влияние условий на интенсивность процесса фотосинтеза	181
1. Влияние внешних условий на интенсивность процесса фотосинтеза	181
Влияние света	182
Коэффициент использования солнечной энергии	185
Влияние температуры	185
Влияние содержания CO ₂ в воздухе	186
Влияние снабжения водой	187
Снабжение кислородом и интенсивность фотосинтеза	188
Влияние минерального питания	191
2. Влияние внутренних факторов на процесс фотосинтеза	192
Влияние оттока ассимилятов	192
Влияние содержания хлорофилла	193
Влияние возраста листа	194
Влияние степени открытости устьиц	194
3. Дневной ход фотосинтеза	194
4. Значение фотосинтеза в продукционном процессе. Фотосинтез и урожай	195
Вопросы к главе III	198



Глава IV. Корневое питание растений	201
Физиологическая роль элементов минерального питания	202
1. Элементы, необходимые для растительного организма	203
2. Физиологическое значение макро- и микроэлементов	204
Макроэлементы	205
Микроэлементы	211
3. Признаки голодания растений	217
4. Антагонизм ионов	218
Поступление минеральных солей через корневую систему	220
1. Корневая система как орган поглощения солей	221
2. Особенности поступления солей в корневую систему	222
Влияние внешних условий на поступление солей	222
Влияние внутренних факторов на поступление солей	223
Механизм и пути поступления минеральных солей через корневую систему	224
3. Роль корней в жизнедеятельности растений	226
Поступление и превращение соединений азота в растениях	227
1. Особенности усвоения молекулярного азота	228
2. Питание азотом высших растений. Азотный обмен растений	233
Растения с уклоняющимся типом питания	241
1. Насекомоядные растения	241
2. Паразиты и полупаразиты	242
3. Микотрофный тип питания	243
Почва как источник питательных веществ	243
1. Питательные вещества в почве и их усвояемость	244
2. Значение кислотности почвы	245
3. Значение почвенных микроорганизмов	245
4. Физиологические основы применения удобрений	246
Вопросы к главе IV	249
Глава V. Передвижение питательных веществ по растению	
Передвижение элементов минерального питания (восходящий ток)	
Круговорот минеральных веществ в растении. Реутилизация	
Особенности передвижения ассимилятов по растению	255
1. Внутриклеточный транспорт. Выход ассимилятов из хлоропластов	255
2. Межклеточный паренхимный транспорт	256
3. Передвижение веществ по флоэме — флоэмный транспорт	258
Вопросы к главе V	266
Глава VI. Дыхание растений	267
Общие вопросы дыхания	269
1. Значение дыхания в жизни растения	269
2. Аденозинтрифосфат. Структура и функции	270
3. Окислительно-восстановительные процессы. Работы А.Н Баха и В.И. Палладина	271



V 4. Субстраты дыхания	273
Пути дыхательного обмена	273
1. Гликолитический путь дыхательного обмена	274
Анаэробная фаза дыхания (гликолиз)	274
Аэробная фаза дыхания	278
Энергетический баланс процесса дыхания	291
Взаимосвязь процессов дыхания и брожения	292
2. Пентозофосфатный путь дыхательного обмена	294
Влияние внешних и внутренних факторов на интенсивность дыхания	297
1. Влияние внешних условий на процесс дыхания	297
2. Влияние внутренних факторов на процесс дыхания	300
Пути регуляции дыхательного обмена	301
1. Локализация в клетке реакций дыхательного обмена	301
2. Регуляция дыхательного обмена	303
3. Взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена	304
Вопросы к главе VI	306
Глава VII. Рост и развитие растений	307
Рост растений	308
1. Особенности роста клеток	309
2. Физиология оплодотворения	317
3. Особенности прорастания семян	320
4. Типы роста органов растения	327
5. Культура изолированных тканей	328
6. Дифференциация тканей	330
7. Кинетика ростовых процессов	332
8. Влияние внешних условий на рост	334
9. Гормоны роста растений (фитогормоны)	342
Ауксины	342
Физиологические проявления действия ауксинов	345
Гиббереллины	347
Физиологические проявления действия гиббереллинов	349
Цитокинины	350
Физиологические проявления действия цитокининов	352
Абсцизовая кислота	354
Физиологические проявления действия абсцизовой кислоты	355
Этилен	357
Физиологические проявления действия этилена	357
Брассины (брасиностероиды)	358
Взаимодействие фитогормонов	359
Молекулярные основы действия фитогормонов	361
Применение фитогормонов в практике растениеводства	365
10. Ростовые корреляции. Циркадные ритмы	368
11. Движения растений. Тропизмы и настиги	370



12. Физиологическая природа ростовых движений растений	374
Физиологические основы покоя растений	376
1. Покой семян	377
2. Покой почек	380
3. Регуляция процессов покоя	381
Развитие растений	382
1. Теория циклического старения и омоложения растений	382
2. Этапы развития растений	384
3. Регуляция процесса развития	386
Влияние внешних условий на процесс развития	387
Яровизация	388
Фотопериодизм	390
Гормоны цветения	395
Определение пола у растений	397
Вопросы к главе VII	401
Глава VIII. Физиологические основы устойчивости растений	403
Стресс и его физиологические основы. Неспецифические и специфические реакции	405
Активные формы кислорода и система антиоксидантной защиты	410
Устойчивость растений к засухе	412
1. Влияние на растения недостатка воды	413
2. Физиологические особенности засухоустойчивых растений	418
3. Физиологические основы орошения	423
Устойчивость растений к высоким температурам	425
Устойчивость растений к низким температурам	426
1. Холодостойкость растений	426
2. Морозоустойчивость растений	428
Причины гибели растений от мороза	428
Закаливание растений	429
3. Зимостойкость растений	433
Устойчивость растений к засолению	434
1. Влияние на растения избытка солей	434
2. Физиологические особенности солеустойчивых растений	436
Устойчивость к затоплению. Влияние на растения недостатка или отсутствия кислорода	437
Вопросы к главе VIII	442
Список рекомендуемой литературы	444
Список сокращений	447
Предметный указатель	449

Учебное издание

**Якушкина Наталия Ивановна,
Бахтенко Елена Юрьевна**

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

*Учебник для студентов вузов,
обучающихся по специальности 032400 «Биология»*

Зав. редакцией С.В. Платонов
Редактор М.В. Постникова
Зав. художественной редакцией И.А. Пшеничников
Художники В.Е. Филиппов, Н.С. Мельникова
Художник обложки О.А. Филонова
Компьютерная верстка А.И. Попов
Корректор Т.Я. Кокорева

Отпечатано с диапозитивов, изготовленных
ООО «Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС».

Лицензия ИД № 03185 от 10.11.2000.
Санитарно-эпидемиологическое заключение
№ 77.99.02.953.Д.005490.08.04 от 26.08.2004.
Сдано в набор 28.06.04. Подписано в печать 10.08.04.
Формат 70×90/16. Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 33,93.
Тираж 7 000 экз. Зак 2343

Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС.
119571, Москва, просп. Вернадского, 88,
Московский педагогический государственный университет.
Тел.: 437-11-11, 437-25-52, 437-99-98; тел./факс: 735-66-25.
E-mail: vlados@dol.ru
<http://www.vlados.ru>

ООО «Полиграфист».
160001, Россия, г. Вологда, ул. Челюскинцев, 3.