

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н.И. Вавилова»

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Краткий курс лекций

для обучающихся 1 курса

Направление подготовки
35.03.07 Технология производства и переработки
сельскохозяйственной продукции

Профиль подготовки
Технологии пищевых производств в АПК

Саратов 2018

Лекция № 1. Физиология растительной клетки.

1.1. Предмет и задачи физиологии растений.

Физиология растений является одной из фундаментальных основ общебиологической подготовки специалистов. Данный курс достаточно сложный, требует тщательной подготовки в области химии, физики, почвоведения и анатомии растений.

Название науки физиология происходит от двух греческих слов: физис — природа и логос — учение.

Предметом физиологии растений являются функции живых растений, их органов, тканей, клеток и клеточных компонентов.

Основная задача физиологии растений — познание механизмов жизненных процессов в зависимости от генетических свойств растений, изменений хода и направленности процессов в онтогенезе и под влиянием окружающих условий, изучение взаимосвязи процессов в организме как целом и закономерностей приспособления (адаптации) растений к неблагоприятным внешним воздействиям. Практическому работнику сельского или лесного хозяйства эти знания необходимы для регулирования отдельных процессов роста и развития растений.

1.2. Основные клеточные структуры и их функции.

ВАКУОЛЬ

Полость клетки, заполненная клеточным соком, носит название вакуоли. В молодых меристематических клетках вакуолей нет или они представлены массой мелких пузырьков, сливающихся во взрослой клетке в одну большую вакуоль. Эта вакуоль заполняет всю внутреннюю часть клетки и прижимает протопласт к клеточной оболочке, обуславливая ее напряженное состояние (тургор). Кроме воды, как основного компонента, клеточный сок содержит ионы минеральных солей, органические кислоты, сахара, алкалоиды, дубильные вещества, аминокислоты, белки. Характерно наличие в клеточном соке некоторых клеток водорастворимых пигментов, главным образом антоцианов, например, в клетках лепестков шиповника, сирени, плодов вишни, малины.

Клеточный сок выполняет разнообразные функции:

- запас воды и питательных веществ;
- местилище продуктов вторичного обмена — своего рода отбросов клетки, выполняющих одновременно и функцию защиты от поедания животными;
- важный фактор осмотических явлений в клетке.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Большую роль в жизни клеток играют мембраны:

- плазмалемма (наружная цитоплазматическая мембрана),
- тонопласт (вакуолярная мембрана),
- эндоплазматическая сеть (ЭПС).

Наружная цитоплазматическая мембрана расположена на поверхности цитоплазмы и ограничивает ее от оболочки. Со стороны вакуоли цитоплазму отделяет тонопласт.

Мембраны окружают ядро, пластиды, митохондрии и другие органеллы клетки. Часто мембраны располагаются внутри органелл. Вся цитоплазма пронизана каналами эндоплазматической сети (ЭПС), образованных мембранами.

Мембраны цитоплазмы и отдельных органелл клетки играют важную роль в обмене веществ:

1. Они осуществляют пространственную локализацию отдельных процессов жизнедеятельности клетки, образуют в ней специальные микроотсеки — компартменты.

2. Они способны изменять активность и направленность действий биологических катализаторов клетки — ферментов, участвуют в переносе веществ и электронов и т. д. Известно, например, что некоторые ферменты активны только тогда, когда они прикреплены к мембранам, другие здесь неактивны, а проявляют свою деятельность только в цитоплазме в свободном состоянии.

3. На наружной поверхности мембран ЭПС обнаруживаются рибосомы, осуществляющие синтез белка.

4. Многие мембраны выполняют и весьма специфические функции; например, мембраны митохондрий и хлоропластов зеленых растений осуществляют процессы преобразования энергии.

Наружная цитоплазматическая мембрана клеток является основным барьером, регулирующим распределение питательных веществ между клетками и окружающей средой. Мембраны ЭПС играют важную роль в пространственном разделении отдельных центров физиологических процессов, принимают участие в синтезе разнообразных веществ и их передвижении.

Наиболее актуальная в данное время молекулярная модель строения мембран следующая:

— в варианте мозаичной модели биологической мембраны различают 3 группы белков, одни белки в виде глобул свободно плавают в липидах мембраны, другие расположены на поверхности, прикрепляясь к липидным головкам с помощью электростатических сил взаимодействия, третьи пронизывают мембрану насквозь (гликопротеиды), причем их углеводные цепи выдвигаются наподобие антенн в окружающую мембрану среду.

С помощью метода электронного парамагнитного резонанса удалось доказать, что биологические мембраны построены именно по типу усложненной мозаичной модели. Оказалось, что не более половины общей поверхности мембраны покрыто белками, остальная поверхность представлена полярными головками молекул фосфолипидов. С проникающими в мембрану белками липидные молекулы переплетаются по типу ковра, причем между двумя молекулами белков располагаются примерно 300 молекул фосфолипидов, образующих бимолекулярный слой. Именно фосфолипиды в значительной мере определяют структуру и свойства мембран.

В некоторых биологических мембранах удалось наблюдать латеральное передвижение фосфолипидов и мембранных белков. В зависимости от этого движения структура и свойства мембран изменяются.

Толщина мембран всего лишь 7—10 нм. Несмотря на это, они достаточно прочны и в то же время отличаются большой гибкостью. Мембраны находятся в постоянном движении, возникают и исчезают, как бы мерцают, пульсируют.

ЯДРО

Клеточное ядро — важнейший органоид растительной клетки. В микроскоп просматривается в виде полупрозрачного образования шаровидной или овальной формы. Ядро окружено двойной мембраной с порами, образованиями весьма динамичными. Наружная мембрана ядра связана с эндоплазматической сетью, а через

нее и с мембранами других клеточных органелл, чем и объясняется функционирование цитоплазмы как единой целостной системы.

В ядре сосредоточено основное количество дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), от которой зависят наследственные свойства клетки и организма в целом.

Размеры ядерной ДНК огромны. Так, общая длина ДНК ядра одной клетки бобов достигает 9 м. Здесь в полном соответствии с природой ДНК синтезируются информационные рибонуклеиновые кислоты (иРНК), передающие наследственную информацию к рибосомам, где осуществляется синтез белков, характерных для того или иного вида, в том числе ферментов, определяющих специфику обмена веществ растительного организма.

В ядре расположено ядрышко, которое содержит довольно много РНК. Ядрышко является основным местом синтеза рибосомальной РНК и формирования рибосом.

ДНК в ядре вместе с белками-гистонами образует хромосомы. В них цепи молекул ДНК уложены чрезвычайно компактно. Хромосомы в процессе митоза подвергаются различным изменениям и перегруппировкам, разделяются на две дочерние хромосомы. Перед делением клеток (в интерфазе) происходит репликация (самоудвоение) ДНК. Вместе с процессом репликации происходит передача наследственных свойств дочерним клеткам.

ПЛАСТИДЫ

Пластиды — типичные органеллы растительных клеток (у животных и грибов их нет). Пластиды представлены хлоропластами, хромопластами и лейкопластами.

1. Хлоропласты — дисковидные зеленые органеллы, имеющие двойную мембрану и сложную внутреннюю гранулярную структуру. В хлоропластах осуществляется процесс фотосинтеза. На одну клетку мезофилла листа обычно приходится 20 — 50 и даже 100 шт. хлоропластов диаметром 4 — 8 мкм и толщиной около 1 мкм. У наших наиболее распространенных древесных растений (береза, осина, клен, ясень, липа) число хлоропластов в клетках палисадной паренхимы листа достигает 25 — 40, губчатой — 13—16 шт.

Белки в хлоропластах составляют 35 — 55 % сухого вещества, липиды — 20 — 30 %, пластидные пигменты — 1-2 %, РНК и ДНК — 2,5-3,5 %. Здесь же обнаруживаются крахмал, некоторые другие углеводы, рибосомы и все необходимые для синтеза белка ферментные системы.

2. Хромопласты. Наряду с хлоропластами в клетках растений встречаются окрашенные обычно в желтый и оранжевый цвет хромопласты. Предполагают, что эти пластиды — результат деградации хлоропластов, при которой исчезла гранулярная структура. Вместе с исчезновением мембран тилакоидов формируются осмиофильные глобулы, в которых накапливаются каротиноиды. Последние и придают хромопластам ту или иную окраску. Физиологическая роль хромопластов выяснена еще недостаточно. Наличие в них каротина свидетельствует о возможном участии этих структурных образований в процессах формирования репродуктивных органов и явлениях роста растений.

3. Лейкопласты сравнительно с рассмотренными выше пластидами несколько меньших размеров и лишены окраски. В них частично сохраняется сеть мембран. Расположены они преимущественно в запасующих тканях растений и играют важную роль в синтезе крахмала и некоторых других веществ, источником образования которых являются первичные продукты фотосинтеза. Лейкопласты, синтезирующие вторичный крахмал, носят название крахмалообразователей или амилопластов.

Все три вида пластид довольно легко переходят друг в друга: лейкопласты — в хлоропласты (позеленение клубней картофеля), хлоропласты — в хромопласты (покраснение плодов шиповника, перца), хромопласты — в хлоропласты (позеленение головки корнеплода моркови) и т. д.

Как у травянистых, так и у древесных растений (например, в листьях клена) размножение пластид, в частности хлоропластов, идет еще сравнительно продолжительное время после прекращения деления клеток.

Это новообразование хлоропластов следует за увеличением объема клеток и очень чувствительно к интенсивности света.

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии — органеллы клетки обычно вытянутой мешочковидной формы размерами в длину 4 — 7 мкм и в диаметре 0,5 — 2,0 мкм с эластичной двойной мембраной и студнеобразным матриксом. Внутренняя мембрана образует ряд выростов (кrist), разделяющих полость митохондрии (матрикс) на ряд отсеков, соединяющихся между собой (рис.). Между мембранами в так называемом перимитохондриальном пространстве находится жидкость (энхилема). Матрикс митохондрии содержит большое количество ферментных систем, принимающих участие в процессе дыхания. На кристах также расположена часть дыхательных ферментов. Мембраны митохондрии содержат большое количество белка (65 %) и липидов (35 %). Липиды мембран митохондрий очень богаты ненасыщенными жирными кислотами.

В живой клетке постоянно происходит обновление митохондрий, время индивидуальной жизни которых колеблется от нескольких часов до нескольких суток.

Митохондрии образуются не только из отдельных инициалей, но и путем деления сформировавшихся митохондрий перетяжками или почкованием. Митохондрии являются энергетическими центрами клетки. В них происходит окисление органических веществ в процессе дыхания до CO_2 и H_2O и запасание энергии в макроэнергетических связях ($-\text{O}-\text{P}$) молекулы аденозинтрифосфата (АТФ).

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ (ДИКТИОСОМЫ)

В растительных клетках, как и в животных, имеется аппарат Гольджи, состоящий из уплощенных и окруженных мембраной цистерн, часто расположенных стопками. Рядом с этими цистернами располагаются мелкие пузырьки, образующиеся отщипыванием от них. Функционирует аппарат Гольджи как:

- орган секреции продуктов метаболизма;
- образования слизи;
- активный участник синтеза веществ клеточной стенки и цитоплазматических мембран.

Предполагается, что в этом аппарате локализуется целый ряд ферментных систем, связанных с синтезом гемицеллюлоз и пектиновых веществ, необходимых для начальных этапов построения клеточной стенки. Есть основания считать также, что ферменты, участвующие в синтезе целлюлозы на цитоплазматической мембране, переносятся сюда при помощи пузырьков, образуемых в комплексе Гольджи.

РИБОСОМЫ

Очень важными субмикроскопическими частицами клетки являются рибосомы, имеющие формы сплюснутых сфероидов. Тело рибосомы делится желобком на две субъединицы — большую и малую. К эндоплазматической сети рибосомы прикрепляются своей большей субъединицей. Рибосомы соединяются в комплексы в виде цепочек или спиралей, образуя полирибосомы (лолисомы). Количество рибосом в клетке различно и обычно измеряется десятками тысяч. Молодые клетки ими богаче,

чем взрослые и старые. Последние содержат мало или вовсе не содержат рибосом. Основная масса рибосом образуется в ядре. Не исключается возможность образования рибосом непосредственно в цитоплазме. В каждой субъединице рибосомы содержится около 65 % РНК и 35 % белка.

Рибосомы — своеобразные молекулярные машины по синтезу белка. Синтезируемые рибосомами белки проникают через мембрану в цистерны ЭПС и передвигаются к различным частям клетки.

ЛИЗОСОМЫ. МИКРОТРУБОЧКИ. ПЕРОКСИСОМЫ. ГЛИОКСИСОМЫ.

Лизосомами названы микротельца клетки, имеющие одинарную мембрану. Отсутствуют у них и внутренние структуры. Эти органоиды богаты ферментами, расщепляющими сложные высокомолекулярные соединения. Их рассматривают как своеобразные органоиды пищеварения.

Микротрубочки представляют собой полые довольно длинные образования, расположенные непосредственно у плазмалеммы и содержащие сократительные белки. Функции микротрубочек — участие во всякого рода движениях цитоплазмы и ее органелл, в процессе митоза.

К числу субмикроскопических органелл растительной клетки относятся пероксисомы и глиоксисомы. Первые ответственны за так называемое фотодыхание, вторые — за превращения жирных кислот в сахара (глиоксилатный цикл). И те, и другие имеют плотную гранулярную структуру, окруженную однослойной мембраной.

1.3. Основные химические компоненты растительной клетки их природа и функции: ферменты, их строение, механизм действия. Классификация ферментов.

Важнейшую роль в обмене веществ и трансформации энергии в клетке играют биологические катализаторы белковой природы — ферменты.

Все ферменты по своей химической природе разделяются на два больших класса:

- однокомпонентные
- двухкомпонентные.

Первые состоят исключительно из белка. В молекуле вторых кроме белка имеется небелковая часть. Белковая часть двухкомпонентного фермента носит название апофермента, а небелковая — кофермента.

В качестве коферментов выступают, прежде всего, витамины В₁ В₂ и их различные производные, витамин В₆, никотиновая кислота и др., а также металлы (железо, медь, кобальт, марганец и др.).

По месту расположения ферменты делятся на три группы:

- эндоферменты. Действуют в клетке, где образовались;
- эктоферменты. Участвуют в процессах на цитоплазматической мембране;
- экзоферменты. Синтезируются в клетке, выделяются из нее и осуществляют свою работу вне цитоплазматической мембраны, снаружи от нее.

Высшим растениям более всего присущи ферменты первой группы. Так, ферменты фотосинтеза расположены в хлоропластах, дыхания — в митохондриях и т.д.

Ферменты второй и третьей групп особенно большое распространение получили в мире микроорганизмов. Они действуют главным образом в субстрате, на котором поселяются микробы. Поэтому их нередко называют внеклеточными ферментами. Однако и у высших растений наблюдается выделение ферментов из клеток, например из корня — в прикорневую зону (ризосферу) или из щитка зародыша злаков — в

эндосперм. Выделению ферментов клетками корней нередко способствуют неблагоприятные внешние условия (анаэробизм и др.).

Ферменты отличаются следующими общими особенностями:

— большой каталитической активностью, значительно более высокой, чем у неорганических катализаторов (напомним, что катализ — это явление изменения скорости химической реакции или ее возбуждения с помощью катализаторов, химический состав которых и их количество после реакции остаются неизменными);

— специфичностью действия, под которой понимается способность фермента реагировать только с определенными веществами (субстратами) и действовать только на определенные химические связи; иначе эту особенность называют субстратной специфичностью фермента;

— лабильностью, т. е. способностью изменять скорость реакции в зависимости от действия ряда внешних и внутренних условий;

— обратимостью действия — способностью катализировать взаимопротивоположную направленность хода реакции; эта особенность присуща далеко не всем ферментам.

В основу классификации ферментов положена природа химических превращений, тип реакций, катализируемых ферментами. По этим признакам все многообразие ферментов разделяют на шесть классов:

1. оксидоредуктазы (окислительно-восстановительные ферменты);
2. трансферазы;
3. гидролазы (гидролитические ферменты);
4. лиазы;
5. изомеразы;
6. лигазы (синтетазы).

Вопросы для самоконтроля

1. Предмет и задачи физиологии растений.
2. Основные клеточные структуры и их функции.
3. Основные химические компоненты растительной клетки их природа и функции: Ферменты, их строение, механизм действия Классификация ферментов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6 режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6

2. Новиков, Н. Н. Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. Плакунов, В. К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.

режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.

режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. Рогожин, В.В. Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. Хелдт, Г.-В. Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 2. Водный режим растений.

2.1. Общая характеристика водообмена растений.

Водный режим (водообмен) растений представляет собой совокупность ряда процессов:

- поглощение воды растением;
- проведение воды по растению;
- потеря воды в процессе транспирации (испарения);
- усвоение воды клетками.

Сравнение прихода воды и ее расхода носит название водного баланса растения. Если расход воды превышает ее приход, то в растении возникает водный дефицит.

Оводненность тканей растений выражают в процентах на общую сырую или сухую массу, причем первое более предпочтительно.

Относительное содержание воды в тканях определяется по формуле:

$$(a - b) / a \cdot 100,$$

где a — сырая масса; b — абсолютно сухая масса.

Расчеты содержания воды на сухую массу в ряде случаев не дают желаемых результатов. Сезонные изменения влажности листьев нередко являются в большей мере следствием увеличения или уменьшения сухой массы, нежели содержания воды. Сухая масса растущего листа, например, быстро увеличивается благодаря постоянному утолщению клеточных стенок. Колебания сухой массы наблюдаются при различной интенсивности фотосинтеза, дыхания, оттока продуктов фотосинтеза и т. д.

Выражают оводненность и через водный дефицит — отношение недостатка насыщения клеток водой к количеству воды при полном насыщении.

Водный дефицит рассчитывают по формуле:

$$d = (c - a) / (c - b) \cdot 100$$

где d — водный дефицит, %; c — масса исследуемой ткани при полном насыщении; остальные величины идентичны тем, которые используются при расчете относительной влажности тканей.

В растениях поддерживается постоянный ток воды, обеспечивающий водой живые клетки на протяжении всей жизни растения. Жидкая фаза воды в растении непрерывна от всасывающей поверхности корней до испаряющих клеток листа. Водообмен растения сложен и многообразен. Корневая система поглощает воду из почвы, затем вода движется по растению и, наконец, теряется в атмосфере. Небольшая часть воды принимает участие в процессе гидратации и в метаболизме клеток непосредственно (фотосинтез и другие процессы).

Свободную энергию воды называют также химическим или водным потенциалом и обозначают греческой буквой пси (Ψ).

Водный потенциал в почве измеряют специальными приборами тензиометрами; в растениях — с помощью особых камер или бомб давления, в атмосфере — по справочным таблицам. Сущность метода определения водного потенциала побега древесных растений с помощью камер давления сводится к следующему. Как известно, в ксилеме побега существует натяжение воды и при перерезании его ксилемная жидкость втягивается внутрь, образуя мениск. С помощью внешнего давления мениск жидкости в побеге можно переместить к поверхности среза. По манометру, вмонтированному в камеру, отмечают давление, соответствующее этому положению

жидкости. Эта величина, но с отрицательным знаком, отражает степень натяжения водных нитей в побеге до его срезания с дерева, т.е. его водный потенциал.

Самый высокий Ψ у чистой воды, условно принятый равным нулю. Водный потенциал почвы приближается к таковому при полной ее влагоемкости. В растворах по мере увеличения их концентрации он уменьшается. Если водный потенциал почвы выше, чем в растении, а в растении выше, чем в атмосфере, то вода постоянно будет перетекать из почвы в растение, а из него в атмосферу.

Рано утром при оптимальных для растений внешних условиях водный потенциал почвы равен таковому растения, а тот — водному потенциалу атмосферы. Движение воды по растению приостанавливается. Если же водный потенциал почвы ниже, чем водный потенциал растения, то вода должна, наоборот, выходить из растения наружу. Растение при продолжительном действии таких условий засыхает.

Для деревьев сосны обыкновенной таежной зоны получены следующие цифровые значения водного потенциала в системе почва — различные части растения — атмосфера: почва — от — 0,1 до -0,5, корень — от -2 до -4, хвоя — от -3 до -15, атмосфера — до -1000 атм.

Как видим, наиболее резкий перепад водного потенциала наблюдается между листом и атмосферой. Здесь, очевидно, с особой силой проявляется регуляторная роль устьиц, ибо они расположены на том участке пути, по которому вода движется в виде пара. Иначе говоря, контроль за общим потоком воды в рассмотренной системе происходит в первую очередь на участке от испаряющих поверхностей в листьях до окружающего их воздуха. Повышение сопротивления водному току на любом другом участке пути окажет влияние на скорость потока только в этой зоне и не будет непосредственно воздействовать на общий водоток до тех пор, пока изменение данной зоны не достигнет значительной величины по отношению к разнице Ψ листа и атмосферы.

В определенном смысле такой термодинамический подход оправдан, так как используются одни и те же единицы измерения. Кроме того, в этом случае не обязательно измерять влажность почвы и отдельных частей растения, скорость поглощения воды, интенсивность транспирации.

Содержание воды в различных частях растений сильно варьирует в зависимости от структуры этих частей, вида, возраста растения и условий внешней среды. Наибольшее количество воды содержится в молодых листьях и сочных плодах (до 95%). Чуть меньше оводнены кончики поглощающих корней как травянистых, так и древесных растений (до 90%). Меньше всего воды содержат воздушно-сухие семена растений (6—14 %). В коре стебля наиболее обеспечена водой флоэмная часть. Влажность листьев достигает максимальных значений в начале вегетации, а к концу ее постепенно снижается. Некоторое представление о содержании и распределении воды в растениях дают материалы таблицы 2.1.

Количество воды, аккумулированное в биомассе целого лесного насаждения, получило название водоемкости леса. Хвойные и лиственные леса средней продуктивности в возрасте 100 — 200 лет содержат воды в надземной и подземной частях от 200 до 450 м³/га. Водоемкость достаточно хороших лугов, например в Ленинградской области, равна 40 — 60 м³/га.

У всходов древесных растений наибольшей оводненностью обладают корни, затем гипокотиль и эпикотиль. В меньшей степени оводнены первичные листья и семядоли. Водозапасы последних по ходу онтогенеза всходов с гипокотиллярным прорастанием отличаются большей стабильностью.

2.2. Биологическая роль воды

Трудно переоценить роль воды в жизни растений. Эта роль в значительной степени связана с ее физико-химическими свойствами.

1. Вода определяет структуру биологических макромолекул и является неперменной составной частью цитоплазмы и всех органелл клеток.

2. При уменьшении содержания воды в тканях растений ниже определенного оптимума, различного у разных видов, свойства высокомолекулярных веществ и жизненно важных структур клетки резко меняются, что ведет к изменению направленности и скорости биохимических реакций, а при сильном обезвоживании – к отмиранию клеток.

3. Большое значение в жизнедеятельности клеток имеет гидратация клеточного содержимого.

4. Высокая растворяющая способность воды необходима для поступления веществ и их передвижения по растению.

5. Вода служит средой для протекания многих биохимических реакций.

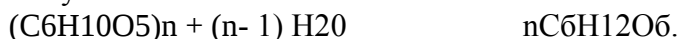
6. Стенки каждой живой клетки, а также стенки сосудов и трахеид смочены водой, что создает непрерывную водную фазу во всем растении.

7. Вода клеточного сока, влияя на тургесцентность, определяет объем и упругость клеток и в определенной мере – форму органов растения, различные движения растения и т. д.

8. Вода участвует в терморегуляции растений. Так, при потере воды листьями в процессе транспирации их температура понижается обычно на несколько градусов, благодаря чему клетки защищаются от перегрева. Значительная теплоемкость воды смягчает колебания температуры во внешней среде. Образование водородных связей при взаимодействии молекул воды друг с другом, а также с гидрофильными веществами сопровождается повышением температуры. Разрыв же этих связей приводит к понижению температуры тканей. Это способствует сохранению постоянства внутренней среды растения хотя бы на непродолжительный период времени.

9. Кроме того, вода — среда для прорастания пыльцы, что имеет значение в росте пыльцевой трубки и оплодотворении растений.

Молекулы воды включаются в многочисленные процессы метаболизма. Ярким примером служит реакция гидролиза веществ, например превращение крахмала в глюкозу:



Вода может присоединяться ко многим веществам; в качестве примера можно привести присоединение воды к фумаровой кислоте с образованием яблочной:



В процессе фотосинтеза вода служит источником водорода и электронов при ассимиляции CO_2 , а при дыхании синтезируется и частично снова используется. Вода принимает участие в различных электронно-транспортных процессах, миграции зарядов и т. д.

2.3. Вода как экологический фактор

Вода на Земле является одним из важнейших экологических факторов, определяющих не только ход физиологических процессов в растениях, но и их рост и продуктивность. Можно утверждать, что на значительных лесопокрытых пространствах рост и число деревьев на единицу площади в большей степени зависят от недостатка или избытка воды в почве, чем от других каких-либо факторов. Поэтому вопросы устойчивости к засухе и к условиям временного или постоянного затопления почв не перестают интересовать физиологов древесных растений.

Вода выступает одним из главных факторов:

- регулирующих распределение растений на Земле, в том числе ареалы древесных растений;

- благодаря воде осуществляется не только взаимосвязь физиологических процессов в растительных клетках и тканях, но и тесная связь растений с окружающей их внешней средой. Последняя прослеживается с момента прорастания семян и до образования репродуктивных органов и формирования новых плодов и семян;

- количество доступной воды в почве оказывает глубокое воздействие на биологические особенности и структуру растений.

Все растения по отношению к воде, как экологическому фактору, делятся на группы: водные и наземные.

У водных растений (гидрофитов) кутикула на листьях слабо развита, устьица сильно редуцированы или отсутствуют. Кислород проходит довольно легко через тонкую кутикулу листьев. Огромное развитие у этой группы растений получает система межклетников, служащая для воздухообмена и увеличения плавучести. В связи с тем, что большинство водных растений способно поглощать не только кислород, но и воду через поверхность листьев и стеблей, у них, как правило, слабо развивается корневая система (рдест, ряска, роголистник, элодея, кувшинка и др.). Менее развита у водных растений и специализированная водопроводящая система. Механические ткани, окружающие последнюю, также сильно редуцированы, тонкостенны, располагаются обычно в центре стебля и поэтому лучше противостоят току воды.

По способности приспосабливать водный обмен к колебаниям водоснабжения различают две группы наземных растений (Г.Вальтер): пойкилогидрические и гомойогидрические.

Пойкилогидрические растения (бактерии, синезеленые водоросли, грибы, лишайники и др.) приспособились переносить значительный недостаток воды без потери жизнеспособности (растения, у которых количество воды в тканях непостоянно и зависит от условий влажности среды). Увеличение количества воды в среде приводит к возобновлению активного метаболизма в клетках этих растений. По характеру изменения показателей водного режима (интенсивность транспирации, осмотическое давление, содержание воды) в течение суток они относятся к гидролабильным растениям, так как у них значительно колеблется содержание воды и испарение.

Гомойогидрические растения (наземные папоротникообразные, голосеменные, цветковые) составляют большинство обитателей суши (растения, которые способны поддерживать относительное постоянство воды в тканях и мало зависящие от влажности окружающей среды). Они обладают тонкими механизмами регуляции устьичной и кутикулярной транспирации, а также корневой системой, обеспечивающей поставку воды. Поэтому даже при значительных изменениях влажности среды не

наблюдается резких колебаний содержания воды в клетках, при этом клетки не способны к обратимому высыханию.

Точная регуляция поставок и трат воды этими растениями устраняет возможность значительных колебаний содержания воды в тканях, осмотического давления и транспирации. Эти показатели характеризуют гидростабильный тип водного режима данной группы растений. Гомойгидрические растения делятся на три экологические группы:

- растения избыточно увлажненных и часто затененных местообитаний — гигрофиты;
- растения, произрастающие на умеренно увлажненных почвах, — мезофиты;
- растения, которые произрастают в условиях с недостаточным водоснабжением, — ксерофиты.

На сырых открытых местах или во влажных тенистых лесах обитают гигрофиты. Это многочисленные мхи, печеночники, некоторые папоротники, калужница, дербенник (плакун-трава), недотрога, кислица и другие растения. Они приспособились нормально расти в условиях повышенной влажности почвы и воздуха. В связи с этим они развивают большую ассимиляционную поверхность, чтобы синтезировать нужное количество органического вещества. Так же как и у гидрофитов, у них слабо развиты структуры, ответственные за защиту от потерь воды. Некоторые гигрофиты могут временно терять огромное количество воды, иногда даже высыхать и возобновлять свою жизнедеятельность после дождей; большинство же гигрофитов при обезвоживании погибает.

Из древесных растений-гигрофитов следует отметить ольху черную, болотный кипарис и мангровые растения. На корнях болотного кипариса, растущего в болотистых местообитаниях – марях, формируются толстые конические выросты, которые растут строго вертикально вверх и, выступая над поверхностью затопленной почвы или воды, играют роль дыхательных органов, снабжающих кислородом воздуха погруженные в воду части корневых систем. Нечто подобное наблюдается и у мангровых деревьев затопляемой зоны побережий тропических морей. У этих деревьев на погруженных в ил частях ходульных корней образуются боковые ответвления, поднимающиеся над илом и водой. Благодаря наличию губчатой аэренхимы в этих корнях они способны снабжать погруженные в ил части корневых систем кислородом.

На почвах с достаточным увлажнением и хорошей аэрацией обитают мезофиты. Они страдают как при недостатке, так и при избытке влаги в почве. Большинство ценных культурных видов и диких естественно произрастающих растений, в том числе древесных, относится к этой группе.

Хорошо выраженные приспособительные структуры имеют ксерофиты — растения засушливых местообитаний (пустынь, полупустынь, степей, сухих песчаных и каменистых склонов). Большинство из них имеет хорошо развитую корневую систему, обеспечивающую их водой из почвы с низкой влажностью, толстую малопроницаемую кутикулу, опушение листьев, погруженные устьица, редуцированную поверхность листьев, вплоть до колючек и т. д.

2.4. Поглощение воды растениями. Формы воды в почве.

Корневая система является главным аппаратом поглощения воды, но не единственным: небольшое количество воды поглощается надземными частями

растения во время дождей, выпадения туманов, росы. В принципе любая клетка может всасывать воду, если она не насыщена ею, даже кутикула способна разбухать.

Размеры корневых систем растений огромны. Хлебные злаки способны развивать корневую систему, достигающую глубины 1,5 — 2 м и широко распространяющуюся в стороны. Глубина залегания корней древесных растений может достигать 20 м и более (песчаная акация, тамарикс и др.). У столетней сосны насчитывается около 5 млн. корневых окончаний, а общая длина корневой системы (без корневых волосков) достигает 50 км.

Все многообразие древесных растений по характеру строения и развития корневых систем делят на три основные группы:

- 1) с глубоко идущей в почву якорной корневой системой (лиственница, дуб, липа, робиния и др.);
- 2) с поверхностной корневой системой (ель, ясень, рябина и др.);
- 3) с промежуточным типом корневых систем, включающим в зависимости от лесорастительных условий как глубоко идущую, так и поверхностную корневую систему (сосна, береза, осина, многие клены, ольха и др.).

Далеко не вся корневая система всасывает воду. Этой способностью обладают лишь молодые корневые окончания. Вода поглощается клетками зоны корневых волосков, а также зоны растяжения (рис.). Поглощающие корни относятся к последнему порядку ветвления. Для них характерно первичное строение, отсутствие камбиального слоя. Основная их функция — поглощение воды и элементов минерального питания из почвы, тогда как для ростовых — увеличение размеров корневых систем.

Длина всасывающей части корня травянистых растений достигает нескольких сантиметров, а древесных — всего лишь нескольких миллиметров. При этом у большинства деревьев всасывающий аппарат увеличивается за счет развития микоризы — симбиоза корня с гифами гриба. Грибной чехол микоризных корней и отходящие от него отдельные гифы существенно увеличивают поглощающую поверхность корня. Оказалось также, что микоризные растения более устойчивы к засухе, чем растения без микоризы: грибница продолжает активно всасывать воду при таком осмотическом давлении почвенного раствора, когда безмикоризные корни уже не работают.

Различают пассивное и активное поглощение воды корневой системой. Первое осуществляется за счет сосущих сил листьев, теряющих воду в процессе транспирации. Активное поглощение тесно связано с метаболизмом клеток корня и проявляется в явлениях «плача» и гуттации.

При перерезании стебля через поверхность среза начинает вытекать жидкость — пасока. Это явление носит название «плача» растений. Очень легко наблюдается «плач» у таких растений, как тыква, гортензия, а из древесных — у березы, кленов, особенно сахарного.

Иногда можно наблюдать выделение капелек жидкости из неповрежденных листьев. Это гуттация. Она ярко проявляется у проростков злаков, у каллы, манжетки, земляники. Из древесных растений нередко гуттируют ольха, ивы, вязы и некоторые другие. Гуттация обусловлена тем, что при высокой влажности воздуха и почвы в теплую погоду вода, поступившая в растение, не испаряется, а выдавливается в виде капелек жидкости. У срезанного побега дерева или кустарника даже при 100 % влажности воздуха гуттация наблюдаться не будет, ибо отсутствует корневое давление.

«Плач» и гуттация связаны с наличием корневого давления, нагнетающего воду вверх из корней по растению. Само корневое давление является результатом жизнедеятельности корня. Движущей силой корневого давления служит энергия

аэробного дыхания, ибо ингибиторы дыхания (яды, наркотики) и анаэробноз приводят к прекращению корневого давления.

Существуют две основные гипотезы, объясняющие механизм действия корневого давления:

— Осмотическая теория основана на явлениях осмоса. В сосудах центрального цилиндра поглощающего корня всегда находится раствор определенной концентрации, обладающий сосущей силой, равной целиком осмотическому давлению, так как в мертвых элементах ксилемы отсутствует тургорное давление. Поэтому вода будет отсасываться от ближайшей к сосуду клетки. Теряя воду, эта клетка будет развивать большую сосущую силу, что позволит ей отнимать воду от соседней с ней клетки и т. д. Клетки коровой паренхимы и центрального цилиндра корня будут испытывать недонасыщение водой. Этот дефицит коснется и корневого волоска, способного поглощать воду из почвы. При этом распределение величины осмотического давления в ряду клеток, проводящих воду, не играет никакой роли, ибо основным фактором осмотического поглощения воды выступает сосущая сила клеток.

— Метаболическая теория, выдвинутая Д.А. Сабининым, основывается на допущении, что клетки корня, через которые наблюдается односторонний ток воды, обладают полярностью. На противоположных сторонах осуществляются диаметрально разные процессы: на одной (обращенной к периферии) синтезируются осмотически активные сахара, а на противоположной — инертный в осмотическом отношении крахмал. В первом случае осмотическое давление и сосущая сила будут больше, следовательно, к этой стороне клетки будет поступать вода от соседней клетки и выдавливаясь с противоположного конца в сторону сосуда. Так создается непрерывный односторонний ток воды в корневой системе, как результат развиваемого в корнях корневого давления.

Поглощение воды из почвы является более сложным, чем из слабых растворов, так как в почве имеется ряд специфических сил, удерживающих воду. Поэтому на поглощение воды здесь в первую очередь влияет доступность ее корневым системам растений.

В почве различают три основные формы воды, доступные растениям:

Гравитационная вода. Она не стоит на месте, а стекает вниз благодаря силам земного притяжения по крупным промежуткам между почвенными частичками. В верхних слоях почвы она бывает обычно только после сильных дождей. Гравитационная вода легко доступна растениям.

Основу водоснабжения растений составляет капиллярная вода. Она передвигается в почве и даже поднимается вверх капиллярными силами, ибо располагается в узких промежутках между почвенными частицами.

Пленочная вода в виде пленки окружает мелкие частички почвы. Корням растений доступны лишь периферические слои этой пленки, тогда как внутренние, удерживаемые сильными адсорбционными силами, не доступны.

В сухой почве имеется гигроскопическая вода, удерживаемая сорбционными силами, достигающими огромных величин — до 1000 атм. Эта вода совершенно не доступна растениям.

Важным показателем доступности растениям воды является коэффициент завядания — количество воды в почве, остающееся в ней после устойчивого завядания растений. Однако этот показатель еще не дает полного представления о количестве недоступной растению воды, так как часть ее при завядании растений еще может поглощаться

корнями. Количество воды почвы, полностью недоступное растению, получило название мертвого запаса. Это, по существу, гигроскопическая вода почвы.

Растение может поглощать то количество воды почвы, которое составляет разницу между полной влагоемкостью (максимальное количество воды, удерживаемое полностью насыщенной ею почвой) и мертвым запасом. Количественные величины доступной и недоступной воды, а также показатель полной влагоемкости различных по своим физико-химическим свойствам почв приведены в табл. 2.2.

Низкая или чрезмерно высокая температура почвы неблагоприятно отражается на деятельности корня. Растения южного происхождения завядают при снижении температуры около корней до $+ 5^{\circ}\text{C}$ и ниже. Особенно неблагоприятно воздействие низкой температуры почвы и высокой температуры воздуха. Многие растения не успевают восполнять потери воды и завядают при сочетании температуры почвы и воздуха соответственно $2 - 3^{\circ}\text{C}$ и $18 - 20^{\circ}\text{C}$. При понижении температуры почвы не только уменьшается интенсивность дыхания корней, но и происходят существенные изменения в состоянии цитоплазмы: снижается ее проницаемость и увеличивается вязкость. Повышается вязкость и самой воды. Все это и ведет к снижению интенсивности водопоглощения. Вместе с тем холодоустойчивые растения, например, озимые злаки, способны активно всасывать воду из холодной почвы в период поздней осени и ранней весны, болотные растения также адаптировались к пониженной температуре заболоченных почв.

2.5. Транспирация и её биологическое значение.

Передвижение воды по растению. Регулирование водного режима растений.

Транспирация - т.е. испарение воды листьями – завершающий процесс водного режима. Это не есть простое физическое испарение влаги, это сугубо физиологический процесс. Основное значение транспирации состоит в следующем:

- 1) она служит средством передвижения воды и различных веществ к жизненно важным частям растения;
- 2) она оказывает большое влияние на процессы воздушного питания растения, ибо поглощение углекислоты из воздуха осуществляется посредством устьиц, через которые одновременно испаряется основная масса воды;
- 3) транспирация является важнейшим средством защиты листьев от перегрева, что имеет большое значение для всей жизнедеятельности растения, и в первую очередь для процессов фотосинтеза.

Однако следует иметь в виду, что если транспирационные потери превышают поступление воды в корневые системы, то это отрицательно влияет на жизнедеятельности растений: возникает водный дефицит, завядание, остановка роста, снижение интенсивности фотосинтеза и как следствие снижение продуктивности и даже гибель растений.

Основным органом транспирации является лист. Из-за необходимости максимального контакта с воздушной средой растение имеет очень большую листовую поверхность. Увеличение поверхности облегчает поглощение CO_2 , улавливание света и это же создает огромную поверхность испарения. Вода испаряется с поверхности листьев и через устьица. В результате потери воды клетками листьев в них снижается водный потенциал, т.е. возрастает сосущая сила. Это приводит к усилению поглощения клетками листа воды из ксилемы клеток и передвижению воды по ксилеме из корней в листья.

Таким образом, верхний концевой двигатель, обеспечивающий передвижение воды вверх по растению, создается и поддерживается высокой сосущей силой транспирирующих клеток листовой паренхимы. Как было отмечено ранее, для работы верхнего концевой двигателя используется не метаболическая энергия, а энергия внешней среды – свет. Кроме того верхний концевой двигатель может работать при полном отключении нижнего концевой двигателя.

Различают два типа транспирации: устьичную и кутикулярную. Устьичная транспирация осуществляется через устьичные отверстия, кутикулярная - через кутикулу. Соотношение между устьичной и кутикулярной транспирацией у различных видов растений неодинаковы. Она зависит от видовых и экологических особенностей организма, условий его развития, возраста и т.д.

Устьичная транспирация. Основную роль в испарении воды растением выполняют устьица. Устьица – специализированные образования эпидермы. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель. Под ней расположена дыхательная подустьичная полость. Часто к замыкающим клеткам примыкают поддерживающие клетки, отличные от основных клеток эпидермы. Замыкающие и поддерживающие клетки представляют собой устьичный аппарат. Одна из важных особенностей замыкающих клеток состоит в неодинаковой толщине их стенок. Наружные стенки устьичных клеток тонкие, внутренние – толстые. В силу этого изменение объема замыкающих клеток сопровождается изменением их формы. Наружные стенки устьичных клеток растягиваются при увеличении их объема значительно сильнее, чем внутренние, вследствие чего при полном тургоре внутренняя часть клеточной стенки искривлена значительно сильнее, чем у клетки, не насыщенной водой. Это влечет за собой увеличение размеров щели и раскрытие устьиц. Наоборот, при потери воды устьичные клетки выпрямляются, вследствие чего устьичная щель закрывается.

Важной особенностью замыкающих клеток устьиц является также наличие в них хлоропластов, что является непременным условием для протекания фотосинтеза, участвующего в регуляции устьичных движений.

Количество устьиц на листьях разных растений колеблется от десятков до нескольких сотен штук на 1 мм^2 поверхности листа, например, у дуба от 350 до 500, у липы и березы от 100 до 150. У большинства древесных устьица расположены на нижней стороне листа. Очевидно, что расположение устьиц на нижней стороне листа замедляет диффузию водяного пара и защищает замыкающие клетки от действия прямых солнечных лучей. Однако на солнечных местообитаниях травянистые растения с устьицами на нижней и верхней стороне листа встречаются чаще, чем в тени. У хвойных пород устьица располагаются и на верхней и на нижней стороне хвои продольными параллельными рядами. На 1 мм^2 поверхности хвои у сосны приходится от 90 до 130 устьиц, у ели – от 20 до 40.

Устьичная транспирация складывается из двух фаз: испарения воды с поверхности клеточных оболочек в межклеточники листа и диффузии водяного пара через устьичные отверстия. От устьичной регуляции зависит только вторая фаза транспирации.

Различают два вида устьичных движений: пассивные и активные. Пассивные движения зависят от изменений в клетках эпидермиса и мезофилла листа, активные – от изменений в самих замыкающих клетках.

К пассивным движениям относят: 1) гидропассивную реакцию закрывания, 2) гидропассивную реакцию открывания. Первая реакция связана с увеличением объема

клеток эпидермиса и мезофилла, которые механически сдавливают замыкающие клетки, вследствие чего устьичная щель закрывается. Эта реакция имеет место при перенасыщении клеток мезофилла и эпидермиса принимают прежний объём, и устьица пассивно открываются.

Пассивные движения занимают малое место в регулировке устьичной транспирации. Основная роль принадлежит активным движениям. Различают фотоактивную реакцию открывания и гидропассивную – закрывания.

Фотоактивная реакция открывания связана с индуцирующим влиянием света в утренние часы на направленность ферментативных процессов в замыкающих устьичных клетках. А именно, с появлением утром света количество CO_2 в замыкающих клетках уменьшается благодаря фотосинтезу, что ведет к повышению рН клеточного сока примерно до 7,3 и резкому усилению активности фермента фосфорилазы, катализирующей превращение крахмала в сахар (глюкозо-1-фосфат). Повышение содержания сахаров в замыкающих клетках увеличивает их сосущую силу и вызывает поглощение воды, способствуя этим открыванию устьиц. При снижении интенсивности света в вечерние часы физиологические процессы в замыкающих клетках идут в обратном направлении и устьица закрываются.

Гидроактивная реакция закрывания связана с изменениями водонасыщенности клеток листа. При усиленной транспирации воду теряют и замыкающие клетки. В них ослабевает тургорное давление, напряжение тонких стенок падает, и устьица закрываются, что предотвращает дальнейшую потерю воды. До недавнего времени именно в этом видели главный механизм, позволяющий растению избежать чрезмерно сильного завядания. Выяснилось, однако, что у растений имеется другой, более быстрый и более эффективный способ подавлять транспирацию. На ранних стадиях водного дефицита у многих растений резко повышается содержание гормона абсцизовой кислоты (АБК). Это приводит к оттоку K^+ из замыкающих клеток и как следствие к потере воды и закрыванию устьиц. Таким образом, одной из важных физиологических функций гормона АБК является защита растений от иссушения.

Кутикулярная транспирация. При открытых устьицах потери водяного пара через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией. Но если устьица закрыты, например, во время засухи, кутикулярная транспирация приобретает важное значение в водном режиме растений многих видов. Интенсивность кутикулярной транспирации варьирует от совершенно незначительных потерь до 50 % от общей транспирации, что, как было сказано выше зависит от видовых и экологических условий организма, условий его развития, возраста и т. д. Например, виды магнолий и хвойных, обладающие толстыми слоями кутина в кутикулах, теряют очень мало воды через эпидермис листа и наоборот, виды с тонким слоем кутина продолжают терять воду и после того, как устьица закроются, и поэтому гораздо сильнее страдают от засухи. Некоторое количество воды выделяется в результате транспирации почек, репродуктивных органов. Кроме того, вода испаряется с поверхности ветвей и стволов древесных растений через чечевички и окружающие их слои пробки (перидермальная транспирация). Вследствие транспирации ветвей в зимнее время часто возникает водный дефицит и растения гибнут в результате обезвоживания.

Влияние внешних условий на транспирацию.

По интенсивности транспирации наиболее распространенные в лесной зоне древесные растения разделяют на три группы:

- 1) сильно транспирирующие (400 – 500 мг/г сырой массы в час и более);

2) средне транспирирующие (300 – 400 мг/г ч);

3) слабо транспирирующие (до 200 мг/г ч).

Количество воды в граммах, израсходованное растением на образование 1 г сухого вещества, получило название транспирационного коэффициента. Величина, обратная транспирационному коэффициенту, - продуктивность транспирации – количество сухого вещества в граммах, образованное растением при расходе 1 кг воды. В условиях умеренного климата на каждый килограмм потребляемой воды приходится в среднем 3 г накопленного сухого вещества.

Транспирационный коэффициент характеризует в известной мере потребность растения в воде и может быть использован при расчете норм орошения.

Следующий показатель транспирационного процесса – быстрота расходования воды, или экономичность транспирации – отношение количества воды, испарившейся за 1 час, к общему запасу её в растении. Быстрота расходования воды выражается в процентах и, по данным Н.А.Максимова, составляет в час от 10 до 100 % всего количества воды в растении.

Наибольшее влияние на транспирацию древесных растений оказывают такие внешние факторы, как насыщенность атмосферы парами воды, температура воздуха, свет, доступность воды, ветер. Остановимся вкратце на каждом из них.

Влажность воздуха. Различают абсолютную влажность, под которой понимается количество водяного пара в г, содержащегося в 1 м³ воздуха, и относительную влажность, которая выражается в процентах и представляет собой отношение упругости водяного пара, содержащегося в воздухе, к упругости насыщенного пара при той же температуре.

Вода испаряется медленно, если воздух насыщен водяным паром. С уменьшением относительной влажности увеличивается транспирация. Поэтому при выращивании семян под полиэтиленовой пленкой продуктивность транспирации выше, чем на открытых участках.

Температура воздуха. С увеличением температуры уменьшается относительная влажность воздуха, что усиливает транспирацию. Скорость испарения воды растением примерно удваивается при подъёме температуры на каждые 10 °С. При достижении температуры воздуха +30...35 °С устьица закрываются.

Свет. В темноте транспирация значительно ниже, чем на свету. Объясняется это тем, что свет является источником энергии для испарения воды растением, он же оказывает влияние на движение замыкающих клеток устьиц. А.А.Новиковой установлено, что интенсивность транспирации семян дуба черешчатого, сосны обыкновенной, ели обыкновенной достигает максимума при 10- часовом дне. Дальнейшее увеличение длины дня приводит к снижению интенсивности транспирации.

Влажность почвы. Интенсивность транспирации снижается при недостатке в почве доступной растению воды. Ослабевает этот процесс и на переувлажненных и сильно охлажденных почвах, что объясняется подавлением поглотительной способности корней. Поэтому в таежной зоне семена выращивают на возвышенных грядках.

Ветер. При раскрытых устьицах достаточно небольшого ветра, чтобы увеличилась транспирация. Происходит это благодаря удалению влажного воздуха с поверхности листа. Поэтому важно иметь на питомниках лесные поветразащитные полосы, сокращающие силу ветра.

Для снижения интенсивности транспирации применяют ряд веществ, получивших название антитранспирантов. Одним из них является абсцизовая кислота (АБК). При

опрыскивании ею листьев (слабым раствором 10-3 – 10-5 М) ускоряется отток воды из замыкающих клеток и устьица закрываются. АБК снижает транспирацию сеянцев клена сахарного, ясеня ланцетного на 60 % примерно в течение 21 дня. Другие антитранспираты, такие, как латексы, поливинил, полиэтилен, образуют на поверхности листьев пленку, которая сокращает испарение.

Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика водообмена растений.
2. Биологическая роль воды.
3. Вода как экологический фактор.
4. Поглощение воды растениями.
5. Транспирация и её биологическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. - ISBN 978-5-86045-613-6

2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.
режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.
режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 3. Фотосинтез как основа биоэнергетики.

3.1. Планетарное значение фотосинтеза и его физико-химическая сущность.

В настоящее время фотосинтез - это ведущий процесс первичного синтеза органического вещества на Земле из неорганического. В процессе фотосинтеза наземные растения образуют до 170 млрд. тонн, а растения мирового океана - до 70 млрд. тонн биомассы в год в пересчете на сухое вещество, используемой гетеротрофными организмами.

Вместе с органическим веществом в продуктах фотосинтеза накапливается химическая энергия равная $4 \cdot 10^{17}$ ккал. Что составляет 0.02-0,03 фотосинтетически активной радиации падающей на Землю. Т.О. растения выполняют космическую роль - аккумулируют энергию Солнца и передают ее другим организмам в виде органических веществ.

Содержание CO_2 стабилизировалось в кайнозойскую эру и в настоящее время составляет 0.035 %. Эта стабилизация достигается сбалансированным связыванием и освобождением CO_2 в глобальном масштабе.

Связывание CO_2 в ходе фотосинтеза и образование карбонатов в океанах компенсируется выделением CO_2 за счет других процессов — дыхание растений, микроорганизмов, выделение CO_2 при извержении вулканов, хозяйственная деятельность человека.

Часть солнечного света отражается от поверхности Земли в виде тепловых инфракрасных лучей. CO_2 поглощает инфракрасное излучение и тем самым сохраняет тепло на Земле. Создается парниковый эффект. Микроорганизмы и растения в процессе своего дыхания поставляют 85% CO_2 , поступающего в атмосферу и вследствие этого оказывают влияние на тепловой режим планеты.

Первоначально в атмосфере Земли кислорода было очень мало. 1.3 -1,5 млрд. лет назад концентрация O_2 в атмосфере заметно увеличилась, что привело к появлению аэробных организмов. Сейчас содержание O_2 составляет 21 % по объему воздуха. В основном, этот кислород является продуктом фотосинтеза. Ежегодно растения и другие фотосинтезирующие организмы поставляют в атмосферу примерно 120 млрд. тонн кислорода.

Озон (O_3) образуется в результате фото диссоциации молекул кислорода под действием солнечной радиации на высоте около 25 км. Озон задерживает большую часть ультрафиолетовых лучей, губительных для всего живого.

3.2. Лист как орган фотосинтеза.

Нижняя и верхняя эпидерма листовой пластинки состоит из клеток с большими вакуолями, лишенных хлоропластов. Такие клетки хорошо пропускают свет в мезофилл и, следовательно, непосредственного участия в фотосинтезе не принимают. Устьица — основные «ворота» для поступления

Мезофилл у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы. В клетках мезофилла содержатся хлоропласты. Столбчатая паренхима, расположенная под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая и является главной тканью, где идет фотосинтез. Для губчатой паренхимы характерно наличие большого количества межклетников. Во-первых, межклетники помогают газообмену. Благодаря верхней и нижней эпидерме, а также межклетникам в листовой пластинке создается

внутренняя газовая среда, которая, хотя и сообщается с внешней средой через устьица, практически всегда отличается от нее по своему составу. Во-вторых, межклетники увеличивают внутреннюю поверхность листа в 7—10 раз. В мезофилле находится сеть проводящих пучков, в состав которых входят сосуды, доставляющие хлоропластам воду и минеральные соли, и ситовидные трубки, отводящие из хлоропластов продукты фотосинтеза.

3.3. Хлоропласты как фотосинтетические структуры листа. Пигменты хлоропластов, условия образования и разрушения хлорофилла.

Органеллой фотосинтеза является хлоропласт. Пигменты, участвующие в поглощении световой энергии, и другие вещества, необходимые для световой фазы фотосинтеза, встроены в мембраны тилакоидов, в то время как ферменты, катализирующие восстановление двуокиси углерода (темновая фаза), находятся в строме хлоропласта.

ПЛАСТИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ.

Пигменты — важнейший аппарат фотосинтеза. Пигменты — это вещества, избирательно поглощающие свет в видимой части спектра.

Пигменты, участвующие в фотосинтезе высших растений, делятся на 2 группы: хлорофиллы — зеленые пигменты — и каротиноиды — желтые.

Есть два хлорофилла — хлорофилл «а» ($C_{55}O_5H_{72}N_4Mg$) и хлорофилл «b» ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$). Хлорофилл а — сине-зеленый, а хлорофилл b — желто-зеленый. Хлорофиллы не растворяются в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях.

По химической природе хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты — хлорофиллина — и двух спиртов: метанола (CH_3OH) и фитола ($C_{20}H_{39}OH$):

В основе молекулы хлорофилла лежит порфирин, состоящий из четырех пиррольных колец, соединенных метановыми мостиками ($-CH=$). Хлорофилл относится к тетрапирролам. Именно 4 пиррольных кольца и метиновые мостики создают сопряженные связи. Хлорофилл относится к магнийпорфиринам: в центре молекулы хлорофилла расположен атом магния, который соединен с четырьмя атомами азота пиррольных колец.

Хлорофилл b отличается от хлорофилла а тем, что у него ко второму пиррольному кольцу присоединена не метальная, а альдегидная группа, поэтому хлорофилл b содержит кислорода на один атом больше, а водорода — на два атома меньше.

Благодаря наличию сопряженных двойных связей с подвижными 71-электронами и атомов азота с неподеленными электронами молекула хлорофилла способна к обратимым окислительно-восстановительным реакциям под действием света. Азот пиррольных колец может окисляться (отдавать электрон) или восстанавливаться (присоединять электрон).

Каротиноиды — жирорастворимые пигменты, присутствующие в хлоропластах всех растений. Они входят также в состав хромопластов. Каротиноиды — полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов, производные изопрена — $CH_2=C(CH_3)-CH=CH_2$ — содержащие 40 атомов углерода. Каротиноиды представляют собой цепи, обладающие как и хлорофиллы сопряженными двойными связями. На обоих концах цепи находятся ионные кольца. Каротиноиды делятся на 2 группы: каротины ($C_{40}H_{56}$) и ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$). Каротины представляют собой

углеводороды (тетратерпены). а ксантофиллы — содержат дополнительные гидроокси- и эпоксигруппы. У высших растений известны два каротина (α -каротин и β -каротин) и 4 ксантофилла (лютеин, виолаксантин, зеатин и антероксантин).

Каротиноиды нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в бензоле, бензине, ацетоне, сероуглероде.

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

СПЕКТРЫ ПОГЛОЩЕНИЯ СВЕТА ПИГМЕНТАМИ

Фотосинтез протекает в видимой части спектра солнечного излучения 380-710 нм. Эта часть спектра называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР).

Хлорофиллы поглощают максимально красные 640-700 нм и сине-фиолетовые 400-450 нм лучи, хуже поглощают оранжевые, желтые и голубые. почти не поглощают зеленые и отражают дальние красные лучи. У хлорофилла b по сравнению с хл_a полоса поглощения в красной части спектра сдвинута в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой части — в сторону длинноволновых лучей.

Желтые пигменты (Каротиноиды) поглощают лучше те лучи, которые плохо поглощают зеленые пигменты 400-550 нм. Максимально они поглощают сине-фиолетовые, хуже — голубые, немного поглощают зеленые лучи, не поглощают красные, желтые и оранжевые.

Вопросы для самоконтроля

1. Планетарное значение фотосинтеза и его физико-химическая сущность.
2. Лист как орган фотосинтеза.
3. Хлоропласты как фотосинтетические структуры листа.
4. Пигменты хлоропластов, условия образования и разрушения хлорофилла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6

2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.

режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.

режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 4. Фотосинтез как сочетание световых и темновых реакций.

4.1. Световые реакции фотосинтеза (световая фаза).

Световые реакции происходят на мембранах тилакоидов хлоропластов. В световых реакциях задействованы фотосистемы I и II, электронтранспортная цепь, фермент НАДФ-редуктаза, АТФ-синтазный комплекс.

Суть световых реакций сводится к тому, что поглощенный хлорофиллом антенного комплекса квант света запускает окислительно-восстановительные реакции и транспорт электронов, приводящие к фотолизу воды, образованию O_2 , восстановлению НАДФ⁺ до НАДФН и образованию АТФ из АДФ и ортофосфата.

Фотосистемы — это хромопротеиновый комплекс, осуществляющий улавливание света и первичное фотохимическое разделение зарядов между возбужденным пигментом реакционного центра и акцептором электронов.

Фотосистемы состоят из :

1. Антенного комплекса пигментов.
2. Реакционного центра.
3. Акцепторов электронов.
4. Донора электронов.

Нециклический и циклический транспорт электронов.

В фотосистеме II реакционный центр, состоящий из димера хлорофилла a с максимумом поглощения при 680 нм (P_{680}), последовательно поглотив энергию, равную 2 квантам коротковолнового красного света, и перейдя в синглетное возбужденное состояние, передает 2 электрона феофитину. От феофитина электроны последовательно передаются на пластохиноны Q_A и Q_B — расположенные на другой стороне мембраны тилакоида. затем на две липидорастворимые молекулы пластохинона PQ. Он является переносчиком протонов и электронов, выполняющего в мембране роль челнока. Принимая 2 электрона и захватывая из стромы 2 H^+ , 2 молекулы PQH_2 диффундируют через липидную фазу мембраны. Электроны от 2 PQH_2 поступают в цепь: железосерный белок FeS₂ —> цитохром f —> Cu-содержащий белок пластоцианин —> P_{700} , а протоны попадают в полость тилакоида.

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

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

В мембранах хлоропластов может функционировать циклический транспорт электронов, когда действует только фотосистема I. Возбужденные молекулы P_{700} передают электроны на A_1 железосерные белки A_2 и A_3 , переносящие электроны на другую сторону мембраны, ферредоксин, пластохинон, цитохром b_6 , железосерный

белок FeS_r, цитохром f, пластоцианин и P₇₀₀. Энергия, освобождающаяся при транспорте электронов, используется для фосфорилирования АДФ.

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

4.2. Темновые реакции фотосинтеза (темновая фаза).

Этот путь ассимиляции CO₂ обнаружен у всех фотосинтезирующих растений. Он был назван циклом Кальвина в честь американского биохимика М. Кальвина, который с сотрудниками открыл и изучил его в 1946-1956 годах с помощью метода меченых атомов и хроматографии. Растения разное время подкармливали ¹⁴CO₂ и хроматографировали экстракты. Радиоактивные изотопы по химическим свойствам не отличаются от стабильных. Принимая участие в реакциях, они помечают те соединения, в которые входят. Цикл состоит из трех этапов: карбоксилирования, восстановления, регенерации первичного акцептора CO₂ и синтеза конечного продукта фотосинтеза.

1. Карбоксилирование. Фосфорибулокиназа фосфорилирует при участии АТФ рибулозо-5-фосфат с образованием АДФ и рибулозо-1,5-дифосфата. Последний является акцептором CO₂ и под действием рибулозодифосфат-карбоксилазы присоединяет CO₂. В результате образуются 2 молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

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

3. Регенерация. После фиксации трех молекул CO₂ и образования шести молекул 3-ФГА пять из них используются для синтеза рибулозо-5-фосфата, а одна молекула 3-ФГА — для образования глюкозы.

Для образования одной молекулы сахарозы необходимо прохождение четырех циклов Кальвина. Крахмал синтезируется из уридинфосфоглюкозы под влиянием амилосинтетазы.

4.3. Особенности фотосинтеза у C₃ - и C₄ -растений.

C₄-ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА ИЛИ ЦИКЛ ХЕТЧА-СЛЭКА.

Австралийскими учеными М. Хетчем и К. Слэком был описан C₄-путь фотосинтеза, характерный для тропических и субтропических растений (сахарный тростник, кукуруза и др.). Листья этих растений содержат хлоропласты двух типов: обычные в

клетках мезофилла и крупные хлоропласты, не имеющие гран и фотосистемы II, в клетках обкладки, окружающих проводящие пучки.

В цитоплазме клеток мезофилла фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет CO_2 к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она транспортируется в хлоропласты, где восстанавливается до яблочной кислоты при участии НАДФН. В присутствии ионов аммония щавелевоуксусная кислота превращается в аспарагиновую кислоту. Яблочная и (или) аспарагиновая кислоты переходят в хлоропласты клеток обкладки, декарбоксилируются до пировиноградной кислоты и CO_2 . CO_2 включается в цикл Кальвина, а пировиноградная кислота переносится в клетки мезофилла, где превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Такой механизм позволяет растениям фотосинтезировать при закрытых из-за высокой температуры устьицах. Кроме того, продукты цикла Кальвина образуются в хлоропластах клеток обкладки, окружающих проводящие пучки. Это способствует быстрому оттоку фотоассимилятов и тем самым повышает интенсивность фотосинтеза.

Вопросы для самоконтроля

1. Световые реакции фотосинтеза (световая фаза).
2. Темновые реакции фотосинтеза (темновая фаза).
3. Особенности фотосинтеза у C_3 - и C_4 -растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>
2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6
2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.
3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3. режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>
4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с. режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>
5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

Лекция № 5. Дыхание растений.

5.1. Значение дыхания в жизни растений.

Образующиеся в процессе фотосинтеза органические вещества (ассимиляты) обычно являются неспецифическими, запасными веществами. Энергия, содержащаяся в продуктах фотосинтеза, не может быть использована непосредственно клеткой для осуществления процессов жизнедеятельности. Чтобы потенциальная энергия органического вещества превратилась в доступную для клетки энергию, ей должна быть придана более активная, мобильная форма. Вся сложная цепь мобилизации продуктов фотосинтеза осуществляется растительным организмом в акте дыхания. Эти процессы протекают при участии многозвенной и очень сложной цепи катализаторов. При дыхании происходит поглощение молекулярного кислорода и выделение CO_2 . Иными словами, газообмен ткани с окружающей атмосферой в акте дыхания прямо противоположен таковому при фотосинтезе.

Дыхание есть окислительно-восстановительный процесс ферментативного превращения органических веществ с высвобождением и запасанием энергии. Процесс дыхания можно выразить следующим простым уравнением:



В процессе дыхания происходит постепенное, ступенчатое высвобождение энергии органических веществ и закрепление их в макроэргах АТФ. Эта энергия затем используется на процессы биосинтеза, поддержания структуры клеток, рост, поглощение и передвижение веществ и другие нужды растения. Постепенность высвобождения энергии способствует более полному её использованию на указанные процессы с высоким КПД.

Суммарное уравнение дыхания не отражает всей сложности процесса, оно лишь показывает начальный и конечный этапы, а также энергетический выход. В действительности же оно складывается из ряда последовательных реакций, сопровождающихся образованием большого количества промежуточных продуктов, служащих исходным материалом для синтеза аминокислот, жиров, липидов и других веществ. Отсюда следует, что дыхание занимает центральное место в обмене веществ и от его интенсивности во многом зависит рост, продуктивность и качество продукции.

Одним из конечных продуктов дыхания является вода, которая в условиях засухи может предохранить растение от полного обезвоживания и гибели. Часть энергии дыхания может повышать температуру растения и тем самым способствовать выживанию в местах с недостатком тепла.

Местом дыхания служит клетка. Основные дыхательные звенья локализованы в цитоплазме и специализированных органеллах-митохондриях. Вместе с тем дыхание присуще и другим организованным структурам: хлоропластам, ядерному матриксу, ЭПС, мембранным сетям протоплазмы.

Основными формами исходных продуктов для дыхания служат углеводы, преимущественно *сахара типа гексоз*. Ведущее место среди них принадлежит *глюкозе и фруктозе*, которые легче других сахаров вовлекаются в дыхательный процесс. В качестве дыхательного материала могут быть также использованы дисахара, органические кислоты, жиры, аминокислоты, белки и другие вещества. Эти вещества включаются в дыхательный обмен после исчерпания гексоз. Разложение белков указывает на резкий недостаток дыхательного субстрата и далеко зашедший аномальный обмен веществ.

Дыхание в присутствии кислорода называется *аэробным*. Аэробное дыхание – главная разновидность дыхательного метаболизма. Дыхание может протекать и в бескислородной среде, тогда оно называется *анаэробным*. Анаэробное дыхание неспособно длительное время снабжать клетки и ткани растений достаточным количеством энергии, необходимыми промежуточными продуктами.

В окислительно-восстановительном процессе, каким является дыхание, наряду с кислородом, который участвует лишь на последних этапах дыхания, активное участие принимает водород. Именно процесс дегидрирования (отщепления водорода от органического вещества) и перенос электронов составляет основу процесса дыхания.

В биологических системах все пути взаимосвязаны. Во всех случаях в основе окисления лежит потеря окисляемым веществом электрона, в сочетании с одновременной потерей водорода. Отдача веществом электрона (окисление) осуществляется лишь при условии присутствия в клетке другого вещества, способного присоединять электрон (восстановление). Иными словами, в живых системах окисление какого-либо соединения всегда сопряжено с восстановлением какого-либо другого соединения.

Соотношение между окисленными и восстановленными соединениями получило название *окислительно-восстановительный потенциал (ОВП)*. Система, обладающая высоким положительным потенциалом, будет, в случае взаимодействия с системой с меньшим положительным потенциалом, служить *окислителем* последней. Система с меньшим положительным потенциалом будет в этом случае служить *восстановителем*.

В живой растительной клетке роль системы, имеющей максимальную величину положительного потенциала, принадлежит кислороду ($E_0 = +0,816\text{В}$), который благодаря этому и служит универсальным окислителем.

Роль доноров электронов принадлежит молекулам различных органических соединений. Отдаваемые различными органическими соединениями электроны достигают кислорода не непосредственно, а через многозвенную цепь окислительно-восстановительных систем, потенциалы которых различны между потенциалами органических соединений клетки и потенциалом кислорода. Звеньями этой длинной цепи являются специфические ферментные системы, расположенные в порядке возрастания их окислительных потенциалов. Эти системы последовательно продвигают электроны в направлении к кислороду, подвергаясь при этом обратимым окислительно-восстановительным превращениям.

Специфические соединения, которые образуют систему переноса электронов и которые попеременно окисляются и восстанавливаются называются *цитохромами*. Известно несколько цитохромов – *a, b, c, d, f*.

Каждый из цитохромов представляет собой белковую молекулу к которой присоединена химическая группировка - *гем*. В центре гема находится атом Fe, который попеременно окисляется и восстанавливается, превращаясь из Fe^{2+} в Fe^{3+} и обратно, отдавая или принимая один электрон. Важная роль в системе переноса электронов принадлежит ферменту *цитохромоксидазе*, который совместно с цитохромами составляет цитохромную систему. Цитохромоксидаза активирует молекулярный кислород, перенося на него электроны от цитохромной системы. Эта система переноса электронов заключена в митохондриях.

В растениях могут содержаться и **немитохондриальные оксидазы**, способные взаимодействовать с кислородом – это аскорбиноксидаза и полифенолоксидаза.

Полифенолоксидаза окисляет полифенолы (пирокатехин, гидрохинон), отнимая у них водород; аскорбиноксидаза окисляет аскорбиновую кислоту, отнимая водород.

Оксидазы – медьсодержащие ферменты, принимая на себя электрон, они передают его кислороду воздуха, активируя его и делают кислород способным присоединять ионы водорода.

Цитохромная система является наиболее мобильной, среднее положение занимает полифенолоксидазная система и наименее мобильна система аскорбиновой кислоты. Наличие этих систем обеспечивает адаптивные особенности растений к меняющимся экологическим условиям.

Субстраты дыхания и дыхательный коэффициент

В качестве дыхательного материала растения используют различные органические вещества. Основной формой дыхательного субстрата являются углеводы, например глюкоза. Дисахариды и полисахариды (сахароза, крахмал) используются в дыхании после предварительного их расщепления гидролитическим или фосфоролитическим путями. При фосфоролизе, например, крахмала образуется фосфорный эфир глюкозы (глюкозо-1-фосфат) - это соединение, которое лучше чем свободная глюкоза используется в дыхательном процессе. Запасный крахмал используется как субстрат при прорастании семян злаков, например пшеницы, в зерновках которой содержание этого полисахарида достигает 70 %.

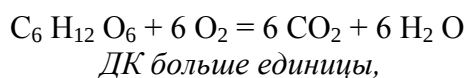
Высшие растения способны использовать в качестве дыхательного материала жиры. В этом случае первым этапом служит гидролиз молекулы жиров при участии фермента липазы на глицерин и жирные кислоты, каждый из которых может служить субстратом дыхания. В результате фосфорилирования и последующего окисления глицерин превращается в ФГА, который и включается в дыхательный процесс. Жирные кислоты подвергаются сложным превращениям и в конечном итоге становятся доступными клетке как дыхательный материал. Запасные жиры расходуются на дыхание проростков, развивающихся из семян богатых жирами, например семян подсолнечника, клеверины, льна.

Запасные белки, используемые для дыхания, предварительно подвергаются гидролизу до аминокислот. Один из возможных путей включения аминокислот в дыхательный процесс – их окислительное дезаминирование, в результате чего образуются соответствующие кетокислоты, которые и включаются в дыхательный процесс.

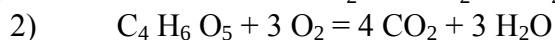
В зависимости от вида дыхательного материала характер газообмена при дыхании различен. Отношение объёма выделившегося CO₂ к объёму поглощенного O₂ называется дыхательным коэффициентом (ДК). Величина ДК зависит от степени восстановленности органического вещества, используемого при дыхании, от обеспеченности дышащей клетки кислородом и, от ее способности использовать кислород.

*Величина ДК рассматривается по отношению к «1»
ДК равен единице, если:*

дыхательный субстрат по своей восстановленности соответствует уровню восстановленности молекулы сахара; клетка полностью обеспечена кислородом. В этом случае процесс идёт до образования конечных продуктов расщепления сахара (CO₂, H₂ O):



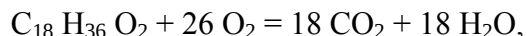
если субстратом для дыхания служат вещества, более окисленные, чем молекула сахара, например органические кислоты: щавелевая кислота(1) , яблочная кислота(2):



В первом случае ДК равен 4, а во втором ДК равен 1,33

ДК меньше единицы,

когда субстратом для дыхания служат вещества, содержащие больше водорода и менее богатые кислородом, чем сахар, например, стеариновая кислота, наиболее часто входящая в состав жиров.



в этом случае ДК = 0,69

Во всех случаях, когда кислородное дыхание сочетается с брожением, ДК возрастает. Примером могут служить семена с малопроницаемой для кислорода оболочкой до момента разрушения последней корешками прорастающего зародыша, а также мясистые плоды в которых доступ кислорода к внутренним тканям затруднен.

Наблюдения над проростками семян злаков, имеющих различный химический состав и у которых запасные вещества представлены главным образом углеводами, показали, что ДК при прорастании близок к единице.

При прорастании семян богатых жирами (подсолнечник, лен, клещевина), на самых начальных фазах ДК составляет около единицы, поскольку в этот период на дыхание используются содержащиеся в них небольшие количества углеводов. Через 1-2 дня ДК падает до 0,3 – 0,4. Причина такого резкого снижения ДК заключается в том, что весьма значительная часть поглощаемого семенами кислорода используется в этот период на превращение запасных жиров в углеводы. После завершения этого процесса ДК вновь повышается и может достигнуть 0,7 – 0,8 и даже приблизиться к единице.

При созревании масличных семян, доставляемые им материнским растением углеводы превращаются в запасные жиры, то есть соединения более восстановленные. В соответствие с этим поглощение молекулярного кислорода семенами масличных культур в процессе созревания сведено к минимуму, что и приводит к повышению ДК до 2 – 3, а иногда и выше.

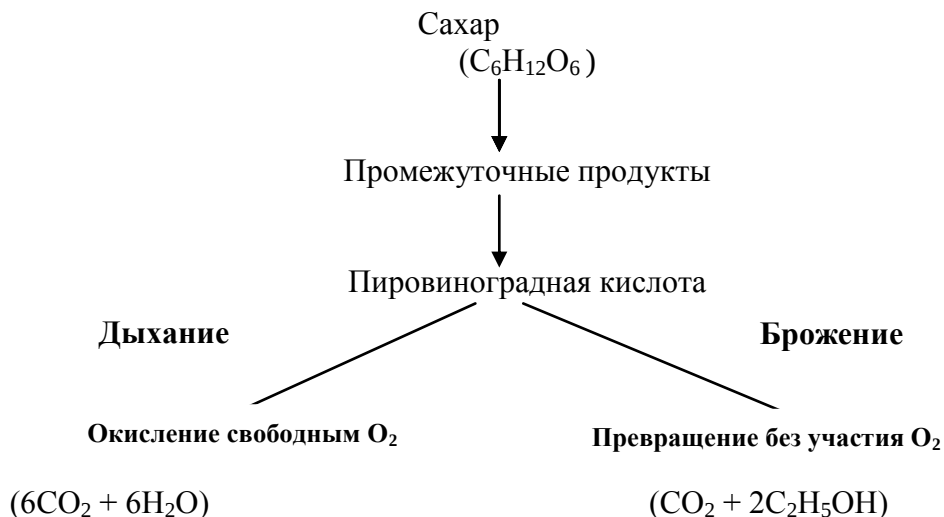
Большое влияние на величину ДК оказывает обеспеченность дышащей ткани кислородом, однако зависимость между указанными факторами имеет очень сложный характер. Сложность эта определяется тем, что ткани растения способны дышать не только при наличии в атмосфере кислорода, но и в той или иной мере в отсутствие молекулярного кислорода. В отсутствие, а также при недостатке кислорода дыхательный коэффициент сильно возрастает. Следует отметить, что высокий ДК является специфической особенностью дыхания некоторых тканей растения, например, клеток меристемы. При формировании плодов ДК немного меньше единицы или приближается к единице. При хранении анаэробное дыхание начинает преобладать над аэробным, и ДК больше единицы.

5.2. Анаэробная фаза дыхания (гликолиз).

Процесс дыхания состоит из двух фаз: анаэробной, происходящей в цитоплазме клеток, и аэробной, осуществляемой в митохондриях. Обе фазы дыхания связаны между собой. Аэробная фаза служит как бы непосредственным

продолжением анаэробной, хотя дыхание может ограничиться только первой фазой. В этом случае оно называется *брожением*.

Схема взаимосвязи процессов брожения и дыхания:

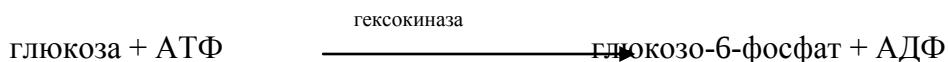


Первый этап этих процессов брожения и дыхания аналогичен и заключается в бескислородном (анаэробном) распаде глюкозы на две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК). Процесс анаэробного распада глюкозы до ПВК получил название гликолиза. Направление, по которому будет превращаться пировиноградная кислота, зависит от условий снабжения тканей кислородом. В присутствии кислорода пировиноградная кислота окисляется до CO_2 и H_2O , а в отсутствии кислорода образуются продукты брожения. Таким образом, какой бы тип дыхательного процесса не осуществлялся, он всегда начинается с анаэробной фазы.

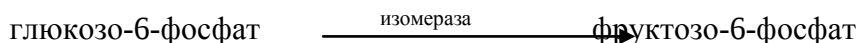
Анаэробная фаза дыхания (гликолиз)

Гликолиз начинается с активирования глюкозы. Биологический смысл этой реакции заключается в том, что только активированные (получившие дополнительное количество энергии) молекулы способны к дальнейшим биохимическим превращениям. Помимо этого важное значение имеют реакции изомеризации, повышающие биохимическую активность изомеров. В результате образуется фруктозо-1,6-дифосфат-гексоза, способная расщепляться на две фосфотриозы. В дальнейшем триозы превращаются в пировиноградную кислоту. Последовательность гликолиза и его этапы могут быть представлены следующим образом:

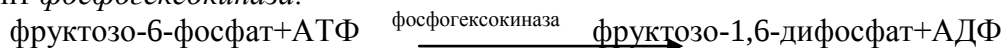
1. Взаимодействие молекулы глюкозы с АТФ. В реакции принимает участие фермент *гексокиназа*:



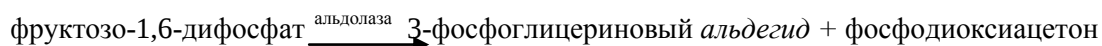
2. Изомеризация глюкозо-6-фосфата и превращение его в фруктозо-6-фосфат. В реакции участвует фермент *изомераза*:



3. Одной молекулы АТФ недостаточно для полной активации гексозы. Поэтому фруктозо-6-фосфат взаимодействует с АТФ и образуется фруктозо-1,6-дифосфат. Активированная таким образом молекула гексозы становится биохимически лабильной и способной расщепляться пополам. В реакции участвует фермент *фосфогексокиназа*:

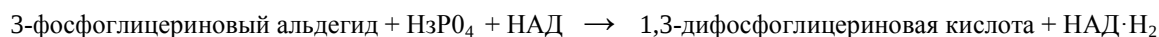


4. Происходит дихотомическое расщепление фруктозо-1,6-дифосфата на две триозы: фосфодиоксиацетон (ФДА) и 3-фосфоглицериновый альдегид (3-ФГА), которые легко взаимопревращаются. В реакции участвует фермент *альдолаза*:



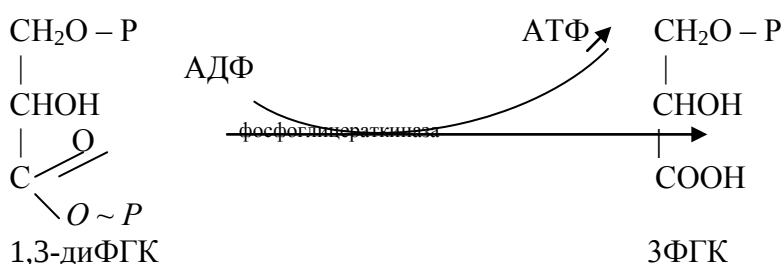
При участии фермента триозофосфатизомеразы ФДА полностью преобразуется в 3-ФГА и тем самым обеспечивается полное использование глюкозы в энергетическом обмене.

5. 3-фосфоглицериновый альдегид превращается в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту (1,3-диФГК) присоединением молекулы фосфорной кислоты (неорганический фосфат) и реакцией дегидрирования. В окислении участвует НАД:

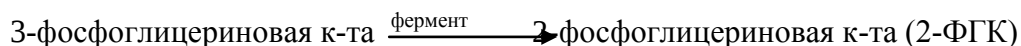


1,3-диФГК содержит макроэргическую фосфатную связь ($\sim \text{P}$)

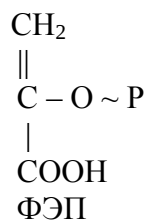
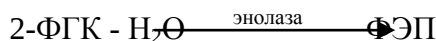
6. 1,3-диФГК передаёт остаток фосфорной кислоты на АДФ, что приводит к синтезу АТФ (первое фосфорилирование на уровне субстрата) и образованию 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК). Катализ осуществляет фермент *фосфоглицераткиназа*:



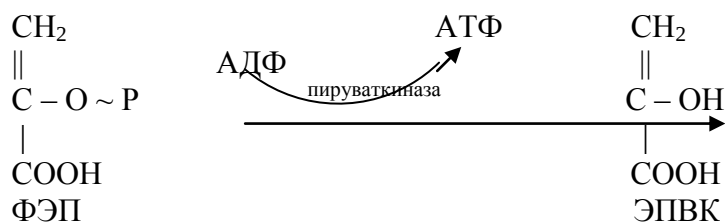
7. 3-ФГК подвергается изомеризации и образуется фосфоглицериновая кислота (2-ФГК). Катализ осуществляет фермент *фосфоглицеромутаза*:



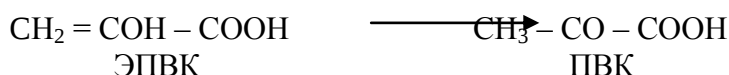
8. От молекулы 2-ФГК с помощью энолазы отщепляется вода, внутренняя энергия молекулы этой кислоты перераспределяется с возникновением макроэргической связи в *фосфоэнолпировиноградной кислоте (ФЭП)*:



9. ФЭП под воздействием пируваткиназы отдаёт энергию вместе с остатком фосфорной кислоты на АТФ, а в результате реакции образуется энолпировиноградная кислота (ЭПВК) и АТФ, то есть происходит второе субстратное фосфорилирование:



10. ЭПВК – соединение нестойкое и самопроизвольно превращается в пировиноградную кислоту (ПВК):



Схематично превращение глюкозы в пировиноградную кислоту при гликолизе можно представить следующим образом:



Таким образом гликолиз складывается из нескольких этапов: 1) активирование гексозы, 2) расщепление активированной гексозы до двух триоз, 3) дегидрирование триоз, 4) образование пировиноградной кислоты. В результате этих реакций образуется 11 продуктов. В реакциях участвуют ферменты из группы киназ, изомераз, дегидрогеназ и расщепляющий фермент альдолаза. Этапы процесса распада глюкозы до пировиноградной кислоты в анаэробной фазе дыхания представлены на рис. 3.1.



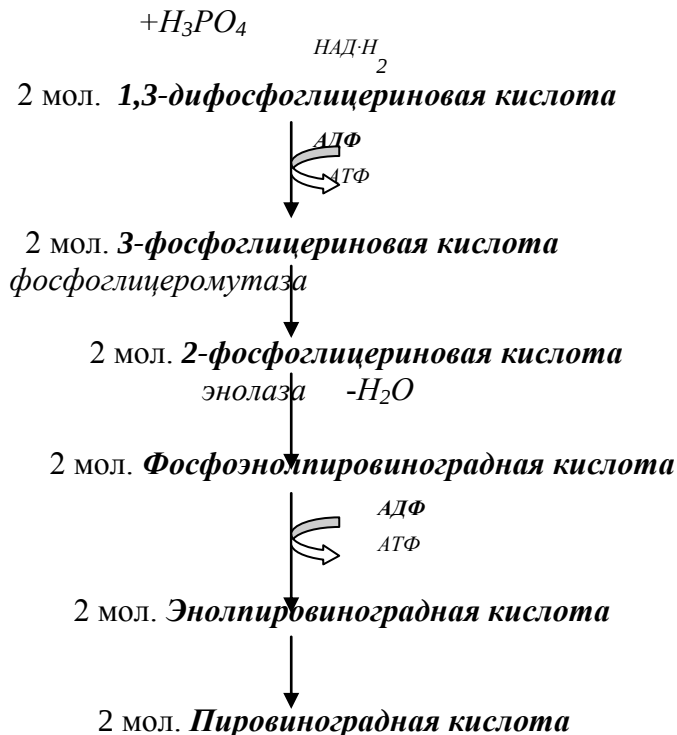


Рис. Этапы анаэробного распада углеводов

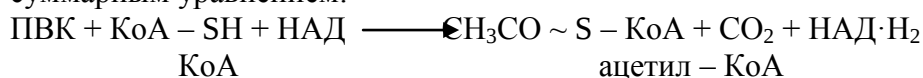
В целом на преобразование одной молекулы глюкозы в две молекулы ПВК затрачивается две молекулы АТФ. При этом образуется четыре молекулы АТФ и две молекулы $НАД \cdot H_2$. Одна молекула $НАД \cdot H_2$ окисляясь, образует три молекулы АТФ, а всего – шесть молекул АТФ. Таким образом, чистый выход энергии в ходе гликолиза составляет восемь молекул АТФ.

5.3. Аэробная фаза дыхания (цикл Кребса).

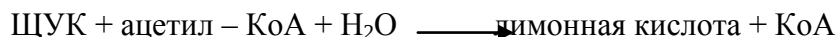
Образовавшаяся в результате гликолиза пировиноградная кислота поступает в митохондрии, где осуществляется вторая, аэробная фаза дыхания. Основу этой фазы представляет цикл ди- и трикарбоновых кислот, называемый циклом Кребса.

Еще до вхождения в цикл пировиноградная кислота подвергается окислительному декарбоксилированию, осуществляющемуся с участием КоА и НАД. В процессе указанной реакции от пировиноградной кислоты отщепляется молекула CO_2 и 2 атома водорода. При этом образуется $НАД \cdot H_2$ и ацетил-КоА (**Ацетил-кофермент А**) ($CH_3CO \sim S-CoA$) содержащий уже макроэргическую связь. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты осуществляет пируватдегидрогеназный ферментный комплекс.

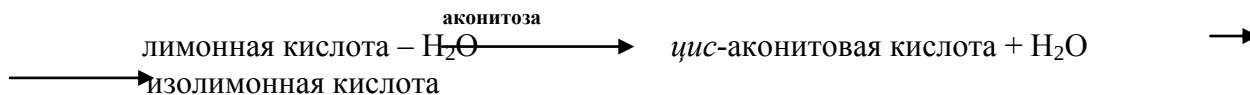
Этот сложный многоступенчатый процесс можно представить следующим суммарным уравнением:



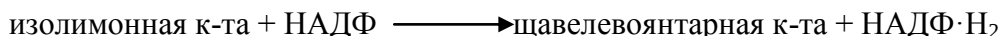
Затем ацетил – КоА реагирует со щавелевоуксусной кислотой (ЩУК) и водой. Образуется лимонная кислота и восстанавливается КоА:



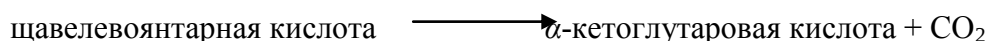
Дальнейшим превращением подвергается не лимонная, а изолимонная кислота, которая образуется через промежуточный этап *цис*-аконитовой кислоты:



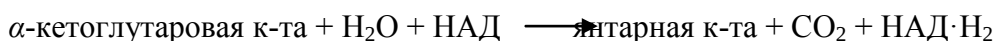
Изолимонная кислота окисляется путём дегидрирования до щавелевоянтарной кислоты:



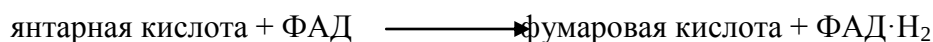
От щавелевоянтарной кислоты отщепляется молекула CO_2 ферментом декарбоксилазой и образуется α -кетоглутаровая кислота:



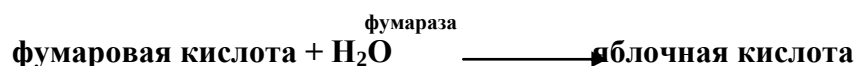
Кетоглутаровая кислота подвергается окислительному декарбоксилированию и образуется янтарная кислота. В реакции участвует дегидрогеназа α -кетоглутаровой кислоты и КоА:



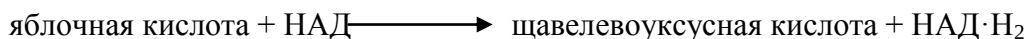
Янтарная кислота подвергается окислению до фумаровой кислоты. В реакции участвует ФАД:



Фумаровая кислота присоединяет воду и превращается в яблочную:



Яблочная кислота взаимодействует с НАД и окисляется до щавелевоуксусной кислоты:



На щавелевоуксусной кислоте цикл Кребса замыкается. Она вновь конденсируется с ацетил-КоА и дает начало лимонной кислоте (рис.).

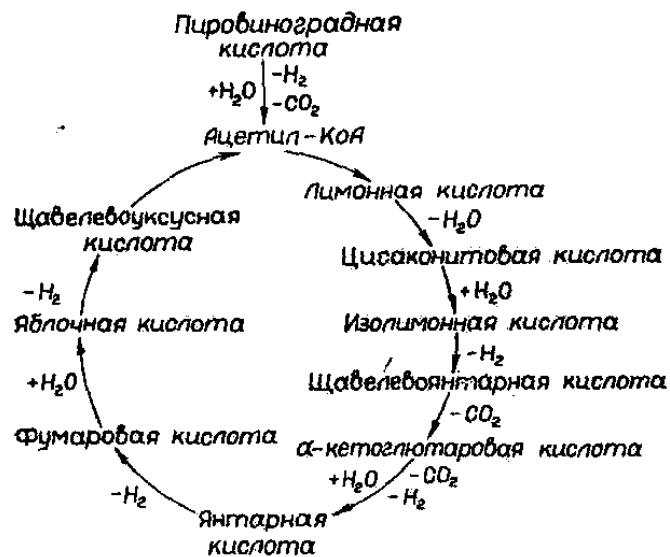


Рис. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

Как видно из схемы, при одном обороте цикла образуется три молекулы CO_2 , отщепляется пять пар водородных атомов, присоединяются четыре молекулы и отщепляется одна молекула воды. Биологический аспект аэробных превращений пировиноградной кислоты заключается в образовании продуктов, способных к реакциям дегидрирования и декарбоксилирования, что в конечном счете обеспечивает распад исходных продуктов до воды и углекислого газа. Кроме этого, образуются промежуточные продукты, служащие материалом для образования аминокислот и кислот жирного ряда.

5.4. Баланс энергии при дыхании.

Окислительное фосфорилирование

Потребление O_2 – характерная черта процесса дыхания всех живых организмов. Потребность в кислороде возникает вследствие того, что значительная доля энергии, находившейся ранее в глюкозе, содержится теперь в восстановленных переносчиках $НАД \cdot H_2$ и $ФАД \cdot H_2$, из которых она должна высвободиться в третьей стадии дыхания, когда эти переносчики вновь окислятся, передав свои электроны свободному кислороду. Поскольку в $НАД \cdot H_2$ и $ФАД \cdot H_2$ заключено большое количество энергии, высвободиться она должна постепенно, путем передачи электрона от этих кофакторов целому ряду переносчиков.

Конечным акцептором электрона служит молекулярный кислород, который вместе с протоном, поступившим из окружающей водной среды, образует новую молекулу воды:



Первичным акцептором водорода при окислении ФГА, пировиноградной кислоты, изолимонной, α-кетоглутаровой и яблочной кислот служит НАД, а при дегидрировании янтарной кислоты – ФАД. Далее водород и электроны поступают в ЭТЦ, где совместный перенос электронов и протонов проходит до места расположения цитохромов, после чего переносятся одни электроны. Отметим, что ферменты цикла

Кребса расположены в матриксе, а ЭТЦ – в мембранах митохондрии. Схема работы дыхательной цепи митохондрий приведена на рис. 3.3.

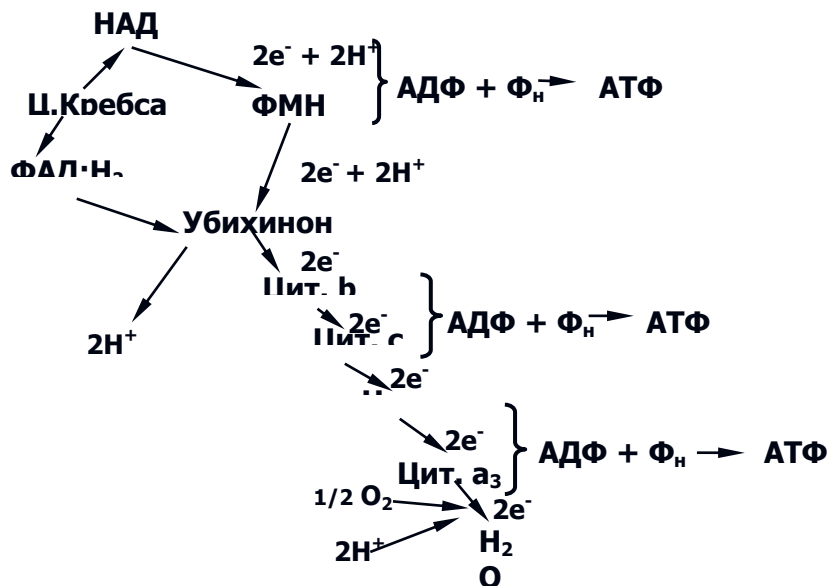


Рис. 3.3. Схема работы дыхательной цепи митохондрий

В цепи переноса электронов их энергия высвобождается и используется на синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата, а электроны переходят на более низкий энергетический уровень. На каждую молекулу НАД·Н, передающую свои электроны в цепь переноса электронов, синтезируется три молекулы АТФ, а на каждую молекулу ФАД·Н₂ – две. Поскольку АТФ образуется в результате окисления каждого предшествующего переносчика и электроны в конце концов переходят на кислород, процесс этот получил название окислительного фосфорилирования. (рис. 3.4). Механизм окислительного фосфорилирования объясняет хемиосмотическая теория Митчелла

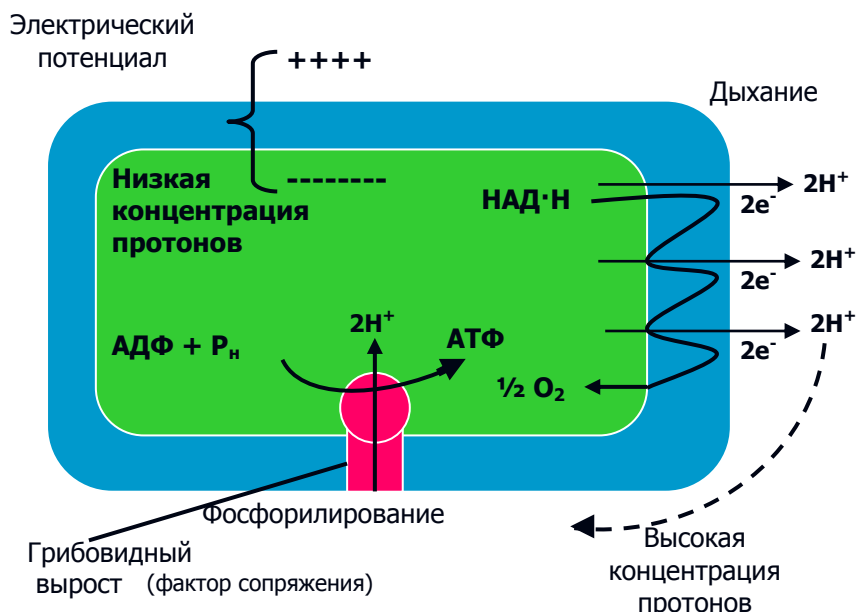


Рис. 3.4. Схема окислительного фосфорилирования

Сущность теории состоит в следующем. Из субстратов, образующихся в цикле Кребса, дегидрогеназы НАД и ФАД отщепляют водород и при переходе на цитохромную систему осуществляется перенос электронов. Ионы водорода выбрасываются из мембраны митохондрии, что создает градиент рН и приводит к поляризации мембраны: с наружной стороны мембраны находятся ионы H^+ , а с внутренней – OH^- . Этот мембранный потенциал представляет собой источник энергии для окислительного фосфорилирования. Каждая пара электронов, переносимая по цепи переносчиков от $НАД \cdot H_2$ к кислороду воздуха, приводит к переносу через мембрану митохондрии шести ионов H^+ . При обратном движении протонов через особые каналы в грибковидных выростах, называемых факторами сопряжения, высвобождается энергия, за счет которой с участием АТФазы происходит синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Это явление носит название сопряжения дыхания с фосфорилированием. Если сопряжения не происходит, например под действием разобщителей фосфорилирования (2,4-динитрофенол) или сильных стрессов, то энергия окисляющихся веществ выделяется в виде тепла, и эффективность дыхания резко падает.

Таким образом, в дыхательной цепи цикла Кребса при окислении ПВК, изолимонной, α -кетоглутаровой и яблочной кислот акцептором водорода является НАД, а при окислении янтарной кислоты – ФАД. Окисление каждой молекулы $НАД \cdot H_2$ дает три молекулы АТФ, а окисление $ФАД \cdot H_2$ – две молекулы АТФ. Следовательно, при полном окислении ПВК образуется 15 молекул АТФ и 30 АТФ при двух оборотах цикла. При полном окислении молекулы глюкозы синтезируется 38 молекул АТФ (8 молекул образуется в ходе гликолиза и 30 АТФ – в цикле Кребса). Если принять, что энергия третьей сложноэфирной фосфатной связи АТФ равняется примерно 42 кДж/моль (10 ккал/моль), то при полном окислении глюкозы до CO_2 и H_2O образуется 1591 кДж/моль (380 ккал/моль) энергии. Остальная энергия рассеивается в виде теплоты. Общее уравнение процесса дыхания:



В анаэробных условиях у растений происходит диссимиляция по типу спиртового брожения. При этом затрачивается во много раз больше органических веществ, чем при дыхании, а образующиеся продукты, прежде всего ацетальдегид и этанол, ядовиты. Поэтому растения без кислорода быстро истощаются и отравляются продуктами собственного метаболизма.

5.5. Роль дыхания в биосинтетических процессах.

Окислительные превращения дыхательного субстрата занимают важное место в процессах биосинтеза белков, жиров, углеводов, ферментов и других веществ.

Например, образующийся при гликолизе фосfogлицериновый альдегид служит исходным материалом для образования глицерина. Глицерин же – один из исходных компонентов жиров. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты сопровождается образованием ацетил-КоА. В результате ступенчатой конденсации ацетил-КоА превращается в жирные кислоты. Из глицерина и жирных кислот, благодаря синтезирующему действию липазы, образуется жир. Гидролитический распад жира сопровождается накоплением глицерина и ацетильных молекул. Глицерин непосредственно включается в дыхание на этапе фосfogлицеринового альдегида, а

ацетил-KoA присоединяется к щавелевоуксусной кислоте и подвергается дальнейшим превращениям в цикле Кребса.

Жиры могут свободно превращаться в сахара и крахмал, как это имеет место при стратификации семян косточковых культур. Отсюда следует, что жировой обмен через дыхательный процесс связан с углеводным.

Гликолиз и цикл Кребса являются также поставщиками исходных продуктов для синтеза аминокислот. При прямом аминировании пировиноградной кислоты образуется аланин, α -кетоглутаровой – глутаминовая кислота, фумаровой и щавелевоуксусной – аспарагиновая кислота. В результате вторичных превращений они дают амиды аспарагин и глутамин, серин, пролин, гистидин и другие аминокислоты, входящие в состав белков. Это свидетельствует о том, что через дыхание углеводный и жировой обмены совмещаются с азотным.

Пентозофосфатный цикл в настоящее время представляется как процесс, сходный с циклом Кальвина при фотосинтезе, но имеющий иную направленность. В этих циклах, что в еще большей степени подчеркивает центральную роль дыхательного процесса в обмене веществ.

У растений помимо биосинтетических процессов, энергия дыхания используется для поддержания структуры протоплазмы, самообновления структурных компонентов, в структурогенезе. Энергия необходима для клеточных делений. Она затрачивается при движении протоплазмы и автономных движениях органелл. С потреблением энергии дыхания осуществляются процессы поглощения воды и минеральных веществ. Много энергии тратится на выход ассимилятов из листа, транспортировку органических соединений в корни и запасающие ткани. На рисунке 3.5 представлена роль дыхания в биосинтетических процессах.



Рис. Окисление в акте дыхания различных по химической природе соединений

Вопросы для самоконтроля

1. Значение дыхания в жизни растений.
2. Анаэробная фаза дыхания (гликолиз).
3. Аэробная фаза дыхания (цикл Кребса).
4. Баланс энергии при дыхании.
5. Роль дыхания в биосинтетических процессах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6

2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.

режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.

режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 6. Минеральное питание растений.

6.1. Необходимые растению макро- и микроэлементы и их физиологическая роль.

Питательные элементы - это химические элементы, которые необходимы растению и не могут быть заменены никакими другими. Питательные вещества – это соединения, в которых имеются эти элементы.

Элемент признается (питательным) необходимым, если: 1) растение не может закончить жизненный цикл без него; 2) другой элемент не может заменить функцию исследуемого; 3) элемент непосредственно включен в метаболизм растения.

Необходимость элемента устанавливается в водной или песчаной культуре исключением элемента из питательного раствора. В настоящее время известно, что растениям необходимы 19 элементов (C, H, O, N, K, Ca, Mg, P, S, Fe, Si, Mn, Zn, Mo, B, Cl, Na, Co). Среди этих основных питательных элементов лишь 16 являются собственно минеральными, так как C, H и O поступают в растения преимущественно в виде CO₂, O₂, и H₂O.

C, H, O, N называют органогенными, т.к. они входят в состав органических веществ. На них приходится 95 % массы растения. Остальные 5% приходятся на зольные элементы (остаются в золе после сжигания растений).

Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях выше 10⁻² % называются макроэлементами. К ним относятся C, O, H, N, K, Ca, Mg, P, S. Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях 10⁻³ % и ниже называются микроэлементами. Среди микроэлементов необходимыми являются Fe, Si, Mn, Zn, Mo, B, Co, Cl.

Кроме того дополнительно выделена группа элементов (Co, Na, Si), названных полезными, т.к. они необходимы не для всех растений. Na необходим в большом количестве для галофитов; Si необходим как макроэлемент для хвощей и злаковых. Co необходим как микроэлемент бобовым для симбиотической азотфиксации.

В растениях есть группа ультрамикроэлементов (концентрация ниже 10⁻⁶ %). необходимость которых для растений не доказана: Ag, Au, Sr, Hg, Se, Ni и др.

Макроэлементы при концентрации 200-300 мг/л в питательном растворе еще не оказывают вредного действия на растение. Большинство микроэлементов при концентрации 0,1-0,5 мг/л угнетают рост растений.

Для нормальной жизнедеятельности растений должно быть определенное соотношение различных ионов в окружающей среде. Чистые растворы одного какого-либо иона оказываются ядовитыми.

РОЛЬ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Неспецифические, осмотические функции

- Характерны всем элементам, входящим в состав растворимых в воде молекул и ионов.
- Наиболее выгодно использовать в качестве «осмотиков» неорганические ионы (K⁺, NO₃⁻, Cl⁻) а не сахара, например (на перемещение 1М K⁺ тратится 1М АТФ, а на синтез 1М сахарозы тратится 110 М АТФ).

Структурные компоненты

- C, H, O, N, P, S — (органогенные элементы) входят в состав биологических молекул белков, углеводов, нуклеиновых кислот, липидов.
- C- органоген № 1 — способен образовывать прочные ковалентные связи.

- О и Н – носители окислительных и восстановительных свойств органических молекул. Соотношение О/Н в молекулах определяет тенденцию этих соединений к взаимодействию с водой.

- Р, N, S составляют активные центры ферментов и очень лабильны.

Активаторы ферментов

- К, Са, Mg, Mn, Zn - выполняют свои функции в виде катионов.
- Активируют ферменты. Например, K^+ активирует около 70 ферментов.

Редокс реагенты (участвуют в окислительно-восстановительных реакциях)

- Fe, Mn, Cu, Mo — металлы, проявляют свою функцию в ионной форме.

Характеризуются способностью к переменной валентности.

- $Fe^{3+} \leftrightarrow Fe^{2+}$ входит в состав цитохромов.
- $Cu^{2+} \leftrightarrow Cu^+$ входит в состав цитохромов, пластоцианина и др.
- $Mo^{6+} \leftrightarrow Mo^{5+}$ входит в состав нитрат редуктазы, нитрогеназы Mn участвует в фотоллизе воды.

6.2. Диагностика минерального питания растений.

Существует три основных способа диагностики:

- По внешнему виду растений
- По результатам анализа сока листьев (листовая диагностика)
- По анализу почвы.

Диагностические признаки минеральной недостаточности отражают, как правило, уже далеко зашедший процесс голодания растений.

Недостаток элементов минерального питания вызывает изменения в биохимических и физиологических процессах, что выражается в уменьшении роста, пожелтении листьев и т. д.

Недостаток азота в первую очередь тормозит биосинтез хлорофилла. Одно из ранних проявлений азотного дефицита – бледно-зелёная окраска листьев, сказывается на ростовых процессах, рост замедляется. Корневая система слабо ветвится, снижается поглотительная способность. Недостаток азота тормозит биосинтез хлорофилла. Внешне это проявляется в побледнении листьев. При длительном азотном голодании разрушение хлорофилла начинает преобладать над его синтезом. Листья при этом желтеют, постепенно высыхают и отмирают. Отмирание начинается с нижних листьев. Следует иметь ввиду, что признаки азотного голодания, прежде всего, проявляются в старых частях растений (нижние листья, нижние ветки), так как азот, при его недостатке перемещается в молодые части растений.

При недостатке азота в почве тормозится рост растений, ослабляется образование боковых побегов у злаков, наблюдается мелколистность, уменьшается ветвление корней

Голодание азотом у тыквенных в первой фазе развития приводит к увеличению числа женских цветков.

Недостаток фосфора также как и азота прежде всего отражается на ростовых процессах. Рост ослабляется, замедляется синтез белков, АТФ. При недостатке фосфора удлиняется вегетационный период. Корневая система слабо углубляется и плохо ветвится, боковые корешки плохо растут, они серые и ломкие. Образующиеся при фотосинтезе сахара, не используются в полной степени в дыхательном процессе, что повышает осмотический потенциал тканей. Сахара начинают превращаться в пигменты, в частности антоциан. Листья приобретают красновато-фиолетовую окраску.

Недостаток фосфора отрицательно сказывается на надземной части. Например, при резком недостатке фосфора у сосны болотной в пучке имеется не 3 иголки, а только 2, одна редуцируется.

Фосфорная недостаточность вызывает угнетение роста, задержку цветения и созревания плодов.

Недостаток калия прежде всего сказывается на белковом обмене, ускоряются реакции дезаминирования, замедляется включение NH_3 в органические соединения. Все это приводит к накоплению NH_3 и отравлению тканей.

Кончики листьев и края как бы обожжены и приобретают желтый или желто-коричневый цвет. Признаки голодания вначале проявляются у старых листьев, а потом и у более молодых. По-видимому, молодые листья могут некоторое время использовать запасы калия накопленные в старых листьях. Сильно снижается устойчивость растений к различным заболеваниям и неблагоприятным погодным условиям.

Недостаток калия отрицательно сказывается на образовании клеточной оболочки – утолщение оболочки происходит неравномерно, недоразвиваются механические ткани.

Наконец, недостаток калия затрудняет передвижение углеводов. Голодание калием у тыквенных увеличивает число мужских цветков.

Недостаток магния сказывается на синтезе хлорофилла, замедляя его, вызывая хлороз, что нарушает фотосинтез. Развивается междужилковый или мраморный хлороз, кончики листьев засыхают. Замедляется синтез белков, нарушается углеводный обмен. Недостаток в магнии растения испытывают в основном на песчаных почвах. Недостаток магния тормозит образование фосфорорганических соединений, вызывает накопление моносахаридов и свободных аминокислот.

При магниевом голодании между зелеными жилками появляются пятна и полосы светло-зеленого, а затем желтого цвета. Края листовых пластинок приобретают желтый, оранжевый и темно-красный цвет, и такая «мраморная» окраска листьев наряду с хлорозом служит характерным признаком нехватки магния.

Признаки магниевой недостаточности вначале проявляются на старых листьях, а затем распространяются на молодые листья.

При недостатке кальция в первую очередь начинают страдать корни. Необходимость кальция для роста корней связана с тем, что он входит в состав межклеточного вещества. При недостатке кальция наблюдается усиление лигнификации тканей, нарушаются клеточные деления, особенно губительно недостаток сказывается на меристематических тканях (уменьшается интенсивность деления). Сеянцы сосны Лоданной, испытывающие недостаток кальция, имеют по сравнению с нормальным содержанием более мелкие почки, листья, причем уменьшается размер клеток флоэмы, ксилемы.

Наконец, при недостатке кальция нарушается белковый обмен, фотосинтез и дыхание.

Недостаток железа. Недостаточное поступление железа в растения наблюдается на карбонатных почвах, что приводит к снижению интенсивности дыхания и фотосинтеза и выражается в пожелтении листьев (хлороз) и быстром их опадании, особо остро эти признаки проявляются у плодовых культур.

Недостаток бора. При борном голодании прежде всего отмирают конусы нарастания. У сахарной свёклы в отсутствие бора сначала приостанавливается рост корней и листьев, позднее обнаруживаются начальные симптомы заболевания «гниль сердечка», переходящего постепенно в сухую гниль корня.

Недостаток меди вызывает серьезные заболевания плодовых культур, выражаемые

в их суховершинности, листья принимают уродливую форму чаши или колокола, буреют и рано опадают.

Недостаток цинка в растении вызывает мелколистность и розеточность.

При недостатке микроэлементов функциональные расстройства проявляются в такой же степени, как и при недостатке макроэлементов. Недостаток железа, марганца, меди вызывает различного рода хлороз: пожелтение, пятнистость, некротические участки, розеточность и др. недостаток бора вызывает гниль сердечка у свёклы, пробковую пятнистость у яблони.

В заключении отметим, что признаки недостатка азота, фосфора, калия и магния заметны в первую очередь на нижних, более старых листьях.

Более надежным является листовая диагностика по анализу сока растений. Сок анализируется на содержание важнейших макро- и микроэлементов и сравнивается с известным оптимумом для того или иного вида или сорта растений.

Анализ почвы проводят на содержание подвижных форм важнейших элементов и сравнивают полученные результаты с имеющимися данными по оптимальному количеству этих элементов в данной почве. Для лесных питомников созданы оценочные шкалы плодородия почвы.

6.3. Причины накопления нитратов в растениях и пути их снижения в с.х. продукции.

Азот в сухом веществе растения составляет всего лишь от 1 до 3 %, тем не менее, он является элементом, который в большинстве регионов нашей страны выступает как фактор, лимитирующий рост и развитие растений, их продуктивность. Его недостаток в почве является одной из причин низкого качества зерновой продукции. Объясняется это той физиологической ролью, которую выполняет азот в жизни растений.

В среде, окружающей растение, азот находится в двух формах: в виде газообразного азота атмосферы (N_2) и различных органических и неорганических соединений азота почвы. Азот атмосферы, который составляет около 80 % воздуха (по объему) не усваивается зелеными растениями и может переходить в доступную форму только благодаря деятельности микроорганизмов – азотфиксаторов.

В почве связанный азот представлен в основном тремя видами соединений:

1. азот аммонийных солей (NH_4^+),
2. азот нитратов (NO_3^-)
3. органический азот белков (в виде еще не вполне распавшихся остатков растений и животных) и продуктов их расщепления – аминокислот, пептидов и амидов.

Установлено, что неорганические формы азота (аммонийный и нитратный азот) несравненно лучше усваиваются растениями, чем его органические соединения, за исключением мочевины, глутаминовой и аспарагиновой кислот и их амидов то есть соединений от которых легко отщепляется аммонийный азот. Поэтому в природных условиях большое значение для питания растений азотом имеют почвенные микроорганизмы, которые минерализуют содержащийся в почве органический азот, превращая его в конечном счете в аммиак.

Необходимо отметить, что содержание усваиваемых растением соединений азота в одной и той же почве подвергается значительным колебаниям. Например, осенью из почвы может совершенно исчезнуть нитратный азот в результате потребления его растениями. Нитратный азот исчезает из почвы также благодаря вызываемому особыми бактериями процессу денитрификации, то есть превращению нитратов в свободный

молекулярный азот N_2 . Однако весной нитратный азот может накопиться в почве в нормальных количествах в результате жизнедеятельности нитрифицирующих бактерий (*Nitrosomonas* и *Nitrobacter*), окисляющих аммонийный азот до нитратного азота.

Весной в почве бурно развиваются также аммонифицирующие бактерии, разлагающие белки остатков растений и животных. Этот процесс восполняет запас аммонийных солей в почве.

Важная роль в пополнении почвы азотом принадлежит группе почвенных микроорганизмов, способных ассимилировать азот атмосферы – азотфиксаторам. Наиболее важными из них являются бактерии, принадлежащие к родам *Azotobacter* и *Clostridium*, сине-зеленые водоросли и симбиотические бактерии из рода *Rhizobium* поселяющиеся в клубеньках бобовых растений. Способность бобовых растений усваивать азот атмосферы обусловлена именно жизнедеятельностью этих симбиотических азотфиксаторов.

Следует отметить, что высокое содержание нитратов в растительных тканях абсолютно безвредно для растений. Однако, попадая с растительной пищей в организм человека (животного) нитраты восстанавливаются до нитритов и блокируют перенос кислорода кровью. Канцерогенная опасность нитритов проявляется в том, что они могут явиться предшественником нитрозаминов (Нитрозамины являются высокотоксичными соединениями. При попадании в организм они поражают печень, вызывают кровоизлияния, конвульсии, могут привести к коме. Большая часть нитрозаминов обладает сильным канцерогенным действием даже при однократном действии, проявляют мутагенные свойства). Имеются данные о том, что аскорбиновая кислота, содержащаяся в овощах, тормозит образование в организме нитрозаминов.

Максимально допустимая доза нитратов безвредная для здоровья человека составляет 3,6 мг NO_3 на один кг массы тела, то есть в расчете на среднюю массу тела человека 60 – 70 кг – 200 - 220 мг в сутки.

Приведем, предельно допустимые санитарно-гигиенические нормы содержания нитратов, мг/кг сырой массы:

картофель – 200-250, огурцы и томаты – 300-400, морковь – 600-700, свекла – 1500, капуста – 600-700, зеленые культуры – 2000-3000.

На содержание нитратов в растениеводческой продукции оказывают влияние следующие факторы:

1. Наследственные свойства. Например, зерновые культуры практически не накапливают нитраты. Томаты, перец сладкий, баклажаны отличаются низким содержанием нитратов. Наибольшее количество нитратов накапливают свекла столовая, редька, салат, капуста, картофель. Имеется и сортовая специфика накопления нитратов.

2. Условия минерального питания. Здесь важная роль принадлежит правильному выбору доз азотных удобрений. Они должны определяться с учетом исходных запасов минерального азота в почве и обеспечения оптимальных потребностей в этом элементе. Важной причиной накопления избыточных количеств нитратов в растениеводческой продукции является также несбалансированное основными элементами питания и недостаток микроэлементов, нарушающее нормальный ход азотного обмена. Особенно большое значение для успешного усвоения нитратов растениями имеют правильное фосфорно-калийное питание и достаточная обеспеченность молибденом, железом, медью и марганцем.

3. Экологические факторы (освещенность, тип почвы, температура почвы и воздуха).

При низкой освещенности ингибируется активность нитратредуктазы и нитраты накапливаются в свободной форме. В холодное лето нитраты накапливаются в больших количествах, так как слабо участвуют в синтезе органических веществ. В годы с большим количеством солнечных дней содержание нитратов в тканях растений минимальное. Отсюда следует, что одни и те же дозы удобрений могут быть слишком высокими с точки зрения санитарно-гигиенических требований и не вызывать отрицательных последствий.

Для снижения содержания нитратов в сельскохозяйственной продукции применяют селекционно-генетические, агрохимические и технологические мероприятия.

Перспективным является выведение сортов, отличающихся высокой эффективностью использования азота почвы на формирование урожая с низким уровнем содержания нитратов. Особенно это относится к овощным культурам с коротким периодом вегетации.

Уменьшить содержание нитратов можно путем применения медленнодействующих полимерных форм удобрений на основе мочевиноформальдегидных соединений (МФС), а также с помощью покрытия гранул защитными пленками. Это снижает скорость растворения удобрений и обеспечивает длительное равномерное снабжение азотом растений в течение всей вегетации.

Эффективным средством уменьшения содержания нитратов являются ингибиторы нитрификации. Существуют и другие пути снижения содержания нитратов в сельскохозяйственной продукции. Однако, как справедливо отмечают многие исследователи, повышенное содержание нитратного азота в растениях есть результат низкой культуры земледелия и несоблюдение технологий.

Следует отметить, что азотное питание оказывает существенное влияние на устойчивость растений к различным патогенным микроорганизмам. Например, одной из причин нарастания поражаемости пшеницы в фазе колошения бурой ржавчиной является избыточное снабжение растений азотом. Как показывают исследования, чтобы повысить устойчивость к ржавчине в эту фазу развития, необходимы подкормки растений калием. Особенно важно это учитывать при обильных осадках, когда поражения настолько значительны, что отдельные растения гибнут от болезни.

Следует подчеркнуть, что восприимчивые сорта становятся более поражаемыми уже при небольших дозах азота в питательной среде. Из азотных соединений сильнее всего влияют на увеличение поражаемости аммонийные соли, затем азотистые соединения кальция и калия.

Внесенные удобрения могут существенно изменить характер реакции устойчивого растения на внедрение паразита. Так, Н.А. Наумова отмечает, что иммунный к бурой ржавчине сорт пшеницы на фоне азотного удобрения имел 31 % некротических пятен, тогда как на не удобренном фоне 6 %, а по фону, где были внесены калийные удобрения, доли процента.

Избыточное питание растений азотом, на фоне недостатка калия и фосфора вызывает массовое развитие тли на растениях. Можно сказать, что массовое размножение тли служит своего рода индикатором на повышенное содержание аминокислот в тканях растения. Минимальное содержание аминокислот в клеточном соке, которым питается тля, приводит к ее бесплодности. Биохимический состав клеточного сока можно изменить внекорневыми подкормками макро- и микроэлементами и тем самым повысить стойкость растений против тли.

Вопросы для самоконтроля

1. Необходимые растению макро- и микроэлементы и их физиологическая роль.
2. Диагностика минерального питания растений.
3. Причины накопления нитратов в растениях и пути их снижения в с.х. продукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>
2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. - ISBN 978-5-86045-613-6
2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.
3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.
режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>
4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.
режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>
5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>
6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 7. Рост растений.

7.1.Общее представление о росте растений.

Рост – это необратимое увеличение размеров растения, связанное с новообразованием элементов структуры организма. Под элементами структуры понимаются органы, ткани, клетки, органеллы и субмикроскопические компоненты клетки – мембраны и макромолекулы.

Качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза называется развитием. Онтогенезом называют индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти.

Рост и развитие теснейшим образом связаны друг с другом и лежат в основе продуктивности растений.

Рост растений непосредственно связан с функционированием образовательных тканей – меристем. В меристемах происходит новообразование структурных элементов и активное деление клеток. Способность меристематических клеток к делению связана с их морфологическим строением, химическим составом и специфическими биохимическими отправлениями.

7.2. Фазы роста клетки.

Основной признак роста растений – увеличение количества клеток и их объема. Выделяют три фазы роста клетки: эмбриональную, растяжения и фазу дифференцировки. Содержание первой фазы – новообразование клеток путем деления, второй – собственно рост клетки, третий – анатомическая и физиологическая специализация клеток.

Онтогенез или индивидуальное развитие высшего растения – это жизнь растения с момента возникновения зиготы (оплодотворенной яйцеклетки) или возникновения зачаточной почки, дающей начало органам вегетативного размножения до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

Онтогенез семенных растений состоит из четырех этапов: эмбриональный, ювенильный (молодость), репродуктивный (зрелость), старость.

Эмбриональный этап онтогенеза охватывает развитие зародыша от зиготы до созревания семени. Ювенильный этап начинается с прорастания семени и завершается появлением зачатков первых цветков. Репродуктивный этап характеризуется готовностью растений к зацветанию, заложением репродуктивных органов (цветков) их ростом и развитием, формированием семян и плодов. Этап старости – это период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма.

По общей продолжительности жизненного цикла все растения делятся на однолетние, двухлетние и многолетние. У однолетних растений полный жизненный цикл не превышает одного года, у двухлетних длится два года – два вегетационных периода. Многолетние растения, в частности деревья, характеризуются продолжительностью жизненного цикла несколькими десятками и сотнями лет.

В зависимости от того, какое влияние оказывает плодоношение на дальнейшее развитие особи, все высшие растения подразделяются на две большие группы:

монокарпические – растения однократного плодоношения и поликарпические – растения многократного плодоношения.

Агрономам необходимо иметь более наглядное представление о развитии растений. Это достигается при помощи фенологических наблюдений за фазами развития.

Фенологическими фазами развития называют образование в процессе роста органов, появление которых становится возможным только после прохождения определенных процессов развития. У пшеницы можно выделить следующие фенологические фазы: всходы, третий лист, кущение, выход в трубку, стеблевание, цветение, молочное состояние, восковая и полная спелость зерна.

7.3. Фитогормоны и их физиологическая роль. Использование синтетических регуляторов роста с.-х. практике.

Фитогормоны – соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ растений.

Различают фитогормоны стимуляторы роста (ауксины, гиббереллины, цитокинины) и фитогормоны ингибиторы роста (абсцизины и этилен). Фитогормоны являются низкомолекулярными органическими соединениями, которые регулируют морфогенетические и физиологические процессы растительного организма. Они вырабатываются в одной части растения, а транспортируются и действуют в очень низких концентрациях (10^{-13} - 10^{-5} моль /л) в другой его части.

Ауксины – соединения преимущественно индольной природы с высокой физиологической активностью, обладающие способностью ускорять рост растений, сконцентрированы в растущих частях растения и в большом количестве накапливаются в верхушечных меристемах побега. Одним из таких веществ является индолилуксусная кислота (ИУК), которая образуется в растениях из аминокислоты триптофана. Ауксин активирует деление и растяжение клеток, обуславливает явление апикального доминирования. Транспорт ауксинов в растительных тканях происходит полярно от верхушки побега к корню.

Механизм действия ауксина связан с его способностью стимулировать работу локализованного в плазмалемме насоса, перекачивающего ионы H^+ из цитоплазмы в клеточную стенку. Подкисление матрикса клеточных стенок приводит к усилению активности кислых гидролаз, вытеснению кальция и размягчению клеточных стенок, что является необходимым условием для роста клеток растяжением.

Гиббереллины – соединения, относящиеся к дитерпеновым полициклическим кислотам, наиболее активным действием обладает A_3 , или гибберелловая кислота. В растениях гиббереллины синтезируются из мевалоновой кислоты в листьях и корнях. Транспортируются гиббереллины с ксилемным и флоэмным током.

Цитокинины – производные пуринов. Относятся к классу фитогормонов, стимулирующих клеточное деление (цитокinesis). У вегетирующих растений цитокинины синтезируются в апикальной меристеме корней, откуда по ксилеме пассивно транспортируются в наземные органы. Из природных цитокининов известен зеатин, а из синтетических – кинетин.

Абсцизовая кислота (АБК)– соединение терпеноидной природы, синтезируется главным образом в листьях, а также в корневом чехлике либо из мевалоновой кислоты, либо непосредственно путем распада каротиноидов. Перемещение АБК в растениях

происходит как в базипетальном, так и в акропетальном направлениях в составе ксилемного и флоэмного сока.

АБК тормозит рост растений, выступает антагонистом ИУК, цитокинина и гиббереллинов. АБК – сильный ингибитор прорастания семян и роста почек, и накапливается в них при переходе в состояние физиологического покоя. АБК – гормон стресса, быстро накапливается в тканях, например, при водном дефиците, вызывая быстрое закрывание устьиц, что снижает транспирацию.

Этилен – газ ($\text{CH}_2 = \text{CH}_2$) обладает сильным морфогенетическим действием на растения. Наибольшая скорость синтеза этилена наблюдается в стареющих листьях и созревающих плодах. У высших растений этилен синтезируется из метионина.

Этилен ингибирует удлинение проростков, вызывает задержку митозов в клетках растений.

В практике растениеводства получили широкое распространение синтетические регуляторы роста растений. Аналогами ауксинов являются, например, индолилмасляная кислота (ИМК), нафтилуксусная кислота (НУК), и 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота). Аналогами абсцизовой кислоты и этилена являются, например, этрел и этерон.

Регуляторы вегетативного размножения растений. Для улучшения корнеобразования у черенков, сеянцев, саженцев и взрослых деревьев и кустарников применяют аналоги ауксина (ИУК) – НУК, ИМК и 2,4-Д (натриевая соль).

Гербицидное действие регуляторов роста. Синтетические ингибиторы роста, используемые для борьбы с сорной травянистой растительностью, получили название гербицидов, а с древесной – арборицидов. Эти вещества, воздействуя на ферментные системы, нарушают обмен веществ и энергии, приводя растения к гибели. В качестве гербицидов применяют 2,4-Д, дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д), 2-метил-4-хлорфеноксиуксусную кислоту (2М-4Х) и др.

Ретарданты. Это синтетические регуляторы, тормозящие биосинтез гиббереллинов. Ретарданты подавляют рост стебля в высоту и стимулируют развитие механической ткани, что приводит к большей сопротивляемости к полеганию. К ретардантам относятся хлорхолинхлорид (ССС), алар, фосфон. СССР применяется против полегания в посевах зерновых, семенниках злаковых трав, при выгонке рассады томатов.

Дефолианты и десиканты. Ускоряют опадение и засыхание листьев, что необходимо при механизированной уборке ряда культур (хлопчатник, картофель). Дефолианты (хлорат магния, цианамид кальция) – вещества, вызывающие опадение листьев. Десиканты (эндотал, пентахлорфенол) – вещества, способствующие обезвоживанию растительных тканей.

Регуляторы покоя. Продлить покой, улучшить лежкость клубней, корнеплодов и луковиц можно обработкой посевов за 12-15 дней до уборки гидразидом малеиновой кислоты (ГМК). Для прерывания покоя свежесобранных клубней раннего картофеля их обрабатывают раствором гиббереллина и тиомочевины.

Усиление образования мужских и женских цветков. Усиление образования мужских цветков у двудомных растений и однодомных с раздельнополыми цветками можно вызвать с помощью гиббереллина. Обработка растений огурцов, тыквы раствором этрела (производное этилена) приводит к большому образованию женских цветков и увеличению урожая плодов.

Использование фитогормонов для клонального микроразмножения. Сущность этого метода состоит в том, что культура верхушечных стеблевых меристем растений выращивается в пробирках на синтетических питательных средах, содержащих все три

группы фитогормонов – стимуляторов. Благодаря комплексному действию этих трех фитогормонов стало возможным интенсивное вегетативное размножение многих культур. Метод клонального размножения широко используется для получения безвирусных клонов садовой земляники, черной смородины, вишни, картофеля. Фитогормоны являются фундаментом для развития отрасли биологии – биотехнологии растений.

Вопросы для самоконтроля

1. Общее представление о росте растений.
2. Фазы роста клетки.
3. Фитогормоны и их физиологическая роль.
4. Использование синтетических регуляторов роста с.-х. практике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6

2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3. режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с. режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8; режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0. режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

Лекция № 8. Развитие растений.

8.1. Периодичность роста и состояние покоя у растений.

Среди внешних факторов, оказывающих наибольшее влияние на рост, нужно выделить следующие: свет, влагу, температуру, аэрацию, содержание минеральных веществ в почве. Каждый из этих факторов действует специфически и в совокупности.

Свет. Свет влияет на рост прямо и косвенно. Косвенное влияние заключается в том, что он обеспечивает фотосинтез, а через него снабжение растущих тканей и органов пластическим материалом. Прямое влияние света выражается в задержке роста у одних растений и стимуляции – у других. При слабой освещенности растения плохо растут. Однако кратковременный рост происходит даже в темноте, например при прорастании, что имеет приспособительное значение. Удлинение ежедневного освещения в теплицах усиливает рост многих растений. По отношению к интенсивности освещения растения делятся на светолюбивые и теневыносливые.

Свет определяет многие фотобиологические явления: фотопериодизм, фотоморфогенез, фототропизмы и др. наиболее активно регулирует рост красные и сине-фиолетовые лучи.

Фотоморфогенез – это зависящие от света процессы роста и дифференцировки растений, определяющие его форму и структуру. В ходе фотоморфогенеза растение приобретает оптимальную форму для поглощения света в конкретных условиях произрастания. Так, на интенсивном свете рост стебля уменьшается. В кроне взрослого дерева самые крупные пластинки имеют листья, испытывающие некоторое затенение. При более сильном освещении листья становятся обычно несколько мельче. Все это доказывает задерживающее влияние света на рост.

Проростки и всходы древесных растений для своего нормального роста и развития требуют меньше силы света, чем взрослые деревья. Для молодых растений сосны оптимальная освещенность составляет 25 – 30 % общей радиации на открытом месте.

В растениях обнаружены две пигментные системы фоторецепторов – *фитохром*, поглощающий красный свет, и *криптохром*, поглощающий синий свет, с участием которых индуцируются реакции фотоморфогенеза.

Фитохром – хромопротеид, имеющий сине – зеленую окраску. Фитохромы существуют в двух формах: в форме, поглощающий красный свет (Φ_K), и в форме, поглощающий дальний красный свет (Φ_{DK}). Под воздействием красного света (КС – 660 нм) первая форма активируется и переходит во вторую – физиологически активную, контролирующую многие реакции и морфогенетические процессы в растущем растении. Действие красного света снижается короткой вспышкой дальнего красного света (ДКС – 730 нм). Облучение ДКС переводит фитохром в неактивный (темновую) форму Φ_K . Количественное соотношение разных форм фитохрома служит фактором регуляции скорости роста.

Красный свет тормозит деление и способствует удлинению клеток, растения вытягиваются, становятся тонкостебельными (густой лес, загущенный посев).

Синие и фиолетовые лучи стимулируют деление, но задерживают растяжение клеток. По этой причине растения высокогорных Альпийских лугов обычно низкорослы часто розеточны.

Температура. Важный фактор роста растений и их распространения. Зависимость роста от температуры определяется тремя кардинальными точками.

Минимум — самая низкая температура, при которой начинается рост.

Оптимум — благоприятная температура, при которой рост наиболее интенсивен.

Максимум — самая высокая температура, при которой рост прекращается.

Минимальные и оптимальные температуры роста растений колеблются в большей степени, чем максимальные, что определяется приспособительными свойствами. Растения арктических зон и высокогорий растут обычно при низких температурах. Оптимальные температуры для роста у них порядка 12—14°. У растений умеренных зон оптимальные температуры роста находятся в пределах 25 — 30 °С. Растения южных зон лучше растут при температурах 30—35 °С.

Различны температурные оптимумы роста и для надземных и подземных органов. Для корней она ниже, чем для надземных частей. Нижний предел для роста корней древесных растений умеренной зоны находится между 2 и 5 °С. Поэтому весной корни начинают рост раньше распускания почек. Температурные оптимумы роста надземных частей превышают соответствующие показатели корней на 5 – 8 °С в зависимости от растения.

Температура, необходимая для роста проростков и всходов, обычно выше, чем для прорастания семян. Оптимальной для роста всходов хвойных пород является температура 20 – 25 °С. Ниже 15 и выше 30 °С их рост замедляется. Для созревания плодов и семян требуется больше тепла, чем для завершения роста побегов и корней.

Для многих культур установлено, что они лучше растут при смене дневных и ночных температур. Овощеводы давно заметили, что в теплицах ночью необходимо снижать температуру. Активирование роста при этом объясняется тем, что у многих культур при понижении температуры ускоряется рост корней. Напротив, если растение днем и ночью находятся при одинаковой температуре, рост их замедляется.

Вода. Основной экологический фактор, определяющий рост растений. Очень быстро растут побеги древесных растений весной, когда корневая система нагнетает значительное количество воды, а транспирация еще сравнительно невелика. При недостатке воды в почве растения вырастают низкорослыми, так как фаза растяжения в этом случае заканчивается раньше обычного, а фаза дифференциации наступает при неполных размерах клеток. В результате этого формируются более мелкие клетки, что отражается на анатомическом строении тканей и органов и приводит к возникновению ксероморфной структуры. Причем структура становится все более ксероморфной по мере удаления органов от корня, что получило название *закона Заленского*. Так, чем выше расположен лист, тем мельче в нем клетки, меньше устьица и больше их на единице листовой поверхности, сильнее развита кутикула, гуще система жилкования и т.п. Появление ксероморфной структуры характеризуется замедлением роста и возникновением приспособительных признаков.

В заключение отметим, что если в таежной зоне основными факторами, ограничивающими рост древесных растений являются недостаток тепла и нередко избыток воды в почве, то в лесостепной — недостаток доступной воды в корнеобитаемом слое почвы.

Почвенные факторы. Условия минерального питания, оказывают существенное влияние на рост растений. Нормальный рост возможен лишь при достаточном сбалансированном снабжении растений необходимыми элементами минеральной пищи. Влияют на рост растений прямо и косвенно.

Прямое влияние заключается в том, что различный механический состав почвы отражается на скорости прорастания, росте корней, морфологии корневых систем и т.п.

Косвенное влияние заключается в том, что сложение почвы изменяет воздушный, тепловой режим, влагообеспеченность, минеральное питание, активность микробиологических процессов, т.е. факторы плодородия.

Естественно, что это не безразлично для роста и продуктивности растений. Лесоводы это суммарное качество почвенной среды, определяемое на практике по высоте древостоя в определенном возрасте, называли *бонитетом леса*. Наивысшей продуктивностью наделены леса I, I_a и I_b бонитетов, а самой низкой - V, V_a и V_b бонитетов.

Бонитет леса показатель хозяйственной производительности леса. Определяется по скорости роста деревьев. Различают шесть классов Б.л.: I_a, I, II, III, IV, V. Бонитет I_a имеют самые высокорослые деревья, которые произрастают на лучших почвах и являются наиболее ценным сырьем для производства строительных материалов (досок, строительного бруса). Деревья III—V классов бонитета отличаются низкорослостью, связаны с бедными почвами и используются только как дрова или сырье для лесохимической промышленности.

В течение вегетационного периода растения растут неравномерно. Кривая роста отдельных клеток, тканей, органов, растения в целом имеет S-образный вид. Ее можно условно разделить на три отрезка, что соответствует трем ростовым периодам. На первом отрезке кривой рост медленный (период начального роста), затем он ускоряется и достигает максимальных величин (период большого роста), потом замедляется и прекращается вовсе (период затухающего роста).

В зависимости от вида растений продолжительность ростовых периодов может быть самая различная. У одних из них большая часть вегетации приходится на первую ветвь кривой (розеточные формы), у других — на период большого роста (сильнорослые растения, эфемеры, эфемероиды, стелющиеся, вьющиеся).

Кроме того, различают суточную, сезонную, годовую и возрастную периодичность роста. Установлено, что в течение суток растения растут с разной скоростью. Большей частью ночной прирост превышает дневной, что связывают с тормозящим рост действием света. Однако у отдельных растений, напротив, дневной прирост превышает ночной. Наибольшее превышение дневного роста над ночным у акации белой (220%), дуба (130%), ясеня обыкновенного (90%). У пород северного происхождения дневной прирост превышает ночной на 30 – 40 %. Суточная периодичность роста часто зависит от комплекса внешних условий, в т.ч. температуры. Если температура воздуха ночью достаточна высока, то растения быстрее растут ночью, если же ночная температура существенно ниже дневной, что обычно наблюдается в условиях севера, то растения дают большие приросты днем.

Примером сезонной периодичности является так называемый циклический рост некоторых плодовых и древесных растений. Например, у citrusовых рост побегов прекращается и возобновляется три раза за вегетационный сезон (весна, лето, осень). Образование новых побегов имеет место у косточковых культур (абрикос, вишня, слива). Летние «ивановы» побеги вырастают у дуба.

Неравномерно растут и ткани растений. В частности, у побегов, корней, камбий откладывает больше клеток в сторону древесины, чем в сторону коры. С замедлением линейного роста побегов ускоряется рост в толщину.

Возрастная периодичность роста выражается в том, что по мере старения рост растений замедляется. Это свойственно как однолетним, так и многолетним растениям.

В зонах умеренного климата смена теплого сезона холодным обуславливает переход зимующих растений в состояние покоя. Покой характеризуется тем, что

видимый рост полностью прекращается и в течение определенного времени не возобновляется даже при перенесении растений в благоприятные условия. Такой покой называется глубоким, или органическим. Различают также покой вынужденный, когда растения способны тронуться и рост, но условия среды неблагоприятны для ростовых процессов. Разновидностью вынужденного покоя является летний покой, свойственный пустынным и полупустынным растениям. При наступлении засухи они сбрасывают листья и вступают как бы в состояние оцепенения.

Даже у растущего растения часть органов находится в покое, что свойственно спящим почкам, адвентивным зачаткам корней. Определенный период времени в покое находятся луковицы, клубни. Временный покой характерен для растений с циклическим ростом.

Покой следует рассматривать как биологическое приспособление к перенесению неблагоприятных условий. В период покоя значительно возрастает устойчивость к низким температурам, обезвоживанию и т. п.

Растения вступают в покой весьма продолжительное время. Поэтому целесообразно выделять фазу вступления в покоящееся состояние, поскольку растения еще способны к возобновлению роста. Вступление в покой связано с целым рядом физиологических изменений. В этот период сначала замедляются, затем полностью затухают ростовые процессы. Линейный рост заканчивается раньше, чем рост в толщину. Оформляется верхушечная почка. С этого момента прекращается деятельность камбия в базипетальном направлении. В связи с этим верхние части побегов заканчивают утолщение раньше, чем нижние.

С ослаблением деятельности камбия ускоряется отложение запасных веществ. Например, у древесных растений происходит массовое отложение крахмала (крахмалистые породы), крахмала и жира (жировые породы) сначала в тканях с ясно выраженными запасными функциями, затем — со смешанными. Синтез крахмала сопровождается снижением количества растворимых сахаров. Уменьшается содержание свободных аминокислот вследствие интенсивного использования их в синтезе запасных и защитных белков. Ускоряются процессы лигнификации клеточных стенок. Инактивируются ростовые вещества.

При вступлении в покой содержание связанной воды повышается, а свободной — уменьшается. Ткани несколько обезвоживаются, что отражается на окислительно-восстановительном режиме клеток. Становится менее активной пероксидаза, дегидрогеназы, что приводит к падению интенсивности дыхания.

Из внутриклеточных изменений нужно отметить следующие: повышается вязкость протоплазмы, снижается ее проницаемость, возрастает содержание низкомолекулярных веществ, поверхностные слои протоплазмы обогащаются жирами и липоидами.

Вступление в глубокий покой характеризуют следующие признаки: полное прекращение деятельности камбия, максимум крахмала и начинающееся его исчезновение, минимум свободных аминокислот, низкое содержание гетероауксина и его предшественника триптофана. В глубоком покое интенсивность всех физиологических процессов наименьшая, но полностью они не приостанавливаются.

При выходе растений из глубокого покоя и переходе в вынужденный увеличивается содержание нуклеиновых кислот, возрастает активность пероксидазы, сахара превращаются в крахмал, появляется актив свободных аминокислот.

Разные виды растений отличаются по глубине и продолжительности покоя. Глубокий и продолжительный покой у таких древесных пород, как лиственница, сибирская, дуб черешчатый, ясень зеленый, вяз обыкновенный и др. Неглубокий покой

у яблони сливолистной, не имеют глубокого покоя миндаль, абрикос и другие южные растения.

С глубиной и продолжительностью покоя у отдельных видов растений коррелирует устойчивость к низким температурам. Породы с глубоким покоем обычно отличаются повышенной морозоустойчивостью. Но такая корреляция проявляется не всегда.

По глубине покоя различаются отдельные органы растения. Так, пазушные почки однолетних побегов имеют более глубокий покой, чем двух-трехлетних. Органический покой не свойствен корням. Глубинные корки древесных растений способны расти и осуществлять поглотительные функции в течение другого года.

8.2. Период покоя семян и приемы ускорения их прорастания.

Семена многих растений при посеве не прорастают длительное время, а иногда могут лежать в почве годами сохраняя жизнеспособность. Связано это с явлением покоя. Это полезно для растений, так как покой предохраняет семена от прорастания в неблагоприятных условиях.

Различают вынужденный покой, причиной которого являются факторы внешней среды, препятствующие прорастанию (низкая температура, недостаток воды, отсутствие кислорода) и глубокий (органический) покой, вызванный свойствами зародыша или окружающих его тканей (эндоспермы и семенной кожуры, а также околоплодника). М.Г.Николаева разделяет глубокий покой на три вида: эндогенный, экзогенный и комбинированный. Отметим, что знание причин покоя позволяет находить способы преодоления затрудненной всхожести.

Эндогенный покой может быть обусловлен накоплением ингибиторов роста (АБК, бензойная, кумаровая, салициловая кислоты, этилен) в зародыше семени и тканях, прилегающих к зародышу. Ингибиторы тормозят биохимические реакции зародыша семени, а следовательно и развитие зародыша. Вторая причина – недоразвитость зародыша, например у ясеня обыкновенного.

Экзогенный покой семян связан с непроницаемостью семенной кожуры для воды и кислорода, а также с механическим сопротивлением семенных покровов росту зародыша.

Покой, обусловленный как недоразвитостью зародыша так и непроницаемостью семенных покровов называют комбинированным покоем.

Существуют разнообразные пути преодоления покоя семян растений в том числе древесных. Главными из них являются стратификация, скарификация, промывание семян водой, освещение.

Стратификация. Данный прием используют в том случае, когда покой обусловлен эндогенными причинами (эндогенный покой). Стратификация – выдерживание семян во влажном песке или торфе при пониженных постоянных или переменных температурах, в течение длительного времени. Для большинства семян древесных пород рекомендуется температура 0 – 5°.

Некоторые семена стратифицируются при переменной температуре. Так, семена ясеня обыкновенного, бересклета бородавчатого, вишни и липы лучше прорастают, если им предоставить в начале стратификации температуру 15 – 20°, а потом пониженную температуру.

Такие породы, как лох, ясень зеленый, клен остролистный, в несколько раз быстрее проходят подготовку к прорастанию при температуре 30 – 35° (так называемая ускоренная стратификация).

Стратификация проходит успешно, если семена хорошо набухли. Большое влияние на продолжительность стратификации семян некоторых пород оказывает их состояние. Подсушивание семян ясеня обыкновенного, липы мелколистной, бересклета бородавчатого немного удлиняет период покоя, и наоборот, без подсушивания эти семена стратифицируются быстрее.

При стратификации в семенах осуществляются глубокие количественные и качественные изменения: гидролиз запасных белков, жиров и крахмала, в зародыше уменьшается содержание ингибиторов и увеличивается количество стимуляторов, устраняется непроницаемость семенной кожуры, которые приводят к их прорастанию.

Скарификация, представляющая механическое повреждение водонепроницаемых покровов семени, проводится вручную или с помощью специальных механизмов. Семена при этом растираются с песком или гравием. В результате такого воздействия в оболочке появляются трещины, что облегчает воде проникнуть внутрь семени.

Промывание семян водой проводится с целью удаления из них ингибиторов роста. Семена помещают в марлевые мешочки и погружают в проточную воду на 1 – 2 суток. Часто используют и простое намачивание семян, например лиственницы, сосны, акации желтой от нескольких часов до нескольких суток.

Некоторые семена (береза, сосна) прорастают только тогда, когда они выставляются на несколько минут на *свет*.

Рост побега в длину непродолжителен закономерно сменяется периодом покоя. Почки, заложившиеся на верхушке побега и в пазухах его листьев, в течение последующих 10 – 11 месяцев находятся в состоянии покоя.

Глубина покоя почек у древесных растений в разное время года неодинакова.

Различают три вида покоя почек:

1. предварительный,
2. глубокий или органический
3. вынужденный.

Предварительный покой длится с момента заложения сформировавшейся почки до листопада.

Глубокий (органический) покой продолжается от листопада примерно до середины зимы.

За это время почки большинства пород должны испытать воздействие низких температур, после чего покой становится менее глубоким и постепенно почки становятся готовыми к росту, но не распускаются в связи с низкими температурами, т.е. они находятся в состоянии *вынужденного покоя*.

Переход почек в состояние глубокого покоя связан с накоплением в них ингибиторов роста, снижением содержания стимуляторов роста, уменьшением содержания общей воды и изменением соотношений форм воды в сторону увеличения содержания воды связанной и другими изменениями в обмене веществ.

Для многих растений выход почек из покоя возможен только после длительного воздействия низкими температурами или в результате кратковременной обработки высокими температурами (тепловые ванны, 30 – 40° С), с помощью паров эфира.

Покой почек может быть преодолен с помощью таких гормонов как гиббереллины, цитокинины, этилен. Однако, несмотря на множество экспериментальных данных, механизм действия фитогормонов в явлениях покоя почек (как и семян) окончательно не выяснен.

Иногда важно сохранить или продлить состояние покоя, например, клубней картофеля. Эффективным в этом отношении является метиловый эфир α -

нафтилуксусной кислоты. Обработка клубней картофеля указанным препаратом позволяет уменьшить потери в период хранения клубней.

8.3. Онтогенез и его периодизация.

Жизненный цикл или **онтогенез** высшего растения – это жизнь растения с момента возникновения зиготы (оплодотворенной яйцеклетки) или же возникновения зачаточной почки, дающей начало органам вегетативного размножения до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

Необходимо иметь в виду, что в природе, особенно в культуре, широко распространено вегетативное размножение растений отдельными частями различных органов (черенками, отводками, листьями и др.), при котором развитие не начинается заново, а как бы продолжается с того уровня, которого оно достигло на материнском растении.

Онтогенез семенных растений подразделяют на четыре этапа:

- 1) эмбриональный,
- 2) ювенильный (молодость),
- 3) репродуктивный (зрелость),
- 4) старость.

Эмбриональный этап онтогенеза охватывает развитие зародыша от зиготы до созревания семени. Его продолжительность составляет несколько недель или месяцев и определяется главным образом генетическими особенностями растения.

Ювенильный этап начинается с прорастания семени и завершается появлением зачатков первых цветков, продолжаясь от нескольких дней до нескольких лет. Причины ювенильности могут быть разные, среди которых малая листовая поверхность, неблагоприятное соотношение молодых и старых листьев, нечувствительность первых листьев к восприятию фотопериодического воздействия, тормозящее влияние корней на переход к зацветанию и др. Таким образом приведенные примеры свидетельствуют о том, что причины ювенильности разные.

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

Этап старости – это период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма. По мнению В.О. Казаряна основную роль в процессе старения играет функциональная корреляция между корнями и листьями. Причиной ослабления роста и наступления старения может быть отставание развития корневой системы. Уменьшение активности корней приводит к нарушению водного режима, фотосинтеза, синтеза белков и т.д., что снижает общую жизнедеятельность растений. Старение имеет большое биологическое значение. Оно является одним из способов адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды.

По общей продолжительности жизненного цикла все растения делятся на однолетние, двухлетние и многолетние. У однолетних полный жизненный цикл не превышает одного года. У двухлетних – полный жизненный цикл (онтогенез) длится два года – два вегетационных периода. На первом году жизни образуются вегетативные органы и идут процессы формирования генеративных органов, а на втором году цветение и плодоношение, после чего они отмирают полностью. Многолетние растения в частности деревья, характеризуются продолжительностью жизненного цикла

несколькими десятками, столетиями (липа, дуб) и тысячелетиями (мамонтово дерево, секвойи).

В зависимости от того, как протекает в жизненном цикле смена основных периодов – периода формирования вегетативных органов, периода образования генеративных органов и плодоношения, и какое влияние оказывает этот процесс на дальнейшее развитие особи, все высшие растения принято делить на две большие группы: однократного плодоношения – монокарпические растения и многократного плодоношения – поликарпические растения.

Монокарпические растения после плодоношения погибают. Сюда относятся все однолетние, большинство двулетников и некоторые виды многолетних растений (различные виды бамбука, некоторые виды агав и пальм). Монокарпические растения могут заканчивать жизненный цикл в год посева или после перезимовки. Отсюда возникла необходимость подразделения их на яровые и озимые. Так, в сельском хозяйстве используются яровые и озимые формы ржи, пшеницы, ячменя.

У **поликарпических** растений плодоношение не ведет к полному отмиранию материнского организма и поэтому цветение и плодоношение у них может повторяться в течение ряда лет. К поликарпическим растениям относятся в частности кустарники, плодовые деревья, древесные породы.

Этапы онтогенеза дают лишь общее представление о жизненном цикле растения и мало пригодны для практического использования. Между тем, агрономам часто бывает необходимо иметь более наглядное представление о развитии растений. Так как процессы роста и развития взаимосвязаны, то, наблюдая рост, можно сделать заключение о темпе развития. Это достигается при помощи фенологических наблюдений за фазами развития, то есть при определении фенологических фаз.

Фенологическими фазами развития называют образование в процессе роста органов, появление которых становится возможным только после прохождения определенных процессов развития. Фенологические фазы у различных растений неодинаковы. Например, у пшеницы можно выделить следующие фенологические фазы: всходы, третий лист, кущение, выход в трубку, стеблевание, цветение, молочное состояние, восковая и полная спелость зерна. Началом фазы считают появление соответствующих признаков у отдельных растений, но дата наступления фазы отмечается, когда в нее вступают 70 % растений посева.

8.4. Фотопериодизм и яровизация.

Переломным этапом онтогенеза растений является переход их от вегетативного роста к репродуктивному развитию. Этот переход обусловлен как внутренними генетическими причинами, так и внешними условиями.

Ещё в 1913 г. немецкий ботаник Г. Клебс высказал предположение, что цветению высших растений способствует высокое соотношение содержания эндогенных углеводов и азотистых соединений (C/N). Часто ускоряют цветение неблагоприятные факторы среды, а высокий уровень азотного питания вызывает усиление вегетативного роста и задержку генеративного развития. Однако открытие фотопериодизма, выяснение роли фитохрома и фитогормонов в процессах роста и развития показали, что регуляция перехода растений к цветению – гораздо более сложное явление.

В 1920 г. американские ученые У. Гарнер и Г.А. Аллард, работая с соей и табаком, заметили, что на время наступления цветения оказывает большое влияние соотношение между темным и светлым периодом суток. Открытое явление было названо ими

фотопериодизмом. **Фотопериодизм** – потребность растений в определенном сочетании светлого и темного периода суток для развития цветочных зачатков и перехода к зацветанию. В зависимости от указанной потребности растения делят на:

1) длиннодневные, которым для нормального развития цветков необходимо не менее 12 часов светлого времени (пшеница яровая, овёс, морковь, сахарная свёкла);

2) короткодневные, которые требуют освещения ежедневно не более 12 часов (просо, сорго, кукуруза);

3) нейтральные растения, у которых развитие генеративных органов не зависит от продолжительности освещения (виноград, сирень, ярутка полевая).

Среди растений, произрастающих в умеренных широтах, преобладают растения длинного дня. К растениям короткого дня относятся растения южного происхождения.

Было установлено, что фотопериодическое воздействие воспринимается листьями и затем **флоральный** стимул передается в точки роста и способствует закладке цветочных почек. Эти факты позволили М.Х.Чайлахяну в 1937 г. сформулировать **гормональную теорию развития растений**. Согласно этой теории при благоприятном фотосинтезе в листьях образуется гормон цветения флориген, индуцирующий переход растений к зацветанию. Флориген состоит из комплекса гормонов – гиббереллинов и антезинов. Гиббереллины контролируют рост цветочных побегов, а антезины – формирование цветочных почек. Установлено, что длиннодневные растения не цветут при коротком дне в связи с недостатком гиббереллинов, тогда как задержка цветения короткодневных видов при длинном дне обуславливается недостатком антезинов. У нейтральных к длине дня растений имеются как антезины, так и гиббереллины, поэтому они цветут в любом случае.

Хотя теория флоригена не была доказана выделением и идентификацией всего комплекса веществ, вызывающих цветение, она стимулировала много работ с использованием генетических и молекулярных подходов. Более поздние работы с использованием современных методов молекулярной генетики, проведенные на разных растениях, привели к обнаружению и характеристике генов, так или иначе вовлеченных в процесс регуляции цветения. Результаты этих новейших исследований возродили на новом уровне представление М.Х. Чайлахяна о гормональном стимуле цветения – флоригене.

Фотопериодическая реакция играет важную роль в жизни многолетних древесных растений. Фотопериод лежит в основе ритмики роста деревьев: опадения листьев, формирования и покоя почек, начала цветения. С уменьшением длины дня у деревьев умеренного климата прекращается рост в высоту. Растения вступают в состояние покоя, что повышает их устойчивость к неблагоприятным условиям зимы.

Фотопериодическая реакция используется при выращивании культурных растений. Изменяя продолжительность светового и темного периодов, можно регулировать цветение декоративных растений, выращиваемых в защищенном грунте, а также собирать несколько урожаев овощных в течение года.

Важнейшим фактором, под действием которого индуцируется переход к зацветанию, является температура. Данное явление получило название **яровизации**. Иными словами, яровизация – индуцирование формирования цветочных зачатков в конусах нарастания пониженными температурами.

Огородникам известно, что из мелких луковичек (севок), являющихся посадочным материалом и хранящихся зимой при температуре не ниже 15 °С, после посадки вырастут растения, которые сформируют листья и крупные луковицы. Если же севок хранить при температуре 4 – 6 °С, то из таких луковичек появятся растения, которые

дадут цветоносные побеги. В первом и втором случаях детерминация была разной. Если луковички холодного хранения дней 30 – 40 до посадки выдержать при температуре 35 – 40 °С, то из высаженных луковичек уже не вырастут растения с цветоносами, они сформируют крупные луковицы.

Яровизация протекает в зародыше или в апикальных меристемах стебля и в молодых листьях. Изменения, возникшие в период яровизации, передаются только путем деления клеток. Физиолого-биохимическая сущность яровизации до сих пор не ясна.

Вопросы для самоконтроля

1. Периодичность роста и состояние покоя у растений.
2. Период покоя семян и приемы ускорения их прорастания.
3. Онтогенез и его периодизация.
4. Фотопериодизм и яровизация.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>

2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6

2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.

3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.

режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>

4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.

режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>

5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>

6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.

режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Основная

1. **Рогожин, В.В.** Практикум по физиологии и биохимии растений: Учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. - СПб.: ГИОРД, 2013. - 352 с.: ISBN 978-5-98879-151-5;
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=414998>
2. **Нельсон, Д.** Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 1. Основы биохимии, строение и катализ: Учебное пособие / Д. Нельсон, М. Кокс - М.: Лаборатория знаний, 2015. - 751 с.: ISBN 978-5-9963-2316-6
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=974655>

Дополнительная

1. **Ильина, Н. А.** Физиология и биохимия растений: Учеб. пособие / Н. А. Ильина, И. В. Сергеева, А. И. Перетятко. - Саратов: ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2013. – 335 с. – ISBN 978-5-86045-613-6
2. **Новиков, Н. Н.** Биохимия растений / Н. Н. Новиков. - М.: КолосС, 2012. – 679 с. - ISBN 978-5-9532-0719-5.
3. **Плакунов, В. К.** Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В. К. Плакунов, Ю. А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-493-3.
режим доступа: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=469367>
4. Практикум по дисциплине Физиология растений для студентов очной и заочной формы обучения направлений 110900.62 Технология производства и переработки с.-х. продукции, 110100.62 Агрохимия и агропочвоведение, 250100.62 Лесное дело / сост. О.П. Устименко. – Уссурийск: Приморская ГСХА, 2013. — 135 с.
режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/70643>
5. **Рогожин, В.В.** Биохимия растений: Учебник / Рогожин В.В. - СПб: ГИОРД, 2012. - 432 с. ISBN 978-5-98879-118-8
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=328427>
6. **Хелдт, Г.-В.** Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. - 2-е изд. (эл.). - М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. - 471 с.: ил. - (Лучший зарубежный учебник). - ISBN 978-5-9963-1302-0.
режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>

СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1. Физиология и биохимия растительной клетки.....	2
Лекция 2. Водный режим растений.....	9
Лекция 3. Фотосинтез как основа биоэнергетики	21
Лекция 4. Фотосинтез как сочетание световых и темновых реакций.....	25
Лекция 5. Дыхание растений.....	28
Лекция 6. Минеральное питание растений	42
Лекция 7. Рост растений	49
Лекция 8. Развитие растений	53
Библиографический список.....	63
Содержание.....	64