

**Министерство высшего и среднего образования.  
Ташкентский государственный педагогический  
университет.  
имени Низами.**

**Ф. Н. Пирохунова ,Ф. Р. Нуритдинова**

**Физиология растений  
(учебное пособия)**

**Специальность: 140000 – Образование  
Образования: 100000 –**

**Ташкент - 2008**

## **Аннотация**

Учебная пособия по физиологии растений доступно освещает сложнейших процессы, протекающие на уровне клетки органа и целого растения. Для иллюстрации в пособии включена наиболее понятные и удачные рисунки, взятые из литературных источников и собственных материалов.

В конце каждой темы даны вопросы и задания. помогающие закрепить изучаемый предмет.

Учебное пособия рассчитано для студентов педагогических вузов и преподавателей колледжей и лиыеев, а также на широкий круг биологов. интересующихся вопросами физиологии и биохимии растений.

## **Введение.**

Одним из главных приоритетов независимого Узбекистана в построении будущего общества с учетом исторических особенностей и интегрированного в мировую культуру, является образование. Решение этой задачи связано с изучением мирового опыта подготовки высококвалифицированных кадров и освоения духовных ценностей, накопленных человечеством.

Разработана новая национальная модель образования, способная сформировать принципиально нового гармонично развитого человека, вооруженного современными научными знаниями. Только высокообразованные люди, авторитетные научные школы способны обеспечить процветание общества. Государство уделяет большое внимание качеству преподавания, развитию сети библиотек, с целью ознакомления студентов с достижениями мировой науки и техники, познания общечеловеческих ценностей. За последние годы открыты новые высшие учебные заведения, лицеи, колледжи, оснащенные техническими средствами обучения и обеспеченные современными учебными пособиями.

Предлагаемое учебное пособия по физиологии растений представляет собой удобное пособие для изучения и освоения данного предмета.

Учебное пособия состоит из параграфов, рисунок из которых заканчиваться вопросами и заданиями. В составлении учебной пособия использована литература, учебники, изданные на русском языке.

Наряду с этим использованные методические указания, изданные проф. А. Зикрияевым на узбекском языке.

В данном учебном пособия изложены и иллюстрирована современные представления о физиологических процессах, происходящих в растительном организме. Отмечены те проблемы, которые предстоит решать нашим молодым талантам.

Тема № 1  
**«Предмет, методы, цель и задачи физиологии растений».**

Физиология растений, являясь частью ботаники, изучает функцию целых растений, органов и органоидов клетки в процессе их жизнедеятельности.

Физиологическая функция растений включает фотосинтез, водообмен, дыхание, минеральное питание, движение, рост и развитие, устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды.

Задача физиологии растений заключается в раскрытии сущности этих функций с целью управления ими.

Цель физиологии растений:

- а) изучить основные закономерности физиологических процессов растений для повышения их эффективности;
- б) разработать пути повышения урожайности сельскохозяйственных растений.

На основе физиологических исследований разработаны и рекомендованы оптимальные нормы и сроки полива, дозы удобрений для каждого сорта хлопчатника в различных областях республики. Установлены дозы и сроки обработки хлопчатника различными регуляторами роста.

С этой точки зрения физиология растений представляет большой теоретический и практический интерес.

Исследования проводятся в широком диапазоне: начиная от молекулярного и клеточного уровня, кончая целыми растениями и растительными сообществами. В исследованиях используются следующие методы:

- 1) Для выяснения физиологических механизмов на молекулярном уровне используются физические, химические, биохимические и физико-химические методы.
- 2) Для выявления закономерностей физиологии растений на клеточном уровне используется биотехнологический метод, сущность которого

сводится к выращиванию клеток и тканей на искусственной среде и получению из них целых растений.

3) В условиях вегетационного опыта разрабатываются нормы, сроки водного режима, питания, дозы регуляторов роста, интенсивность освещения и их влияние на рост и развитие растений.

4) В условиях полевого опыта разрабатываются различные комплексные агроприемы для внедрения в сельскохозяйственное производство.

**История развития физиологии растений делится на несколько этапов:**

**1 этап.** В 17 и в начале 18 века ученые ботаники наряду с изучением морфологии и анатомии растений исследовали отдельные физиологические процессы; представлены отдельные сведения о движении воды и отдельных минеральных элементов в растении.

**2 этап.** В 19 веке сформировались основные направления физиологии растений:

а) Фотосинтез (Сакс. Ж. Буссенго, К.А. Тимирязев)

б) Водообмен (В. Гельмонд, Де Фриз)

в) Минеральное питание (Ю. Либих, А. Тэер, Д.Н. Прянишников)

г) Дыхание (Л. Пастер, А. Бах, В. И. Палладин)

**3 этап.** В 20 веке получило бурное развитие изучение механизмов различных физиологических процессов. Например некоторые из них перечислены ниже:

изучение механизмов обмена веществ (Курсанов Н.Л.), водообмена растений (Петинов Н. С., Жолкевич В. Н.), выявление закономерностей устойчивости растений к засухе (Генгель П. А.), к засолению (Строганов Б. П.), к болезням (Б. А. Рубин., Арциховская Е. В.), механизм дыхания (Д. Кейлин, О. Варбург, О. Кребс, В. П. Скулачев), изучение световой и

темновой фазы физиологии фотосинтеза (Д.Арнон,М. Кальвин, Ничипорович А. А.).

В Узбекистане эффективно развивалось самобытное направление по физиологии хлопчатника.

Огромный вклад в становление и развитие физиологии растений в республики сыграли А. Имамалиев, Н. Назиров, Х. Самиев, Р. Азимов, М. Валиханов, А. Касымов, К. Зикрияев и многие другие.

В области физиологии сохранения, всхожести и созревания семян хлопчатника (Х.Х.Енилеев,М.Валиханов), фотосинтеза (Ю.С.Насыров), водообмена (СамиевХ.С.) минеральное питание (Т.Пирахунов), устойчивости к засолению (Азимов Р.А.), к вилту (Губанов Г.Я. Авазходжаев М.Х.), опадения листьев и плодозементам (А.Имамалиев, К.Зикрияев), влияния внешних факторов на рост и развитие хлопчатника (М.В. Мухамеджанов, Н. Назиров, А. Ибрагимов, А. Касымов)

Вопросы и задания для проверки.

1. Каковы цель и задача физиологии растений?
2. Какие методы используются в физиологии растений?
3. Почему физиология растения имеет практический интерес для сельскохозяйственного производства?
4. Каков вклад ученых Узбекистана в развитие физиологии хлопчатника?
5. Назовите различие между вегетационными и полевыми опитом.
6. Объясните сеционную биотехнологического метода.

## Тема № 2.

### **Химический состав клетки.**

В состав клеточной оболочки входит целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, липиды и небольшое количество белка.

Состав клеточной стенки составляют переплетенные микрофибриллы и макрофибриллы целлюлозы. 100 молекул целлюлозы объединены в мицеллу, 20 мицелл в микрофибриллу, 250 микрофибрилл составляют макрофибриллу.

Микро- и макрофибриллы целлюлозы в клеточной оболочке помещены в аморфную желеобразную массу – матрикс. Матрикс состоит из гемицеллюлозы, пектиновых веществ и белка.

Гемицеллюлоза, или полуклетчатка - это смесь веществ, в которую входят пентозаны и гексозаны. Степень полимеризации у этих соединений меньше по сравнению с клетчаткой.

Пектиновые вещества – это полимерные соединения углеводного типа. Различают три вида пектиновых веществ:

- 1) пектиновая кислота,
- 2) пектин,
- 3) протопектин

Белок, входящий в состав клеточной оболочки, придает матриксу оболочки определенную структуру и эластичность.

2. Цитоплазма состоит из воды (80-85%), белков (нуклеопротеидов и глюкопротеидов), липидов (15-20%)

3. Белки – это основные элементы для построения всех структурных элементов клетки, в том числе они входят в состав ферментов и следовательно являются функциональными элементами клетки.

Белки представляют собой макромолекулы с молекулярным весом от 10 000 до нескольких миллионов. Белковые молекулы построены из аминокислот. Хотя в растениях обнаружено более 100 различных аминокислот, лишь 20 из них используются для построения белковых молекул. Это в основном аминокислоты, относящиеся к L- ряду. Белки не

дают истинных растворов, а дают коллоидные растворы. В живой клетке дают студневидные образования, поэтому протоплазма обладает такими свойствами как эластичность, некоторая сжимаемость и значительная вязкость.

**Углеводы** – составляют до 85 – 90% веществ, содержащихся в растительном организме.

Углеводы являются основным питательным и строительным материалом для клетки.

Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. К моносахаридам относятся глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза, рамноза и другие.

К полисахаридам: дисахариды, трисахариды, тетрасахариды, крахмал, клетчатка, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, агар-агар и другие.

Образуясь при фотосинтезе из С, О и Н, углеводы являются основным строительным материалом и источником химической энергии для синтеза белков, ферментов, жиров, фосфолипидов, витаминов и т. д. Кроме того, углеводы, соединяясь с аминокислотами, образуют РНК и ДНК.

**Жиры** и липоиды объединены в одну группу благодаря их общему свойству – гидрофобности и нерастворимости в воде. В настоящее время они объединены в одну группу – липиды. В этой группе могут быть объединены каротиноиды и хлорофилл, так как растворяются в жирах, а не в воде. Они растворяются в эфире, бензоле, бензине, хлороформе.

Липиды (жироподобные вещества) участвуют в регулировании проницаемости клеток для поступающих в нее веществ.

**Воска** – это высокомолекулярные спирты, находятся на поверхности плодов.

**Фосфатиды** отличаются тем, что содержат фосфорную кислоту и связанное с ней азотистое основание.

Располагаясь в клетке на границе раздела двух фаз, играют важную роль в структуре протоплазмы.

**Пигменты** (хлорофилл «а» и «б»), каротиноиды играют большую роль в превращении неорганических веществ (разложение воды) в органические.

**Органические кислоты** – это растительные вещества вторичного происхождения, сюда же относятся глюкозиды, дубильные вещества, эфирные масла и смолы, алкалоиды, и фитогормоны. Это продукты десимиляции углеводов. В клетке преимущественно находятся в цитоплазме и вакуоле.

**Витамины** – низкомолекулярные органические соединения, объединяются по признаку строгой необходимости для питания животного, человека, растения и микроорганизмов.

Синтезируется в растении. Многие витамины, соединяясь с белком образуют ферменты.

**Ферменты** катализируют (стимулируют) обмен веществ в клетке. Ферменты подразделяются

на гидролазы, окислительно–восстановительные ферменты (дегидрогеназы, оксидазы, пероксидаза, каталаза), цитохромная система; трансферазы, изомеразы, синтетазы.

В состав клетки входят также неорганические элементы: Na, K, Ca, Mg и другие, которые играют существенную роль в обмене веществ клетки.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Назовите основные органические вещества клетки.
- 2) Какие минеральные элементы входят в состав клетки?
- 3) Где локализованы преимущественно белки, жиры и углеводы клетки?
- 4) Какова роль хлорофилла в жизни растений?
- 5) Расскажите об основных группах ферментов, стимулирующих обмен веществ в клетке.

### **Структура растительной клетки, плазматическая мембрана.**

Клетка (рис.1) состоит из клеточной оболочки,(1) протопласта и вакуоли.(4)

Протопласт состоит из микроскопических структур и цитоплазмы.

Микроскопические структуры - это видимые под световым микроскопом органоиды клеток: ядро,(12) пластиды (15) и митохондрии.(8) Цитоплазма включает органеллы, которые погружены в матрикс цитоплазмы, называемой глалоплазмой.

Органеллы цитоплазмы- это видимые под электронным микроскопом мельчайшие структуры: рибосомы, сферосомы, мезосомы, цитосомы, трансломомы и др.(2,3,7,9,10,14)

**Клеточная оболочка(1)** отделяет клетку от внешней среды, противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли растительной клетки и препятствует разрыву клетки под действием осмотических сил .

С одной стороны, клеточная стенка должна обладать большой прочностью а с другой - способностью к росту (на ранних стадиях). Клеточная стенка построена из эластичных микрофибрилл целлюлозы и пластического компонента протопектина и гемицеллюлоз.

Благодаря тому, что клеточная стенка находится в набухшем состоянии она обладает способностью пропускать в клетку растворенные вещества, т.е. она проницаема.

**Вакуоль(4)** клетки заполнена клеточным соком и отделена от цитоплазмы тонопластом.(5)

Вакуоль способна накапливать высококонцентрированный клеточный сок и является главным осмотическим пространством клетки, играющим решающую роль в водном режиме и поддержанию тургорного давления, а

следовательно, определяет прочность тканей. В вакуоли могут накапливаться различные продукты обмена веществ: органические кислоты, сахара и другие соединения. Наряду с этим вакуоль являетсяместилищем многих запасных веществ. Согласно принятой в настоящее время точке зрения, вакуоли могут возникать только из предшествующих уже вакуолей или же из каких-то других полостей клетки, ограниченных мембранами, например при разрастании пузыревидных впячиваний эндоплазматической сети или увеличении пузырьков Гольджи.

**Ядро(12)** – это сферическое тело, окружённое оболочкой. Чаще всего ядро расположено ближе к центру. Включает ДНК – содержащее хромосомы и РНК – содержащее ядрышки,(10) погруженные в свободный от нуклеиновых кислот матрикс, называемый нуклеоплазмой.

В форме ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) в хромосомах содержится генетическая информация, с помощью которой контролируются все клеточные процессы обмена веществ, роста и развития. Ядро выполняет следующие функции:

- 1) Хранение информации, 2) передача информации от клетки к клетке ( деление ядра, клеточное деление, размножение, наследственность) путём синтеза абсолютно идентичной ДНК, в которой закодирована эта информация, 3) передача информации в цитоплазму путем синтеза информационной РНК.

Регуляция обмена между ядром и цитоплазмой осуществляется через поры ядерной мембраны, которая состоит из двух мембран: внешней и внутренней.

Основная функция ядрышка заключается в синтезе специфических рибосомальных белков.

Белки реагируют с ДНК и образуют дезоксиинуклеопротеиды.

**Митохондрии (8)** имеют округлую и продолговатую форму длиной 4-7 мкм и диаметром 0,5-2 мкм. Число митохондрий в клетке колеблется от 500 до 2000. Митохондрии имеют двойную мембрану. Толщина мембраны 6-10

нм. Внутренняя структура образована в виде крист или трубочек. Пространство, ограниченное внутренней митохондриальной мембраны, называют внутренним матриксом митохондрии, а пространство между наружной и внутренней мембраной, а также внутри крист и трубочек – наружным матриксом.

Главной функцией митохондрий является обеспечение жизнедеятельности клетки необходимой энергией. При окислении дыхательного субстрата в митохондриях заключенная в нем химическая энергия переходит в легкодоступную энергию определенных связей в молекуле аденозинтрифосфата (АТФ). По структуре и по функции наружная мембрана отличается от внутренней. Наружная мембрана проницаема для ряда веществ ( в том числе для дыхательных субстратов), проходящих через внутреннюю мембрану только при участии механизма активного транспорта.

В матриксе митохондрии сосредоточены те реакции химического превращения дыхательного субстрата, которые непосредственно не сопровождаются высвобождением энергии, например, синтез липидов.

В митохондриях происходит транспорт ионов, а также независимый от ядра белковый синтез; митохондрии располагают локализованной в матриксе собственной генетической системой с ДНК, РНК и рибосомами; ДНК отличается по своему составу и структуре от ядерной ДНК.

Продолжительность жизни митохондрий ограничена несколькими сутками. Обладая собственной генетической системой, митохондрии образуются только из митохондрий путем поперечного деления, а также почкования, при котором образуются промитохондрии (зачатки митохондрий), вырастающие затем в зрелые митохондрии. В процессе полового размножения промитохондрии передаются потомству через яйцеклетку.

**Пластиды.**(15) В эмбриональных растительных клетках имеются пропластиды. Эти образования в зависимости от типа тканей могут развиваться в бесцветные лейкопласты, окрашенные благодаря присутствию

каротиноидов хромопласты (окраска от желтой до красной) или зеленые хромопласты, содержащие хлорофилл.

Хлоропласты имеют шаровидную или дисковидную форму размером от 3 до 8 мкм.

В хлоропластах в процессе фотосинтеза лучистая энергия (свет) преобразуется в химическую энергию ассимилянтов (преимущественно углеводов).

Хлоропласты, как и митохондрии, содержат две мембраны. Внутренняя мембрана состоит из тилакоидов. Превращение энергии осуществляется в тилакоидах, а образование углеводов происходит в межтилакоидном пространстве, содержащем матрикс. Тилакоидная мембрана включает функциональные комплексы-квантосомы, в которых происходит весь механизм преобразования энергии.

В хлоропластах происходит также фотолиз воды, выделение кислорода и образование АТФ.

В лейкопластах сахара превращаются в крахмал. В хлоропластах происходит образование каротиноидов.

**Цитоплазма** представляет собой комплекс гиалоплазмы и цитоплазматических мембран. Она пронизана системой мембран, которые отходят от ядерной оболочки и соединяются с внешней мембраной клетки.

Эти внутренние клеточные мембраны, образующие густо переплетенную сеть с многочисленными канальцами и полостями, называют эндоплазматической сетью. Функциональное значение ее заключается в том, что она участвует в синтезе ассимилянтов. Непосредственно под клеточной оболочкой находится поверхностная цитоплазматическая мембрана толщиной 7-8 нм, которая разобщает метаболические процессы в клетке и является основным элементом структурной организации обмена веществ.

Гиалоплазма представляет собой среду, в которой находятся клеточные органоиды.

Наличие вязкости (состояние «золь-гель») говорит о внутренней структуре, которая характеризуется спирализованными фибриллами диаметром 3-4 нм, прочно соединенными с рибосомами. Таким образом гиалоплазма является связующим звеном между органоидами и составной частью структурной системы клетки.

**Рибосомы(9)** размером 10-30 нм, представляют собой молекулы высокополимерной рибосомной РНК с непрерывной полинуклеотидной цепью. Рибосомы находятся на мембранах эндоплазматического ретикулула и гиалоплазме. Функция рибосом- синтез белка.

**Аппарат Гольджи (14)** состоит из параллельно расположенных уплощенных мешочков, ограниченных мембранами, мелких пузырьков вокруг них и вакуолей, находящихся на периферии зоны аппарата Гольджи. Мембраны имеют трехслойное строение. Аппарат Гольджи принимает участие в секреции высокогидрированного кислого полисахарида, состоящего из глюкозы, галактозы, галактуроновой кислоты, рибозы и ксилозы, а также пектинов, используемых для построения клеточных оболочек.

Субмикроскопическими частицами цитоплазмы являются сферосомы, лизосомы, проксисами, которые осуществляют различные процессы метаболизма. Сферосомы представляющей собой жировую каплю, играющую определенную роль жировом обмене. В них локализируются ферменты расщепляющие жиры и превращающие последние в водорастворимые углеводы.

**Лизосома (цитосомы)** во внутренней полости содержат гидролитические ферменты и в них происходит процесс расщепления, «инактивации» чужеродных веществ клетки. Процесс распада этих веществ происходит по типу фагоцитозе ( для твёрдых) и пиноцитоза ( для жидких) соединении. В пероксисомах происходит процесс фотодыхания.

**Транслосамы-** это толстостенные гранулы, функция которых заключается в накоплении продуктов метаболизма фенольных производных и их транспортировка в вакуоль.

Вопросы и задания для проверки:

1. Назовите микроскопические и субмикроскопические структуры клетки.
2. В чем различие и сходство функций митохондрий и хлоропластов?
3. Какова функциональная роль цитоплазмы клетки?
4. Расскажите о строении и функции аппарата Гольджи.
5. Какие специфические функции у сферосом, мезосом, транслосом и цитосом?

#### Тема № 4

### **Структура и функции плазматических мембран.**

Установлены мембраны протоплазмы (плазмолемма), вакуоли (тонопласт), ядра, митохондрий, пластид, лизосом и субъединиц диктиосом, а также внутренние мембраны цитоплазмы (эндоплазматическая сеть), митохондрии и пластид.

Существует несколько точек зрения о структуре мембран, которые сводятся к тому, что они построены из белков и липидов (жироподобные вещества) и имеют вид трехслойных образований общей толщиной 6-10 нм.

Важный структурный элемент мембраны – липиды:

гидрофильная голова и гидрофобный хвост. Наружный слой мембраны построен из молекул белка, а внутренний - из липидов.(рис.2)

В представленной модели мембраны липидный слой стабилизируется гидрофобными взаимодействиями (вандервальсовы силы: слипание молекул), тогда как между липидами и белками развиваются преимущественно взаимодействия гидрофильного характера ( ионные силы,

водородные связи). Это строение элементарной мембраны, которые обладают свойством полупроницаемости. Характерной особенностью мембран является их способность вновь замыкаться после разрыва: благодаря включению новых молекул мембраны могут растягиваться по всей поверхности.

Представленные на рис.2 схематические модели элементарной мембраны. несомненно, являются упрощением. Липидный слой «пронизан» белковыми молекулами, образующими как бы коры (рис 2 Е). Эти белковые молекулы могут быть связаны своими гидрофобными частями молекул липидов (рис 2 Е слева); липидные молекулы также могут быть обращены своими гидрофильными головами к этим молекулам белка (рис.2 Е справа). Согласно другим представлениям, прочность связи между белками и липидами обуславливаются гидрофильными взаимодействиями. В этом случае предполагают, что молекулы глобулярных белков располагаются в центре мембраны либо в виде сплошного слоя (рис.2 Ж), либо в виде сферических субъединиц, окруженных молекулами липидов ( мозаичная структура); гидрофильные головы липидов при этом обращены к поверхности мембраны.

Это свойство хорошо проявляется при поглощении воды путем осмоса. (рис.3)

Осмотическая ячейка.

А- Ячейка Пфелфера.

Б- Растительная клетка

Осмоз - это диффузия через полупроницаемую мембрану, т.е. такую мембрану, которая хорошо проницаема для воды и непроницаема или плохо проницаема для растворенных в воде веществ. Полупроницаемая мембрана в растительной клетке состоит из плазмолеммы и тонопласта, а в ячейке Пфелфера – она состоит из осадочной пленки, гексоцианоферрата меди в порах мелкопористого глиняного цилиндра (рис.3). Осмотически действующий раствор в вакуоли содержит прежде всего сахара, органические кислоты и их соли (общая концентрация чаще всего 0,2 - 0,8 м).

Растворенные вещества не могут выходить через полупроницаемую мембрану или выходят с большим трудом; но поскольку «концентрация воды» (число молей на объем) снаружи больше, чем внутри осмотической ячейки, воды устремляется по градиенту её химического потенциала (она не «всасывается»). Чем выше концентрация растворенных веществ в осмотической ячейке, тем ниже химический потенциал воды в этой ячейке, тем больше разность потенциалов и тем сильнее приток воды.

Поступление воды приводит к увеличению объема – растяжению растительной клетки, поднятию жидкости в манометрической трубке, соединенной с ячейкой Пфеффера – до тех пор пока давление, действующее в снаружи, не повысится настолько, чтобы воспротивиться дальнейшему увеличению объема. Что такое диффузия? Диффузия - это пассивное передвижение молекул, веществ. Причина диффузии - кинетическая энергия молекул и ионов в газах и жидкостях, благодаря которой эти частицы находятся в движении. В состоянии равновесия это движение является хаотичным; через воображаемое поперечное сечение в единицу времени передвигается в противоположных направлениях одинаковое количество частиц данного вещества.

Если в газовой смеси или растворе есть разница в концентрации какого-либо вещества, то возникает диффузия. Благодаря этому концентрация растворов выравнивается.

Диффундируют не только растворенные вещества, но и молекулы растворителя, воды. Вода, где ее меньше в растворе, направляется к раствору, где ее больше, таким образом создается противоположная диффузия навстречу растворенному веществу. Количество вещества, диффундирующего в единицу времени, зависит от величины концентрации, температуры и времени. Пропускную способность мембраны называют проницаемостью.

При этом:

1) вещество может транспортироваться через мембрану, которая для этого вещества непроницаема;

2) вещество может транспортироваться и накапливаться независимо от концентрации.

Метаболический (активный) транспорт требует затраты энергии в форме АТФ.

Независимо от АТФ активный транспорт ионов возможен в митохондриях и хлоропластах.

Поставщиком энергии служит дыхательная цепь в мембранах этих пластид.

Энергия, выделяемая в дыхательной цепи, используется как для накопления в АТФ, так и для активного транспорта веществ в эти пластиды из цитоплазмы.

Плазмолемма принимает участие в образовании клеточных оболочек при дифференциации клеток.

Плазмолеммы соседних клеток связаны между собой через плазмодесмы, которые обеспечивают связь клеток между собой и все процессы обмена веществ, и энергией.

Тонопласт является внешней мембраной вакуоли.

Образование тонопласта связано с эндоплазматической сетью. Мембрана вакуоли во многом имеет сходство с плазмолеммой. Главное отличие тонопласта заключается в том, что в ее состав входят фермент пермеаза, который обеспечивает активный перенос и накопление веществ в вакуоли. Активный перенос веществ происходит благодаря энергии АТФ и  $H^+$  помпы. Через помпу осуществляется перенос ионов водорода из цитоплазмы в вакуоль. Таким образом помпы поддерживают рН цитоплазмы на одном уровне.

Мембрана ядра двухслойная, ее толщина 8 мкм. Между слоями полость, называемая перинуклеаром, соединена с внутренней полостью эндоплазматической сети и таким образом представляет единую цепь. Два

слоя ядерной мембраны имеют поры, через которые осуществляется транспорт веществ, таких как ДНК, РНК, рибосомальные белки.

Ядерная мембрана формируется при участии ЭПР.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какова структура мембран?
- 2) Каковы функции мембран?
- 3) Что такое активный и пассивный перенос ионов через мембраны?
- 4) Объясните механизм проницаемости мембран.

#### Тема № 5.

#### **Эндоцитоз и экзоцитоз. Обмен ионов через мембрану.**

Пассивный транспорт солей в клетку подчиняется закону диффузии, когда движение ионов происходит благодаря кинетической энергии молекулы.

Процесс проникновения вещества может происходить путем выпячивания плазмолеммы с последующим отделением этого участка в форме пузырька вместе с его содержимым – жидким (пиноцитоз) и твердым (фагоцитоз).(рис.4) Этот путь поглощения клеткой веществ внутрь клетки называется эндоцитоз,(рис.4 Б. 1,2,3) а из клетки экзоцитозом.(рис.4А 1,2,3)

Поглощение воды в клетку происходит в результате осмоса. Вода в клетку поступает до тех пор, пока давление клеточной стенки не повышается настолько, чтобы не воспрпятствовать дальнейшему увеличению объема. Возникшее противо давление осматическому давлению называется тургорным (состояние упругости клетки.)

Тургорное давление противодействует дальнейшему притоку воды в клетку.

Все неограниченные вещества (питательные вещества) почвы поглощаются в форме ионов, содержащихся в водных растворах.

Поглощение ионов подчиняется иному механизму, чем поглощение воды.

Во-первых, мембраны малопроницаемы для ионов.

Во-вторых, ионы поглощаются из внешнего раствора с меньшей концентрацией, в раствор клетки с большей их концентрацией. Например, концентрация  $K^+$  в вакуоле более чем в 100 раз выше, чем в почве. Поэтому поглощение ионов ( $K^+$ ) происходит с затратой энергии. Как только начинается поглощение ионов, наблюдается усиление дыхания (солевое дыхание). Этот механизм поглощения существует только для ионов питательных веществ ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $PO_4^-$  и т.д.), т.е. растения поглощают ионы избирательно. Остальные ионы поступают пассивно (как при диффузии).

Первый этап поступления солей в клетку (свободное пространство) – это пассивный процесс.

Свободное пространство клетки - это пространство, в которое ионы могут поступать пассивно, путем диффузии по градиенту концентрации. Свободные пространства – это заполненные водой межфибрилярные пространства в клеточной оболочке, затем это промежутки между клеточной оболочкой и мембраной.

Клеточная оболочка адсорбирует (накапливает) на своей поверхности ионы.

В связи с особенностями строения клеточной оболочки (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества), которые содержат карбоксильные группы при диссоциации заряжают ее отрицательно. В состав клеточной оболочки входят также белки, которые в зависимости от pH, способны сообщать поверхности клеток отрицательный или положительный заряд. В результате этого клеточная оболочка обратимо может связывать как катионы, так и анионы.

На поверхности клеточной оболочки адсорбируются ионы  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$ , которые в эквивалентных количествах меняются на ионы находящиеся в свободном пространстве. Ионы, таким образом, могут накапливаться в клеточной оболочке, и она служит их резервуаром.

Для того чтобы поступить в цитоплазму и включиться в метаболизм клетки, ионы должны пройти через мембрану – плазмолемму.

Ионы проникают через мембрану с помощью переносчиков. Происходит обменная реакция.

Переносчики специфичны, поэтому они избирательно переносят ионы в клетку, в цитоплазму.

В цитоплазме вещества аккумулируются на мембранах пластид и включаются в метаболические процессы.

В вакуоль попадают ионы в случае, если протоплазмы уже насыщены ими. Для того чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть тонопласт, проницаемость которого меньше по сравнению с плазмолеммой.

Перенос ионов через тонопласт в вакуоль происходит с помощью переносчиков и с затратой энергии.

Таким образом, проникающие через плазмолемму ионы накапливаются и связываются цитоплазмой, только их избыток адсорбируется в вакуоль. Именно поэтому между содержанием ионов во внешнем растворе и клеточном соке нет и не может быть равновесия.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Отличия эндоцитоза и экзоцитоза.
- 2) Что такое активный транспорт ионов и чем он отличается от пассивного?
- 3) Что такое тургорное давление и его роль в обмене ионов?
- 4) Расскажите о фагоцитозе.

Тема №6.

## Общие сведения о водообмене.

Опорные слова: водообмен, водный баланс, диполь, свободная и связанная вода, водный дефицит.

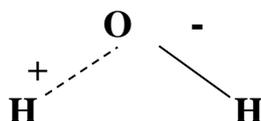
Вода - необходимое условие для существования всего живого. Содержание воды в растительной клетке достигает 70-90%. Вода является не только средой, но и участником многих физиолого-биохимических процессов, таких как гидролиз, синтез, окислительно-восстановительные реакции. Являясь основной частью цитоплазмы, она поддерживает ее структуру, устойчивость коллоидов клетки.

Водообмен обеспечивает связь между отдельными органами растений: питание, тургор, прочность тканей, структура и положение в пространстве.

Вода обеспечивает рост клетки растяжение за счет ее накопления в вакуоле; обменные процессы и связь со средой.

Значение воды в растениях определяется следующими свойствами: она имеет большую теплопроводность, обладает способностью к испарению при любой температуре, даже при 0°C, пропускает лучи видимой части спектра, что имеет большое значение при фотосинтезе; молекула воды обладает резко выраженным свойством полярности.

Молекула воды, состоящая из двух атомов водорода и одного атома кислорода, представляет собой диполь, т.е. она имеет и отрицательный, и положительный заряд.



Из схемы видно, что одна кислородная валентность остается ненасыщенной. К ней присоединяется водород, так образуются водородные связи, которые придают воде большой удельный вес и очень высокую

удельную теплоемкость (требуется 1 калория для повышения температуры 1 гр вещества на 1°).

Третье свойство воды – высокая теплота парообразования; чтобы превратить 1г воды в пар при  $t = 100^{\circ}\text{C}$ , требуется 500 кал. Это свойство воды важно при регулировании температурного режима живых организмов и называется термостатирующим действием воды.

Четвертое свойство воды – высокая теплота замерзания; в процессе превращения из жидкого состояния при  $0^{\circ}\text{C}$ , 1г воды отдает 80 кал.

Это свойство воды усиливает ее термостатирующее действие, поскольку при образовании льда освобождается большое количество тепла, а при плавлении поглощается большое количество тепла, что способствует стабилизации температуры.

Образование водородных связей обеспечивает слабое и подвижное связывание водородных атомов молекул воды с другими атомными группами, несущими слабый отрицательный заряд.

В биологическом отношении особенно важное значение имеет образование водородных связей с атомами азота или кислорода в молекуле белка. Нарушение связей между водой и белками разрушает структуру белков. Именно этим объясняется тот факт, что жизнь возможна в определенных температурных пределах.

При температуре выше  $30^{\circ}\text{C}$  начинается денатурация из-за уменьшения числа водородных связей. При температуре ниже  $0^{\circ}\text{C}$  происходит перестройка молекулы воды и она принимает более устойчивую кристаллическую систему (лед).

Еще одно свойство воды связано с тем, что ее молекулы имеют небольшие размеры, а электрические заряды слишком малы, чтобы передвижение молекул могло осуществляться под действием электростатических сил. В отличие от анионов и катионов вода может легко передвигаться по растению только под действием осмотических сил и сил натяжения.

Силы натяжения играют главную роль в транспирационном токе воды. Эти силы возникают не поверхности листа, с которой происходит испарение. Чем выше температура и интенсивность света, тем выше уровень транспирации.

Транспирация (испарения воды растения) сопровождается понижением температуры транспирующих органов и имеет важное физиологическое значение.

Вода находится в растении в свободном и связанном состоянии. Свободной водой называется вода со всеми свойствами чистой воды. Она легко передвигается, участвует в различных биохимических реакциях, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах. Связанная вода находится во взаимодействии с другими веществами и поэтому физические свойства такой воды изменены. Что за взаимодействие?

1) Процесс гидратации: а) притяжение диполей воды к заряженным частицам (к ионам минеральных солей и к заряженным группам белка  $\text{COO}^-$  и  $\text{NH}_2^+$ ); б) образование водородных связей между водородом воды и атомами О или N.

Воду, гидратирующую коллоидные частицы (белки) – называют коллоидно – связанной, а растворенные вещества (минеральные соли, сахара, органические кислоты) – осмотически связанной. Вода находится в различных частях клетки:

Клеточной оболочке (30-50%), вакуоле (98%) и протоплазме (95%).

В клеточной оболочке она заполняет промежутки между фибриллами целлюлозы. Часть молекул воды в клеточной оболочке находится в адсорбированном состоянии на поверхности фибрилл.

Формы воды в клетке распределяются различно. В вакуоле присутствует осмотически связанная и свободная вода; в клеточной оболочке коллоидно-связанная, а свободная есть только в капиллярах между фибриллами целлюлозы. В цитоплазме обнаружены все формы воды: свободно коллоидная и осмотически связанная.

Наибольшее количество свободной воды находится в межклетниках листьев и интенсивность физиологических процессов, таких как темпы роста, зависит именно от ее содержания.

Связанная вода обеспечивает устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Содержание воды в процессе жизнедеятельности растений не постоянно и зависит, в том числе и от испарения. Поступление - испарение называется водным режимом или водным балансом растений.

Для нормального роста и развития растений нужно, чтобы не было дефицита. У растений существует развитая корневая система, проводящая система, покровные ткани, устьица, которые регулируют процесс испарения.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Каково значение воды в жизни растений?
- 2) Каково биологическое значение физико-химических свойств воды?
- 3) Как распределена вода в клетке и организме?
- 4) Какие формы воды существуют в растении?

## Тема №7

### **Поступление и передвижение воды по растению.**

Основным источником воды для растения является почва, а добытчиком ее корневая система.

Роль корневой системы заключается в том, что благодаря огромной поверхности обеспечивается поступление воды в растение из возможно большего объема почвы.

Рост корневой системы продолжается в течение его жизни и ее общая поверхность в 140-150 раз превышает поверхность надземных органов. Рост корня всегда направлен к влажной зоне (гидротропизм).

С физиологической точки зрения различают несколько зон корня. Кончик корня покрыт корневым чехликом, он служит защитой для точки роста, состоящей из продолговатых клеток. Под чехликом находится меристема, состоящая из делящихся клеток и заполненных протоплазмой.

Следующая зона – зона растяжения, в которой формируются ситовидные трубки.

Далее следует зона корневых волосков. В этих двух зонах происходит поглощение воды. Зона корневых волосков покрыта ризодермой - это однослойная ткань, состоящая из клеток с тонкими стенками, хорошо проницаемыми для воды.

Большую роль для роста корней играет температура, влажность почвы, аэрация и условия питания.

Поглощение воды происходит благодаря корневному давлению. Вода поступает в растение при наличии градиента (разница концентрации) водного потенциала.

Что такое водный потенциал? Водный потенциал – это мера энергии, которая используется водой для передвижения. В случае, если осмотическая сила клеточного сока больше осмотической силы почвенного раствора. При потере воды растением создается ненасыщенность клеток водой и поэтому возникает сосущая сила, (водный потенциал падает). Поступление воды идет в сторону большей сосущей силы и меньшего водного потенциала. Следовательно, поступление воды в клетку идет за счет осмоса.

Нижний концевой двигатель – это корневое давление. Последнее хорошо видно на примере гуттации – выделение капель жидкости листьями.(рис.5)

Процесс гуттации – это результат одностороннего тока воды. Показано, что гуттация происходит за счет энергии, возникающей в результате обмена веществ. Гуттация происходит через гидатоды. Активные гидатоды (водные тямзы) экскретируют самостоятельно, а пассивные гидатоды (водные

устьица) представляют собой отверстия над окончанием трахеид, через которые у небольших растений выделяется ксилемный сок, нагнетаемый корневым давлением. Эпитемные гидатоды (рис.6) в большинстве случаев активны благодаря функционированию в качестве водной железы клеток эпитемы, расположенных между окончаниями трахеид и водным устьищем.

Результатом одностороннего тока воды является «плач» растений – выделение пасоки. И «плач», и гуттация – есть результат одностороннего тока воды через корневые системы. Силу, вызывающую односторонний ток воды называют корневым давлением. Два основных процесса обеспечивают перемещение больших количеств веществ в растении (рис.7): транспирационный ток, т.е. транспорт воды и растворенных в ней питательных веществ от корня к побегам, и ток ассимилятов, т.е. передвижение выработанных при фотосинтезе веществ из листьев к частям растения, расположенным ниже (ось побега, корень) и выше верхушки побегов, плоды). Для этих процессов передвижения веществ на большие расстояния имеются специальные проводящие ткани: сосуды и трахеиды в ксилеме для транспирационного тока и ситовидные трубки во флоэме для тока ассимилятов(рис.7).

Ближний же транспорт ( на короткие расстояния) к проводящим тканям и от них осуществляется через клетки неспециализированных тканей. Последние состоят из трех отграниченных друг от друга систем: симпластов-соединений при помощи плазмодесм протоплазмы всех клеток, апопластов, т.е. взаимосвязанной системы всех клеточных стенок и межклетников, и дискретной (прерывистой) системы вакуолей. Все три системы могут служить для ближнего транспорта: симпласт-для бинеральных и органических веществ, апопласт-только для воды и неорганических ионов, система вакуолей – исключительно.

### **Влияние внешних условий на поступление воды в растение.**

Поступление воды в корневую систему зависит от температуры окружающей среды. С понижением температуры скорость поступления воды резко падает. Особенно в осенний период, когда испарение идет интенсивно, а поступление воды задерживается из-за пониженной температуры, в результате растения погибают от обезвоживания.

Причины, по которым понижение температуры вызывает уменьшение поступления воды, это: 1) повышается вязкость воды и как следствие снижается ее подвижность; 2) уменьшается проницаемость протоплазмы для воды; 3) уменьшается скорость всех метаболических процессов.

Избыток  $\text{CO}_2$ , снижение аэрации, недостаток  $\text{O}_2$ , дыхательные яды уменьшают поступление воды.

Большое значение имеет содержание воды в почве, избыточная концентрация почвенных растворов ингибирует поступление воды в растение.

Вопросы и задания для проверки.

1. Строение корня.
2. Что такое водный потенциал?
3. Значение осмотического давления в поглощении воды

Тема № 8.

### **Понятие о транспирации.**

Транспирация- это осложненный физиолого-анатомическими особенностями процесс испарения воды растительным организмом. Транспирацию называют верхним концевым двигателем, позволяющий подниматься воде вверх по растению.

Роль траспирации заключается в том, что: во- первых, она спасает растение от перегрева, который разрушая хлоропласты, резко снижает фотосинтез; во-вторых, транспирация обеспечивает ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое; в- третьих, с транспирационным током передвигаются растворимые минеральные и частично органические питательные вещества; в-четвертых, она способствует распределению воды по органам и, таким образом, обеспечивает растение водой.(рис.7)

Транспирация осуществляется в основном через листья.

Различают устьичную и кутикулярную транспирацию.

Устьица составляют 1-2% площади листа, расположены в эпидермисе листа и в зеленой части одногодичного стебля. Несмотря на это, транспирация листа достигает 50-70% испорения, равной по величине водной поверхности. Объяснение этому даёт так называемый краевой эффект (рис.8).

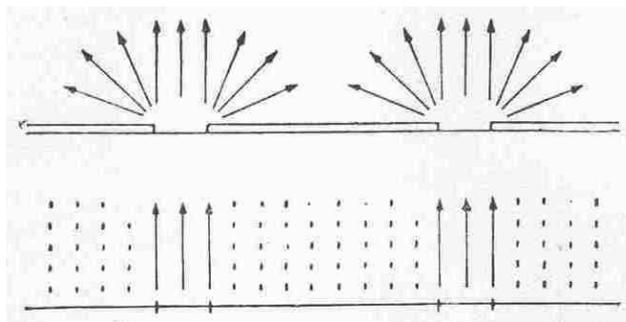


Рис. 8 Схема, объясняющая краевой эффект: маленькое отверстие (вверху), например устьичная щель, имеет большее диффузионное поле, чем равная площадь открытой поверхности.

Испарение через отверстия происходит по тому же принципу, что и выход газа через сопла: скорость этих процессов пропорционально не площади поперечного сечения, а диаметру отверстия.

Кутикулярная транспирация составляет примерно 10% от общей потери листа. Кутикула покрывает эпидермис листа. Транспирация, как испарение – диффузионный процесс, осуществляемый благодаря кинетической энергии молекул воды и определяемый градиентом потенциала воды в системе растение/ воздух.

Установлены единицы, характеризующие транспирацию; это: интенсивность транспирации, транспирационный коэффициент, продуктивность транспирации, относительная транспирация и экономность транспирации.

Наиболее распространены: интенсивность транспирации, транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации, которые часто используются для характеристики этого процесса.

Интенсивность транспирации - это количество воды испаряемой растением (в мг) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в  $\text{дм}^2$ ).

Этот показатель определяет какое количество воды испаряется с площади в один квадратный дециметр или в один квадратный метр за 1 час.

Установлено, что в дневные часы интенсивность транспирации в 15-20 раз больше по сравнению с ночным временем.

Транспирационный коэффициент характеризует количество воды (в г), испаряемой растением при накоплении 1 г сухого вещества. Для различных видов растений, произрастающих в одних и тех же условиях этот показатель колеблется в пределах от 300 до 1500. Например, для хлопчатника он составляет от 500 до 1300. На основании транспирационного коэффициента рассчитывают норму полива растения.

Продуктивность транспирации - это величина, обратная транспирационному коэффициенту и характеризует количество сухого вещества (в г) накопленного растением за период испарения 1 кг воды. На основании этого показателя можно определить какое количество поглощенной воды испаряется растением.

### **Влияние внешних условий на процесс транспирации.**

Процесс транспирации в основном регулируется устьичным аппаратом, который активно реагирует на условия среды.

Существует представление о гидропассивной и гидроактивной реакции устьиц.

При гидропассивной реакции, устьица закрываются под влиянием излишней влаги.

Закрывание устьичных щелей вызвано тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. Такое явление наблюдается после сильных дождей или обильных поливов.

Гидроактивная реакция открывания и закрывания устьиц вызывается изменением содержания воды в замыкающих клетках устьиц. Такое явление

наблюдается в растениях с усиленной транспирацией и малым поглощением корневой системы.

Установлена фотоактивная реакция устьиц: открывание на свету и закрывание в темноте.

Эта реакция имеет большое значение для процесса фотосинтеза, так как способствует большей диффузии  $\text{CO}_2$  к хлоропластам.

Показано, что уменьшение содержания калия приводит к закрытию устьичных щелей.

### **Передвижение воды по растению.**

Передвижение воды по растению происходит благодаря градиенту свободной энергии, которое возникает под влиянием транспирации и силе корневого давления. Вода передвигается из корня вверх по растению по ксилеме, а органические вещества из листьев вниз - по флоэме.

Из сосудов стебля вода попадает в сосуды листа через черешок или листовые влагалища в лист. В листовой пластинке вода движется по водопроводящим сосудам, которые подводят воду практически к каждой клетке.

При транспирации нарушается равновесие насыщенности водой между клетками, внутри клеток и возникает сосущая сила, которая вместе с силой сцепления способна поднять воду на высоту 10м и выше. Скорость передвижения воды наибольшая в дневное часы и зависит также от вида, фазы развития растений.

Вопросы и задания для проверки:

1. Какова биологическая роль транспирации?

2. Назовите единицы, характеризующие транспирацию, и каково их практическое значение.
3. Как регулируется процесс транспирации?

#### Тема № 9.

### **Значение земных растений для биосферы.**

Фотосинтез – основной источник образования органических соединений, единственный источник свободного кислорода на земле, трансформатор световой энергии Солнца.

За миллиарды лет, с того времени, когда они появились на Земле, зеленые растения, заселившие воды и сушу, внесли в состояние нашей планеты коренные изменения.

В ранние периоды распространения фотосинтезирующих растений в балансе органических веществ преобладали процессы новообразования. В результате этого атмосфера постоянно обдвнялась углекислотой и обогащалась свободным, кислородом. На поверхности Земли всё в большей и большей степени увеличивалось количество органических веществ, которые в течение длительного времени превращались в каменный уголь, нефть, горючие газы, торф, почвенный гумус, ил и т. д. По мере накопления массы органических веществ на Земле стали усиленно развиваться гетеротрофные организмы, питающиеся только готовыми органическими веществами.

Человек появился на Земле в числе наиболее поздних представителей гетеротрофных организмов. целиком зависит от фотосинтеза растений: он получает пищу только от растений непосредственно, либо через посредство животных ( в виде мяса, яиц, молока) Прогресс в развитии человека осуществился только в результате грандиозного по масштабам вмешательства человека в фотосинтетическую деятельность растений земного шара.

Водные и наземные растения естественной флоры ежегодно образуют около 110 млрд. т. органических веществ. Но они мало продуктивны как источник пищи, и человек для питания использует в год всего около 80 млрд.т. Человек нашел, улучшая, размножая и возделывает специальные пищевые и кормовые растения на площади около 2,5 млрд. га ( около 17% поверхности материков, не считая Антарктиды). Общая продукция биомассы этих растений составляет примерно 10 млрд. т. Но человек получает из них в виде растительной или животной пищи около 500 млрд. т., т.е. удовлетворяет около 80% своих потребностей.

Если бы человек не произвел столь грандиозного по масштабам вмешательства в фотосинтетическую деятельность растений, не изменил состава и качество растительности, а питался бы только за счет продукции дикорастущей флоры, то он не мог достигнуть современного прогресса и уровень его развития не превышал бы уровня каменного века. Однако, несмотря на грандиозную по размерам работу человека в этом направлении, она не удовлетворяет в настоящее время всех потребностей: половина населения земного шара не имеет полноценного питания, а одна треть – голодает.

Отсюда ясно. что человек должен повышать продуктивность растений путем реорганизации растительного мира и наилучшего управления фотосинтетической деятельностью растений на более высоком уровне знаний природы процесса фотосинтеза.

### **Фотосинтез как основной процесс питания зеленых растений**

Зеленые растения по типу питания относятся к автотравным организмам, т.е. сами создают в процессе фотосинтеза необходимые для жизни органические вещества из полностью минерализованных соединений углерода, азота, серы и других элементов. Это их характернейшая и важнейшая особенность.

В процессе фотосинтеза растения усваивают из внешней среды весь углерод, составляющий примерно 42-45% веса их сухой массы, и создают все органические вещества, составляющие 90-95% сухого веса урожая. В процессе фотосинтеза растения усваивают из потоков солнечной радиации и запасают во вновь образуемых органических веществах всю энергию, которая в дальнейшем является движущей силой всех жизненных процессов не только у зеленых растений, но вообще у всех представителей живого мира (за исключением небольшой группы автотрофов хемосинтетиков).

Ведущее значение фотосинтеза в ходе формирования урожаев можно иллюстрировать и следующими данными. В период наиболее интенсивного роста суточные приросты общей массы на гектар посевов составляют в среднем 90-150 кг, а в лучших случаях достигают 300 и даже 500 кг. При этом в течение суток через корни растения усваивают в виде ионов примерно 1-2 кг азота, 0,25-0,5 кг фосфора, 2-4 кг калия и 2-4 кг других элементов в сумме 5-10,5 кг минеральных веществ. В то же время растения усваивают в течение дня из воздуха через листья 150-300 и 1000 кг углекислого газа, т.е. количество, которое соответствует содержанию CO<sub>2</sub> над гектаром в слое воздуха высотой 30-200 м. При таком колоссальном годовом потреблении углерода весь CO<sub>2</sub> воздуха должен быть израсходован в течение немногих лет. Однако содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере непрерывно пополняется за счет растворенных в воде карбонатов и бикарбонатов. Кроме того углекислый газ выделяется из почвы в росте различных микробиологических процессов, связанных с окислением органических веществ (до 25-30 кг на 1 га в сутки).

Не менее ярко ведущая роль фотосинтеза в создании урожаев выявляется при оценке их конечных результатов.

Так, например, среднему урожаю корней сахарной свеклы в 250-300 ц/га соответствует общий урожай сухой массы растений примерно в 80-100 ц, т.е. 8-10 т.

При создании такого урожая растения за время вегетационного периода должны усвоить около 100-150 кг азота, 25-30 кг фосфора, 110-160 кг

калия и около 4200 кг углерода. Последнее достигается тем, что в процессе фотосинтеза растения за время вегетационного периода усваивают около 20г углекислого газа ( что соответствует содержанию CO<sub>2</sub> в слое воздуха высотой в 4 км. над гектаром). В урожае аккумулируется в растение фотосинтеза около 40 млн.ккал. энергии.

Однако решающая роль фотосинтеза в формировании урожаев не умаляет значение и других видов питания растений: азотного, фосфорного, калийного и др.

Растение- целостный организм, и осуществление одной функции его питание ни в какой степени не заменяет и не исключает другой.

Но в большинстве случаев именно условия минерального корневого питания или водоснабжения оказываются в минимуме; их изменение путём обработки почва, поливов, внесения удобрений является наиболее эффективным и доступным средством воздействия на формирование урожаев ( следовательно, на их размеры и качество).

Однако эффект всех остальных видов питания ценен и возможен только в той мере в какой они поддерживают основную функцию растений – фотосинтез и содействуют его осуществлению.

Элементы минерального питания не могли бы использоваться, если бы растения не образовывали в процессе фотосинтеза органических веществ и не запасали бы в них энергию.

Имея все это в виду, можно уточнить представление об основной сущности. цели и задачах земледелия: земледелие представляет систему использования основной функции земельных растений – фотосинтеза.

Все мероприятия системы земледелия направлены на то, чтобы суммарная работа фотосинтетического аппарата растений было наиболее продуктивный.

Значение зелёных растений для биосфере связано ещё и с тем, что жизнь на земле возникла в росте эволюции абиогенно образованных органических веществ. Путём длительного и односторонне направленного

процесса постепенно усложнения из органических веществ формировались коллоидальная структура (коацервата), находившаяся в постоянном взаимодействии с окружающей внешней средой; из них возникли первичные эливые существа. Эти организмы были гетеротрофами и нуждались в готовых органических соединениях для построения своего тела. Из-за земной поверхности в этот период основным источником энергии для этих организмов являлись окислительные – восстановительные реакции – реакции переноса водорода (электрона).

Позднее, в процессе отбора и приспособления к новым условиям жизни, возникли автотрофные организмы, для которых углекислота является единственным источником углерода (они не нуждаются в готовых органических веществах и могут жить на минеральной среде).

Появление фототрофных организмов, благодаря которым на земле возникла возможность использовать дополнительный источник энергии, явилось переломным моментом в развитии жизни на Земле.

Способность фототрофных организмов использовать в своем обмене солнечную энергию неразрывно связана с появлением у них пигментной системы. Роль пигментов могли бы выполнять у первичных организмов **норфирин**, которые являются одним из наиболее древних компонентов живой материи. Это подтверждается широким распространением этих веществ в живой природе.

В основе строения хлорофилла лежат норфирин. Железопорфирины являются простатическими группами разнообразных ферментов и найдены почти во всех организмах.

Эволюция организмов при переходе от бактериального фотосинтеза к фотосинтезу высших растений шла по пути изменения и совершенствования ферментативных, темповых реакций, а не фотохимического процесса.

В наш век, век интенсивного развития сельского хозяйства, чрезмерно распахиваются земли, разрушаются естественные ландшафты, что приводит к сложной экологической ситуации. Разработки полезных ископаемых,

строитель –заводов с вредным производством приводят к сокращению зеленых насаждений. Бездумная вырубка лесов, пожары по вине человека стремительно приводят к сокращению лесных площадей. В этих условиях особую актуальность приобретает разработка единой комплексной программы воспроизводства лесных ресурсов.

Зелёные растения нашей планеты Земля, обладающий способностью к фотосинтезу, а следовательно являющиеся источником свободного кислорода и трансформатором световой энергии являются результатом длительной эволюции жизни на нашей планете.

Первые организмы, использующие в своем обмене энергию света должны были быть просто организованные анаэробные организмы. Это микроорганизмы, которые использовали в качестве источника энергии неорганические вещества как сероводород, молекулярный водород и другие. Это такие микроорганизмы как пурпурные серобактерии, зелёные серобактерии. Это организм восстанавливают угольную кислоту на свету, но не выделяется  $O_2$ . Такой процесс получил название **бактериального фотосинтеза; или фоторедукция.**

То есть фотосинтезирующие организмы прошли огромный путь, тысячи лет. чтобы создать такие прекрасные зелёные растения с абсолютно совершенным фотосинтезирующие аппаратом.

В настоящее время очень актуальны пути гармонизации отношений человека с природой. В народе говорят: чтобы оставить о себе добрую память на земле, человек должен посадить хотя бы одно дерево. И многие следуют этому правилу.

Вопросы и задания для проверки.

- 1) Что является источником кислорода на Земле?
- 2) Что такое биосфера?
- 3) Значение зеленых растений для энергоресурсов нашей планеты.
- 4) Роль человеческого фактора в охране земных растений.

## Тема № 10

### **Физиологическое значение хлоропластов и фикобиллинов.**

Физиологической особенностью хлоропластов является способность их к движению. Скорость движения хлоропластов в клетке равна 0,12 мкм/с. В клетке хлоропласты меняют свою положение в зависимости от направления и интенсивности света. Хлоропласты всегда располагаются в клетке таким образом, чтобы уловить оптимальное количество света.

Если освещенность небольшая, то они располагаются перпендикулярно к лучам света, а если очень высокая освещенность, то поворачиваются ребром к свету. Освещенность влияет также и на форму хлоропластов: при высокой освещенности хлоропласты принимают округлую форму.

Хлоропласты расположены вдоль клеточной оболочки и вокруг ядра, но очень часто меняют свое местоположение независимо от цитоплазмы.

Обычно движение продолжается до тех пор, пока на клетки воздействует индуцирующий свет. Световое раздражение, индуцирующее движение хлоропластов, воспринимается в первую очередь в периферической протоплазме. В качестве фоторецепторов на слабый свет участвует флавоон, а на сильный флавопротеид. Есть данные о том, что в качестве фоторецепторов может быть и хлорофилл.

Энергию на движение, вызванное слабым освещением, поставляют окислительное фосфорилирование, а сильным освещением - фотосинтез.

Движение хлоропластов может стимулироваться и химическими факторами:  $\text{CO}_2$ , глюкозой, фруктозой, органическими кислотами, сульфатом, аспарагином и пр.

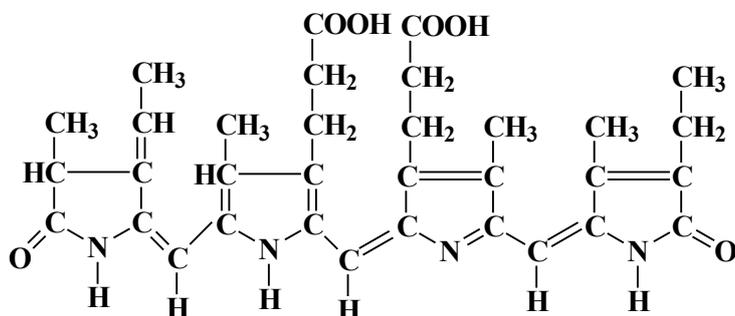
Движение хлоропластов направлено на создание оптимальных условий для процесса фотосинтеза, включающего фотолиз воды, выделение молекулы кислорода, образование соединений, богатых энергией (АТФ) и образование из неорганических элементов органических соединений.

Основной пигмент хлоропластов - хлорофилл, зеленого цвета который поглощает красный и сине-фиолетовые лучи.

Обнаружены другие пигменты, которые поглощают лучи в зеленой и желтой части солнечного спектра.

Известно два вида фикобиллинов: синие фикоцианины и красные фикоэритрины, которые по своей структуре близки к хлорофиллу. Они состоят из четырех пиррольных колец, но расположенных однако последовательно:

Фикобилины образуют с белком комплекс, который называется фикобиллинпротеидом.



Фикоцианобилин

Фикоцианины обнаружены в сине-зеленых водорослях, а фикоэритрин - в красных.

Сине-зеленые водоросли в обычных условиях способны производить обычный фотосинтез с выделением кислорода по следующей реакции:



Установлено, что фикобиллины поглощают энергию света и относительно без потерь передают ее хлорофиллу.

Наличие фикобиллинов у сине-зеленых водорослей способствует поглощению зеленых лучей и позволяет водорослям в процессе фотосинтеза использовать лучи, которые к ним проникают через толщу морской воды.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Чем вызвано движение хлоропластов и какова его физиологическая сущность?
- 2) Перечислите основные функции хлоропластов.
- 3) Какова роль фикобиллинов в эволюции фотосинтеза живых организмов?

#### Тема № 11

#### **Электронная цепь в процессе фотофосфорилирования.**

Фотосинтез- это процесс биологического преобразования электромагнитной (лучистой) энергии в химическую энергию. При фотосинтезе происходит также процесс превращение неорганического вещества в органическое вещество (образование углеводов) при участии световой энергии.

Реакция фотосинтеза (общее уравнение фотосинтеза)

1.  $12\text{H}_2\text{O} \rightarrow 12[\text{H}_2] + 6\text{O}_2$  (превращение энергии - световая реакция)
2.  $6\text{CO}_2 + 12[\text{H}_2] \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O}$  (превращение веществ-темновая реакция).
3.  $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2 + 686 \text{ ккал/моль}$ .

Две реакции фотосинтеза (1,2) разделены в клетке пространственно и функционально.

“Световая реакция” осуществляется в тилакоидах, а “темновая”- в матриксе хлоропластов.(рис.9)

Хлоропласты являются центрами превращение энергии; в процессы фотосинтеза лучистая энергия (свет) преобразуется в химическую энергию ассимилянтов ( преимущественно углеводов). Хлоропласты содержат две мембраны (рис.9). Внутренняя структура хлоропласта образована системой уплощенных двойных мембран-тилакоидов, которые аналогично крестом происходят от внутренней мембраны. Превращение энергии (начиная с поглощения света хлорофиллом) осуществляется в мембранах ( тилакоидах), тогда как биохимические реакции синтеза веществ (образование углеводов) происходит в межтилакоидном пространстве, содержащем свободный от хлорофилла матрикс. Тилакоидная мембрана включает функциональные комплексы – квантосомы, в которых локализуется весь механизм преобразования энергии.

Начинается поглощение квантов света хлорофиллом: в результате образуется НАДФ. Н + Н<sup>+</sup> и энергия в форме АТФ. Процесс преобразования энергии квантов света в АТФ получил название фотосинтетического фосфорилирования (Арнон 1954). Различают два основных типа фотосинтетического фосфорилирования: нециклическое и циклическое.

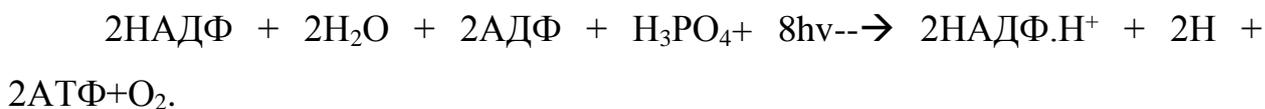
При циклическом фотофосфорилировании поток электронов от хлорофилла возвращается обратно. Эта реакция происходит в анаэробных условиях, т.е. не происходит поглощения и выделение кислорода.



При нециклическом потоке происходит фотоокисление (разложение) воды и передача электрона от воды к НАДФ через электронно-транспортную цепь.

Разложение воды ( фотолиз- осуществляется путём отнятия электрона от молекулы воды. В общем виде эти процессы изображены на (рис. 10)

Продуктами процесса нециклического фотосфорилирования является восстановленный НАДФ. Н<sub>2</sub> и АТФ, которые в дальнейшем используются в темновой фазе. Одновременно выделяется кислород.



Электронная цепь представляет собой совокупность молекул пигментов совместно с белками–переносчиками: флавиномононуклеотид (ФМН), феназинметасульфид (ФМС), Кз, витамины и др. Такую систему называют фотосистемой.

Установлено, что фотосистема 1 у высших растений включает 200 молекул хлорофилла «а», 50 молекул каротиноидов и 1 молекулу хлорофилла (хлорофилл-ловушка) с длиной волны 700 нм (П<sub>700</sub>).

Фотосистема 2 включает 200 молекул хлорофилла «а», 200 молекул хлорофилла «б» и 1 молекулу хлорофилла с длиной волны 680 нм (П<sub>680</sub>).

При нециклическом фотофосфорилировании принимает участие две фотосистемы, которые являются как бы «светообразующей линзой», которая передает поглощенную энергию фотохимическому центру.

### **Поглощение света и возбуждение хлорофилла.**

Поглощение фотона хлорофиллом сопровождается переходом в более богатое энергией, короткоживущее возбужденное состояние, связанное с переходом электрона (хлорофилл свет-» хлорофилл\*).

При возвращении в основное состояние поглощенная энергия электронов выделяется различными путями:

- 1) потеря в виде тепла;
- 2) потеря в виде излучения (флуоресценция, фосфоресценция);
- 3) фотохимическая работа;
- 4) возбуждение соседних молекул.

Энергия квантов улавливается молекулами хлорофилла - ловушками (их 200-250).

$P_{700}$  передает электрон цитохром f далее  $P_{700} + \text{цитf} \cdot \text{F}^{2+} \rightarrow P_{700} + \text{цитf} \cdot \text{Fe}^{3+}$

Цитохромы содержат железопорфириновые простетические группы. Атом железа, меняя свою валентность ( $\text{Fe}^{3+} + e \leftrightarrow \text{Fe}^{2+}$ ), участвует в процессе переноса.

Кроме цитохромов в процессе переноса электронов участвуют металлопротеиды, хиноны, флавопротеиды и теридиннуклеотиды (НАДФ).  
 $\text{НАДФ}^{++} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{НАДФ} \cdot \text{H}_2 + 1/2\text{O}_2$ .

Темновая реакция фотосинтеза.

При темновой реакции происходит образование углеводов и воды.

В хлоропластах образуются не только углеводы, но и липиды, белки, нуклеиновые кислоты.

Ниже представлена схема взаимосвязи световой и темновой реакции при фотосинтезе.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Назовите реакции фотосинтеза.
- 2) Чем отличается циклическое фотофосфорилирование от нециклического?
- 3) Какие пигменты принимают участие в процессе фотосинтеза.

## Тема № 12.

### Регуляция процесса фотосинтеза.

Цель изучения природы и механизма фотосинтеза - воспроизведение и использование его принципов и реакций в искусственных промышленных системах и, что самое главное, разработка путей и способов повышения фотосинтетической продуктивности растений.

Искусственный фотосинтез не обеспечит человека той разнообразной и полноценной пищей, которую человек получает от растений и животных. Однако можно получить за счет искусственного фотосинтеза индивидуального вещества как пищевые, так и другого назначения, например, аминокислоты, белки, компоненты жиров, физиологически активные вещества, целый ряд технических полимеров и т. д.

В результате подбора оптически активных веществ и разнообразных катализаторов в искусственных условиях можно будет проводить любые химические реакции и синтезы любых веществ за счет энергии солнечной радиации.

Другая замечательная особенность фотосинтеза, которую можно воспроизводить в искусственных системах – это запасание энергии.

При этом коэффициенты полезного действия фотосинтеза (соотношения между поглощаемой и запасаемой энергией) очень велики и могут достигать 30%. Одно из условий высокой эффективности заключается в том, что световая энергия поглощается квантами и избирательно направляется на превращение ограниченного числа определенных веществ, вовлекаемых в фотосинтез, без побочных затрат на вещества всей реакционной среды, как это бывает в химических синтезах.

Однако наиболее важным последствием изучения фотосинтеза будет возможность управлять фотосинтезом растений, который является единственным первоисточником пищи человека.

### **Урожай как результат деятельности фотосинтетического аппарата растений.**

Выяснению связей между деятельностью фотосинтетического аппарата растений и урожаями посвящено много работ. Среди многих связей наиболее важной являются отношения величины  $\text{CO}_2$  и суточных привесов биомассы у растений, которая может быть самой разнообразной. Это отношение называется коэффициентом эффективности фотосинтеза (Кэф). Физический смысл коэффициента заключается в том, что он показывает, какое

количество сухой биомассы образуется растением в течение суток при усвоении в течении дня 1 кг CO<sub>2</sub>.

Обычно все агротехнические мероприятия, включая применение удобрений, поливы и т. д., должны быть направлены на поддержание оптимального значения коэффициента эффективности фотосинтеза.

Повышение эффективности зависит от многих факторов внешней среды, в том числе от минерального питания, водного режима, условия снабжения CO<sub>2</sub> и т. д.

Необходимо также создание высокопродуктивных сортов по признаку повышенной фотосинтетической активности. Одним из путей повышения коэффициента полезного действия фотосинтеза является создание полноценных посевов, способных использовать энергию солнца на фотосинтез. А полноценные посевы способны поглощать 70-80% подающей на них солнечной радиации. Это могут быть или посев одного растения, или несколько последовательных посевов в течение вегетационного периода, или специальные уплотненные посевы.

Повышение фотосинтетической продуктивности растений возможно:

А) за счет роста площади листьев в посевах: возрастание площади листьев до 30-40 тыс. м<sup>2</sup>/га значительно увеличивает поглощение солнечной радиации;

Б) при оптимальной длине вегетационного периода, которая составляет у хлопчатника, риса, сахарной свеклы и позднеспелых сортов кукурузы до 120-180 дней, а у яровой пшеницы 75-80 дней;

В) при оптимальной густоте посевов и посадок;

Г) при высокой специализации культур и сортов с максимальной приспособленностью циклов их развития к циклам климатических зон.

Повышению коэффициентов использования солнечной энергии могут служить также приемы, как комбинированные уплотненные посевы разных растений, пожнивные и послеуборочные посевы для получения в течение года повторных урожаев.

Последнее особенно важно в зонах с длинным вегетационным периодом и достаточным обеспечением влаги.

В зонах с коротким вегетационным периодом важное значение может иметь использование культур для наиболее ранних посевов.

Важно сочетать увеличение площади листьев в посевах с увеличением интенсивности и чистой продуктивности фотосинтеза и хозяйственной их эффективности (высокое значение  $K_{хоз}$ .)

Усвоение растениями элементов минерального питания тесно связано с фотосинтезом: оно идет интенсивно только при его наличии.

По мере снижения освещенности ухудшается процесс фотосинтеза и тогда даже хорошие дозы удобрений не дают положительного эффекта.

Кроме того, по отношению к освещенности растения делятся на светолюбивые и теневыносливые. Следовательно, в структуре посевов должен учитываться этот признак.

Структура посевов создается для каждой культуры отдельно в зависимости от морфологической структуры растения.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Каковы перспективы использования принципов и механизмов фотосинтеза?
- 2) Как внешние условия влияют на фотосинтез и как их можно использовать в сельскохозяйственной практике?

### Тема № 13.

#### **Значение дыхания в жизнедеятельности растений.**

Дыхание представляет собой сложную систему окислительно-восстановительных процессов, сущность которых заключается в преобразовании химической природы органических веществ и использовании содержащихся в них энергии.

Зеленое растение может не только поглощать углекислый газ, выделяя кислород, но и наоборот, выделять углекислый газ, поглощая при этом кислород.

Этот процесс определяется деятельностью ферментов - т. н. катализаторов химической реакции и разбивается на ряд последовательных этапов, каждый из которых катализируется соответствующими ферментами. (рис.11).

На рис. 11 на примере фосфофруктокиназы (фруктоза – 6 – фосфат + АТФ → фруктоза – 1,6 – дифосфат + АДФ) показано многообразие регуляторных воздействий, которым может подвергнуться отдельный фермент. АТФ тормозит фосфофруктокиназу, только будучи в большой концентрации, в то время как в малой он является субстратом этого фермента.

В клетках, способных к дыханию и брожению (дрожжи, растение, животные). сильно уменьшается скорость превращение глюкозы в присутствии кислороде воздуха ( эффект Пастера). При этом уменьшается выделение  $CO_2$ , повышается содержания гексозофосфатов. Причина указанных явлений кроется во внезапном повышении содержания АТФ и соответственном снижении концентрации АДФ и Фн, связанном с включением процесса дыхания при поступлении кислорода. Указанные сдвиги концентраций вызывают подавление гликолиза путём метоболитной ферментной регуляции (рис. 11).

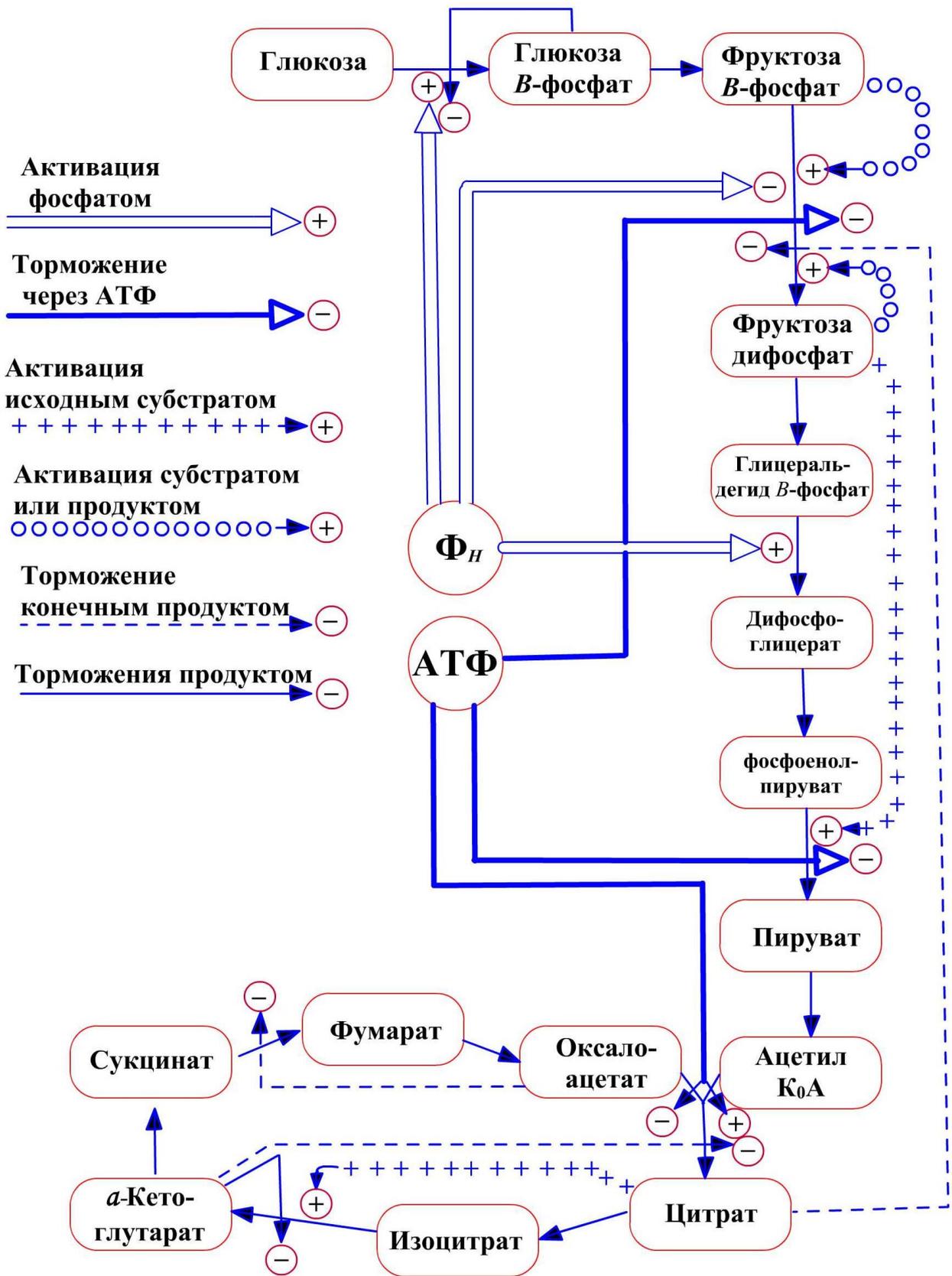


Рис.11 Ферментативная регуляция системы гликолиз- лимоннокислый цикл.

В растениях основными веществами, которые подвергаются окислительному распаду (т.е. субстраты дыхания) это углеводы (глюкоза, фруктоза)

Это не означает, что такие вещества как белки и жиры, не могут быть использованы в процессе дыхания. Однако, эти вещества используются в качестве субстрата значительно меньше, чем углеводы.

Дыхание происходит по следующему уравнению:



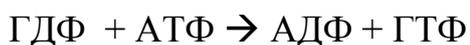
Одновременно с процессами окисления органических соединений происходит выделение энергии, которая используется растениями для биосинтеза белков, жиров, ди- и полисахаридов, а также для поддержания структуры протопласта, процессов деления, поступления и передвижения минеральных веществ и многих других процессов.

Однако не все биосинтетические процессы для своего осуществления требуют именно энергии АТФ.

Свободные рибонуклеиновые кислоты также могут быть источником энергии для ряда реакций. Так, в синтезе белка используется энергия как АТФ, так и УТФ (уридинтрифосфат) используется при синтезе ди- и полисахаридов; ЦТФ (цитозинтрифосфат) играет важную роль в липоидном обмене (в частности, в синтезе фосфолипидов).

Однако АТФ считается единственной формой фиксирования энергии.

Перезарядка нуклеозида происходит только при помощи АТФ по следующей схеме:



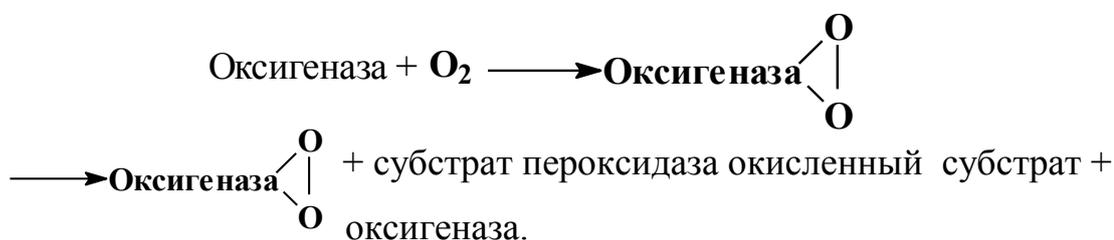
В 18 веке французский ученый Лавуазье впервые изучил окислительные реакции, происходящие в живых организмах.

Он на основе простых экспериментов показал сходство процессов дыхания и горения.

Также как в процессе дыхания при горении происходит поглощение кислорода воздуха и выделение углекислого газа.

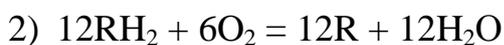
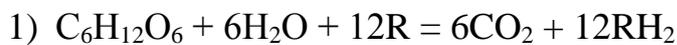
На основе опытов Лавуазье пришел к выводу, что дыхание является процессом медленного горения. Главное отличие этих процессов не только в их скорости, но и в том, что дыхание происходит при низкой температуре благодаря участию окислительно-восстановительных ферментов.

**Перекисная теория Баха.** Согласно теории Баха окислительным процессом, происходящим при дыхании предшествует активация кислорода воздуха специфическими ферментами оксидазами. Он считал, что процесс активации кислорода состоит в том, что происходит образование пероксидных соединений: органических перекисей и перекиси водорода. Органические перекиси образуются при окислении полифенолов и принимают затем непосредственно участие в окислении того или иного органического соединения. В том случае, когда ферменты передают отнятый от окисляемого субстрата водород непосредственно кислороду воздуха, образуется перекись водорода. Она может быть далее использована как источник активного кислорода для окисления различных органических соединений под действием пероксидазы. Ниже приводится схема биологического окисления при участии оксигеназы и пероксидазы



Однако перекисная теория А.Н. Баха объясняет только механизм аэробного окисления.

Она не объясняет механизм анаэробного дыхания, который был позднее открыт В.П. Палладиным. Согласно теории В.И. Палладина в растениях широко распространены дыхательные ферменты, так называемые хромогены. Механизм процесса представлен следующим образом:



Как видно первая реакция осуществляется в анаэробных условиях, без кислорода воздуха. В этой реакции при участии ферментов дегидрогеназ атом водорода передается хромогенам. Во второй реакции при участии молекулярного кислорода и дыхательных ферментов происходит окисление хромогенов, которые снова становятся акцепторами водорода.

В созданной им теории дыхания растений Палладин отводил воде большую роль, указывая, что кислород воды участвует в окислении органического вещества в процессе дыхания.

Таким образом, в настоящее время существует две теории биологического окисления: теория активизации водорода Палладина и теория активизации кислорода Баха, которые в последствие были развиты в работах О. Варбурга, Д.М. Михлина, Х. Виланда и многих других.

Вещества, которые принимают участие в окислительно-восстановительных процессах, обладают способностью отдавать и присоединять электроны. Легкость, с которой электроны отдаются или присоединяются зависит от окислительно-восстановительной способности этих веществ т.е. их окислительно-восстановительного потенциала. Самым низким потенциалом обладает водород, самым высоким – кислород. Остальные по величине своего потенциала занимают промежуточное положение.

В настоящее время известно, что кислород, поглощаемый при дыхания, используется в основном на окисление углерода. При полном окислении одной молекулы гексозы поглощается 6 молекул кислорода и выделяется 6 молекул углекислого газа; это выражается величиной  $\text{CO}_2/\text{O}_6$  и

называется дыхательным коэффициентом Д.К. Оптимальная величина ДК равна 1.

Величина дыхательного коэффициента зависит от ряда причин и, в частности, от степени восстановленности или окисленности веществ, используемых в качестве дыхательного субстрата.

Малые величины ДК (меньше 1) свидетельствует о том, что дыхание осуществляется за счет соединений, содержащих меньше кислорода, чем гексоза. Так, при дыхании за счет белков ДК снижается до 0.7-0.8; при окислении одной молекулы жира поглощается 145 молекул  $O_2$  и выделяется 51 молекул  $CO_2$  ДК=0,35.

Напротив, высокое значение ДК имеют место при использовании высокоокисленных соединений, например органических кислот. При окислении яблочной и лимонной кислот ДК =1,33, а при окислении щавелевой кислоты – 4,0.

Значение особенностей дыхательного субстрата для величины ДК наглядно проявляется при прорастании семян, имеющих различный химический состав.

У злаков, запасные вещества которых представлены в основном углеводами, ДК на всем протяжении прорастания близок к 1.

При прорастании семян, богатых жирами (подсолнечник, хлопчатник и др.), наблюдается сложная картина. В первую очередь прорастающие масличные семена используют небольшие количества углеводов, содержащихся в них, и ДК в этот период близок к 1. Через 1-2 дня ДК падает до 0.3-0.4, так как значительная часть поглощаемого семенами кислорода используется в этот период на превращение запасных жиров в углеводов.

После завершения этого процесса ДК возрастает до 0.7-0.8.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Что такое биологическое окисление?

2) Какие существуют теории биологического окисления, в чем их сходство и различие?

3) Как характеризуется окислительно-восстановительный потенциал процесса дыхания у растений?

4) Что такое дыхательный коэффициент, его физиологическое и практическое значение?

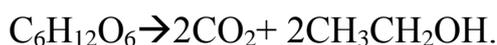
Тема №14.

### Дополнительные пути дыхания

Процесс дыхания, или процесс биологического окисления в растениях может протекать как в условиях присутствия кислорода (аэробные условия), так и в отсутствии последнего (анаэробные условия).

Процесс анаэробного дыхания иначе называется гликолизом. Химизм этого процесса подробно был изучен и описан французским ученым Луи Пастером.

Согласно Пастеру анаэробное дыхание может протекать в тканях зеленого растения и в результате выделяется углекислый газ и спирт. Анаэробное дыхание представлено следующей реакцией:



Этот процесс изучался многими учеными, в том числе В.И. Палладиным, С.П. Костычевым, А.Н. Лебедевым и многими другими.

В настоящее время выделены и изучены многие ферменты и промежуточные соединения этого процесса.

Гликолиз, достаточно сложный процесс и протекает через ряд этапов:

1. Активация глюкозы путем фосфорилирования шестого углеродного атома путем взаимодействия с АТФ.

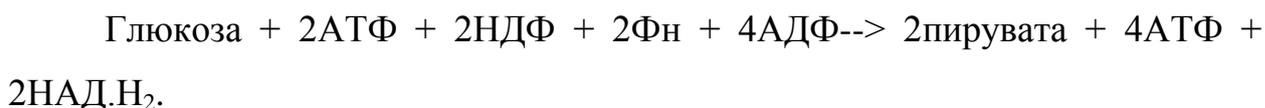


2. глюкоза-6-фосфат  $\rightarrow$  фруктоза-1,6-дифосфат

3. фруктоза-1,6-дифосфат  $\rightarrow$  3-фосфоглицеринальдегид + 3-фосфодиоксиацетон

4. 3фосфоглицеринальдегид -->1,3-дифосфолицириновая кислота.
5. 1,3-дифосфоглицериновая кислота + АДФ --> 3фосфоглицериновая кислота.
6. 3фосфоглицериновая кислота -->2фосфоглицериновая кислота.
7. 2фосфоглицериновая кислота + АДФ -->пировиноградная кислота + АТФ.

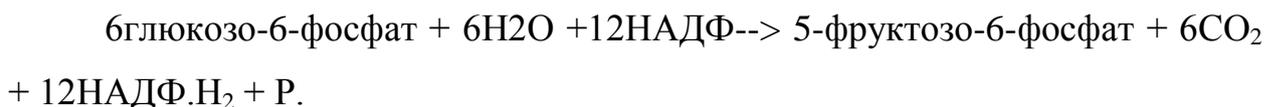
Суммарное уравнение гликолиза:



В результате процесса гликолиза образуется 4АТФ, 2НАД·Н<sub>2</sub>, 2 молекулы пировиноградной кислоты и выделяется 586,6 кДж энергии.

Образовавшийся при окислении глюкозы глюкозо-6-фосфат может подвергаться не гликолитическому распаду, как показано выше, а гексозомонофосфатному или апотомическому окислению и в результате образуется рибулезо-5-фосфат, которой изомереризуется следующим образом: из каждых трех молекул образовавшейся рибулезы две превращаются в ксилозо-5-фосфат и одна в рибозо-5-фосфат.

Общее уравнение можно выразить следующим образом:



Апотомическое окисление было открыто в начале 30-х годов у дрожжей и в тканях животных и такое название этому процессу было дано В.А. Энгельгардом.

Исследования этих процессов у высших растений начались значительно позже. В настоящее время трудно назвать хотя бы одно растение, в тканях которого не удалось бы обнаружить ферменты и промежуточные продукты апотомического окисления. Из числа промежуточных продуктов можно назвать пентозу, поэтому такой вид окисления называют прямым или пентозным шунтом. Апотомическое окисление в организме является единственным поставщиком этого

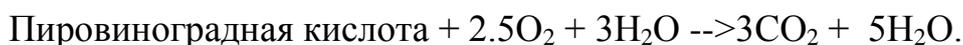
соединения. Пентоза служит обязательной составной частью таких важнейших биологических соединений как нуклеиновые кислоты, входят в состав коферментов дыхания (ди-и трифосфопиридиннуклеотидов, АТФ и коэнзима А), является протетической группой многих флавиновых ферментов.

С другой стороны, пентоза участвует в процессе фотосинтеза. Она является тем соединением которое первично воспринимает  $\text{CO}_2$ .

Согласно Кальвину (1957) схема фотосинтетического цикла представляет собой точное соответствие апотомии, повернутого в обратную сторону.

Единство апотомического распада с фотосинтезом свидетельствует о большой значимости этого окисления.

Окисление пировиноградной кислоты. Аэробное дыхание происходит только в присутствии кислорода. В аэробную фазу дыхания вступает пировиноградная кислота. Общее уравнение процесса:



Указанный процесс состоит из трех стадий:

- 1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты;
- 2) цикл трикарбоновых кислот (цикл кребса);
- 3) электронно-транспортная цепь.

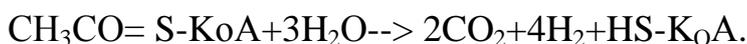
Первая стадия проходит как указано ниже:



Вторая стадия цикл Кребса включает процесс окисления углеводов через циклические реакции, в которых происходят преобразования органических кислот. Сущность реакции состоит в том, что ацетил  $\text{KoA}$  конденсируется с щавелево-уксусной кислотой (ЩУК). В дальнейшем происходит превращение ряда ди- и трикарбоновых органических кислот. В результате ЩУК регенерируется в исходном виде. В процессе цикла

присоединяются 3 молекулы  $H_2O$ , выделяется 2 молекулы  $CO_2$  и четыре пары водорода, которые восстанавливают коферменты (ФАД и НАД).

Суммарная реакция процесса представлена уравнением:



Все сказанное относилось к окислительному распаду углеводов, которые являются основным субстратом дыхания в высших растениях. Однако в процессе дыхания могут превращаться не только углеводы. Для большинства соединений растительной клетки открыты пути их прямого окислительного распада без предварительного превращения в углеводы. Окислительным превращением могут подвергаться жиры, белки и другие соединения растительной клетки.

Окисления жиров. Содержание жира в растениях относительно невелико. Однако в семенах масличных и некоторых бобовых культур накапливаются большие количества жира.

Первичный гидролиз жиров осуществляется ферментом липазой, которое разлагает жиры на глицерин и жирные кислоты.



Образуется глицерин, окисляясь, может превращаться в 3-фосфоглицериновый альдегид и далее в пировиноградную кислоту по схеме гликолиза.

Окислительное превращение аминокислот. Основной путь окисления аминокислот в живом организме это путь их окислительного дезаминирования. Ниже представлена реакция дезаминирования глютаминовой кислоты: глютаминовая кислота + НАД  $\rightarrow$  глютаминовая кислота + НАД $\cdot$ H $\rightarrow$  глютаминовая кислота +  $H_2O \rightarrow$  L-кетоглутаровая кислота +  $NH_3$ .

Образовавшаяся L-кетоглутаровая кислота в дальнейшем подвергаясь окислительному декарбоксилированию дает янтарную кислоту и далее по циклу Кребса.

Все эти примеры свидетельствует о том, что окислительная система растений представляет сложную, разветвленную, но тем не менее единую цепь процессов.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Чем отличаются и что общего процесса аэробного и анаэробного дыхания?
- 2) Каково биологическое значение веществ, образовавшихся в цикле Кребса?
- 3) Через какое соединение связаны окислительные процессы углеводов, жиров и белков?

#### Тема №15.

#### **“Значение корневого питания для теории и практики”**

Во всех работах о механизме поглощения минеральных элементов корнем вычлняют два качественно различных процесса: пассивный и активный. Под первым обычно понимают проникновение веществ в клетку по градиенту концентрации - это диффузия и осмос.(рис.12).

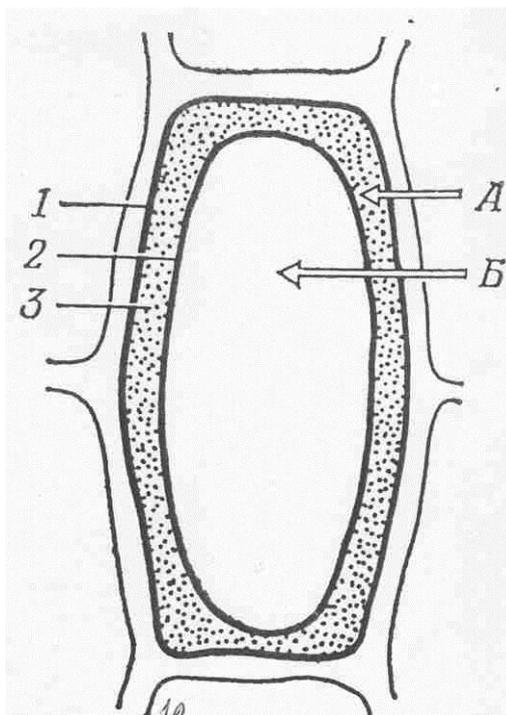


рис. 12 Проникновение веществ в растительную клетку  
А-Проникновение в протоплазму.  
Б-Проникновение в вакуоль.  
1-плазмалемма, 2-тонопласт, 3-протоплазма.

Процесс проникновения вещества включает следующие этапы:

- 1) вход в мембранную систему;
- 2) передвижение в мембранной системы;
- 3) выход из нее.

Существует два пути проникновения веществ в клетку:

- а) более крупные липофильные молекулы диффундируют через липидный слой,
- б) мелкие частицы «фильтруются» через мембранные поры.

Ограничивающим скорость процесса этом является вход веществ в мембрану. Поскольку жирорастворимые вещества поступают особенно легче в липидную фазу мембраны. пропорциональность между жирорастворимостью и скоростью проникновения указывает на диффузию вещества через липидный слой мембраны. Сравнительно большие нерастворимые в липидах молекулы, например, сахароза, проникают через мембраны чрезвычайно плохо.

Через поры вещества проходят также медленнее, чем при свободной диффузии. Вещества, даже молекулы воды задерживаются вследствие различного рода взаимодействий со «стенками пор», а катионы, кроме того, - из за электрического силового поля отрицательно заряженной мембраны ( диссоциация карбоксильных групп мембранных белков и фосфатных групп мембранных липидов. Поступление веществ путём пассивного проникновения может привести к уравниванию концентраций.

В гипертоническом растворе вода осмотические выходит из клетки. Сначала происходит сокращение всей клетки до полного расслабление клеточной стенки

( рис.13Б). Затем, когда деформироваться клеточной стенки и следует за сокращающейся вакуолью, наступает плазмолиз (рис.13 В.Г).

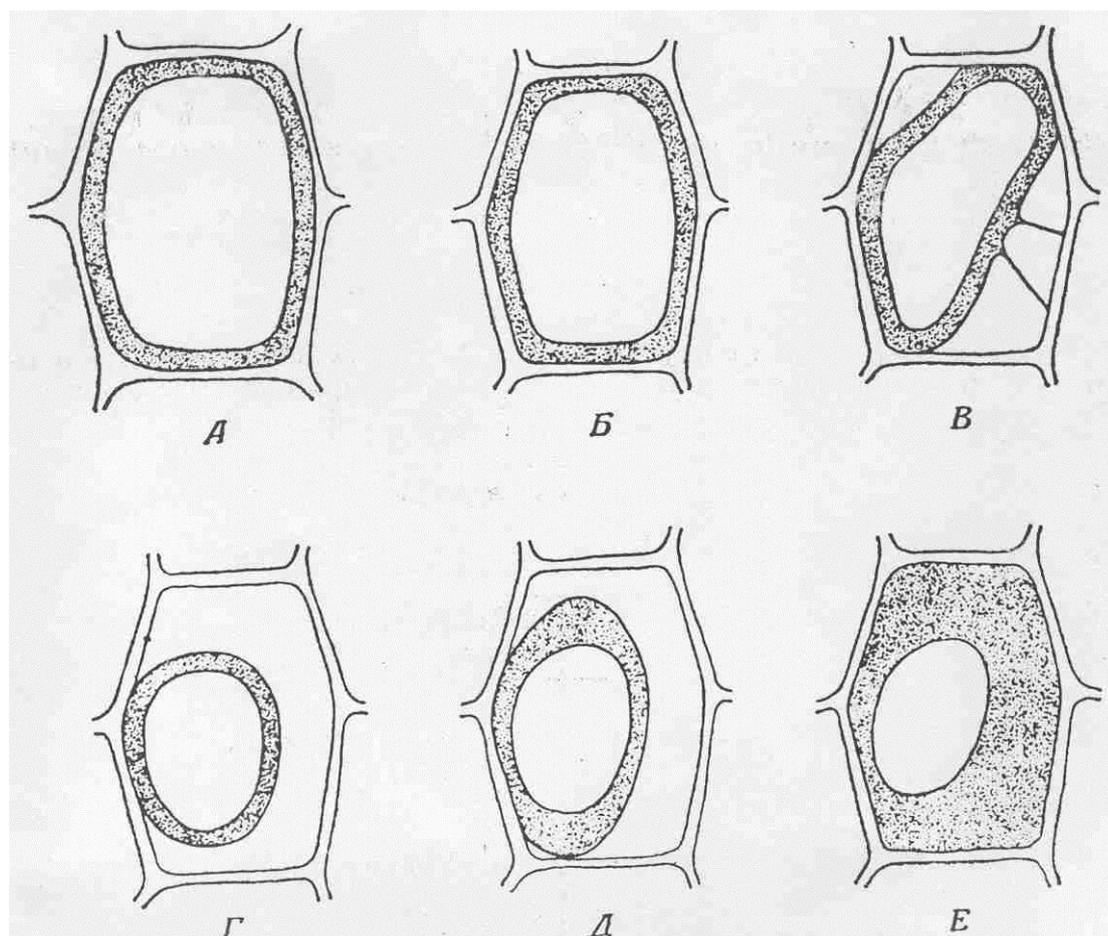


Рис.13 Плазмолиз (схематическое изображение).

А- Клетка до плазмолиза. Б- Начинающееся сокращение объема вследствие отнятия от клетки воды. В-Во время плазмолиза.Г- Плазмолизованная клетки. В- Колпачковый плазмолиз. Е- Тонoplastный плазмолиз.

Гипертонический раствор (плазмолитик) проникает в промежуток между проницаемой стенкой и полупроницаемой плазмолеммой.

Активное поглощение минеральных элементов определяется обменом веществ поглощающих клеток: так называемый метаболический и неметаболический.

Доказательством существования этих двух путей являются многочисленные работы по поглощению веществ при различной температуре. При низкой температуре обмен веществ ткани или корня сильно подавляется, тогда элементы внешней среды проникают

неметаболическим путём. Разница в поглощении веществ при оптимальной для жизнедеятельности органа и низкой температуре даёт представление о значимости метаболического связывания элементов минерального питания. Для этой же цели широко используют данные влияния ингибиторов дыхания, синтеза белка и т.д. на поглотительную деятельность корня. Одним из лучших методов является изучение пасоки, выделяемой срезами растений. В пасоке растений, произрастающих в различных почвенно-климатических условиях изучается, например, содержание органических веществ и минеральных форм азота. Процентное содержание нитратной формы азота от общего количества свидетельствует о наличии неметаболического пути поглощения минеральных элементов корневой системы.

В последнее время больше изучается метаболический путь поглощения. Какие элементы минерального питания необходимы для растения? Это N, P, K. Азот в основном необходим для роста вегетативной массы, фосфор для формирования продуктивных органов. Калий необходим для растений, так как нормализует обмен веществ клетки: активизирует ферменты, стимулирует транспорт сахарозы по флоэме и т.д.

К элементам, необходимым для растения, относятся также Ca, Mg, Fe, S. Это было показано в работах Кнопа, который используя метод водной культуры, показал, что если исключить из питательной смеси какой-либо элемент, то в водных культурах нормальных растений вырастить нельзя. Питательные смеси должны иметь также pH, близкое к нейтральному, а элементы минерального питания должны быть определённой концентрации. Кроме макроэлементов (N, P, K, Ca, Mg, Fe, S) растению нужны микроэлементы: Mn, Cu, Zn, Mo, B и другие.

Физиологическая роль микроэлементов в основном сводится к тому, что они участвуют в ферментативных реакциях. Например марганец активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназа яблочной и лимонной кислоты).

Медь входит в состав ферментов – оксидаз и играет большую роль в процессе фотосинтеза. Цинк входит в состав ферментов – фосфатаз. Играет большую роль в процессе энергообмена при фотосинтезе и дыхании.

Молибден входит в состав фермента нитратредуктазы и поэтому играет большую роль в азотном обмене растений.

Микроэлементы, оказывая влияние на окислительно - восстановительные процессы, участвуют не только в освобождении энергии, но и в образовании органических кислот, необходимых для синтетических процессов. В этом и заключается большое косвенное значение микроэлементов в синтезе различных органических веществ, в том числе и белков.

Знание механизмов действия и физиологической роли макро- и микроэлементов необходимо для обоснованного их применения в сельскохозяйственной практике и создания наиболее эффективных агроприёмов.

Поступление минеральных элементов в растение зависит от ряда факторов:

- 1) соотношения различных катионов в окружающей среде
- 2) общей адсорбирующей поверхности корня
- 3) рабочей адсорбирующей поверхности
- 4) содержания  $O_2$  в почве
- 5) концентрации ионов водорода (рН)
- 6) интенсивности дыхания растений
- 7) доступности удобрений, внесённых в почву
- 8) степени усвояемости минеральных веществ растениями

Рассмотрим значение каждого фактора в отдельности.

- 1) чистые растворы солей ( $NaCl$ ,  $KCl$  и другие) являются ядовитыми для растений. Однако смешанные солевые растворы не являются ядовитыми для растений. Вот это смягчающее влияние одного катиона на другой называют антагонизмом ионов. Это смягчающее влияние

наблюдается у катионов одной валентности ( K, Na), но может и разной валентности (K, Ca).

Растворы, благоприятные для роста и развития растений называют уравновешенными. К естественным уравновешенным растворам относят морскую воду, плазму крови .

2) особенность строения корневой системы различных растений: их физиологические свойства меристематической зоны.

В корне различают зону, участвующую в поглощении веществ ( меристематическая зона), и зону, участвующую в поглощении и снабжении питательными веществами надземных органов растений (зона корневых волосков). Поверхность корня, участвующую в адсорбции питательных веществ называют, общей адсорбирующей поверхностью.

3) Поверхность корня, которая адсорбирует питательные вещества и передает в сосуды ксилемы и следовательно в надземные органы называют рабочей адсорбирующей поверхностью.

4) Для интенсивного поступления солей необходим кислород в почве. Если содержание кислорода падает ниже 3%, то интенсивность поступления солей падает в 2 раза.

5) Падение дыхания происходит при той же концентрации кислорода (ниже 3%). Существует тесная взаимосвязь дыхания и поглощения минеральных веществ.

Впервые на эту взаимосвязь обратил внимание Варбург (1920 год). Им было установлено, что при поглощении нитратов дополнительно выделяется углекислота. Механизм этой взаимосвязи определяется существованием активной поверхности протоплазмы, скоростью её обновления, насыщенностью акцепторами минеральных соединений, возможностью взаимодействия с ними. Связанный ион или молекула включается в обмен веществ клетки, становится компонентом её структуры; ряд элементов (как анионов, так и катионов), связанных

акцептором, могут стать непосредственными участниками определенного звена дыхательной цепи.

Согласно Курсанову, неорганический фосфор внешней среды через гликолиз и цикл Кребса переносится на АТФ.

б) Большое влияние на интенсивность поглощения минеральных веществ оказывает рН среда. Так, подкисление среды задерживает поступление катионов, а подщелачивание – улучшает доступность ионов фосфорной кислоты.

Поглощение ионов зависит также от присутствия других ионов. Так, при наличии в среде иона фосфора ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) поглощение нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) ускоряется.

7) доступность удобрений улучшается при использовании гранулированной формы удобрений.

8) Определение сроков внесения удобрений увеличивает степень усвояемости удобрений.

Таким образом, использование теоретических основ корневого питания растений создают основы повышения культуры земледелия.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие известные механизмы поглощения минеральных элементов?
- 2) Какие минеральные элементы необходимы для роста и развития растений и какова их роль?
- 3) Каким образом используются на практике достижения науки о корневом питании растений?

Тема № 16.

### **Азотное питание растений**

Количество азота в составе сухого вещества растений невелико – оно обычно колеблется от 1 до 3%.

Тем не менее, азот имеет первостепенное значение в жизни растений, как и всего органического мира, являлось составной частью белков и нуклеиновых кислот. Белки в организме выступают в двойной роли как жизненно важные структурные компоненты протоплазмы и как ферменты. Нуклеиновые кислоты в виде нуклеопротеидов являются важной составной частью ядра растительной клетки, входят в состав протоплазмы и определяют наследственность организма.

В окружающей среде азот находится в двух формах в виде газообразного свободного азота атмосферы ( $N_2$ ), который составляет около 80% воздуха и не усваивается зелеными растениями, и в виде различных органических и неорганических соединений азота, большая часть которых сосредоточена в почве. В почве связанный азот представлен в основном тремя видами соединений : ( $NH_4^+$ ) - азот аммонийных солей, азот нитратов ( $NO_3^-$ ) и органический азот белков (в виде еще не распавшихся остатков растений и животных) и продуктов их расщепления – аминокислот, пептидов и аминов.

Неорганические формы азота (аммонийный и нитратный азот) лучше усваиваются растениями, чем его органические соединения (за исключением мочевины, аспарагина и глутамина, т.е. 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. Другая группа почвенных микроорганизмов способна ассимилировать азот атмосферы. Эти микроорганизмы поселяются в корнях бобовых растений и симбиотические существуют в них, образуя клубеньки.(рис.14)

Бобовые растения накапливают в почве значительные количества азота. Люцерна может накапливать азот в год до 300 кг/га, клевер до 150-200 кг/га, фасоль 80-120кг/га.

Растения содержат азот в виде  $\text{NH}_2$  или  $\text{NH}$  – группы, которые входят в состав аминокислот и белков. Отсюда ясно, что растения вынуждены прежде всего восстанавливать ассимилированные корневой системой нитраты. Восстановление нитратов происходит по следующей схеме:



(нитраты-нитриты-гипонитрит-гидроксиламин-аммиак)

Эти реакции катализируются соответственно нитратредуктазой, нитритредуктазой, гипонитритредуктазой и гидроксиламинредуктазой. Все эти ферменты являются флавопротеидами, т.е. ферментами, кофакторами которых служит ФАД – флавинадининденуклеотид, а активирующими металлами  $\text{Mo}$ ,  $\text{Cu}$ ,  $\text{Fe}$ ,  $\text{Mn}$ ,  $\text{Mg}$ .

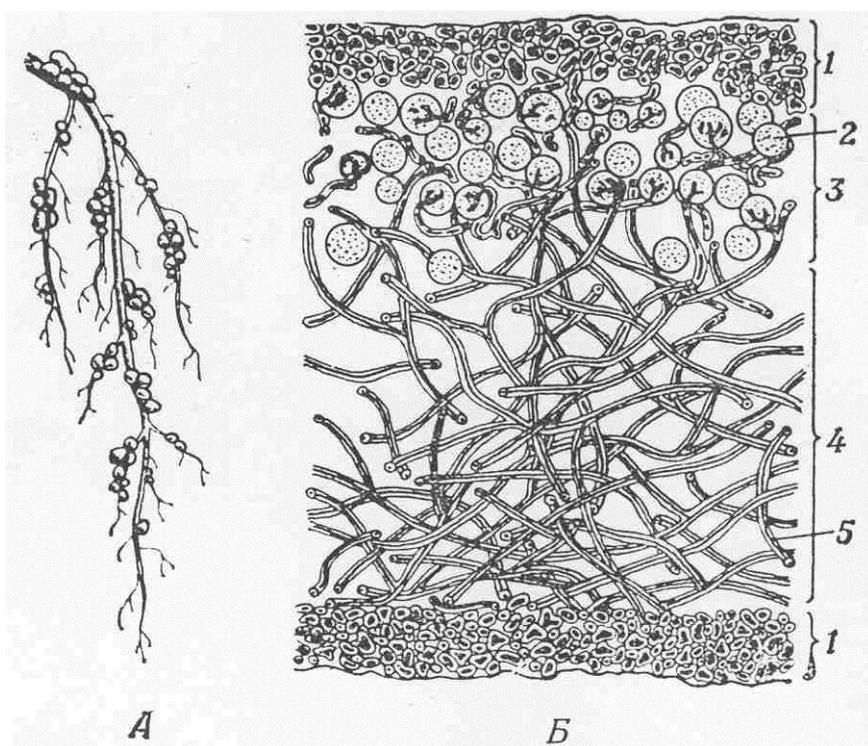


Рис. 14 Симбиоз.

А- Корневые клубеньки на корне гороха. Б- Поперечный срез через таллом лишайника. 1- кора, 2- клетка водросле, 3- слой водросле, 4- серцовина, 5- гифы гриба.

Далее происходит ассимиляция аммонийного азота растениями.

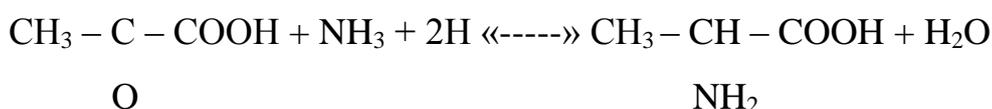
**Первая реакция – восстановительное аминирование L- кетоглутаровой КИСЛОТЫ**



Это реакция восстановительно аминирования L- кетоглутаровой кислоты аммиаком.

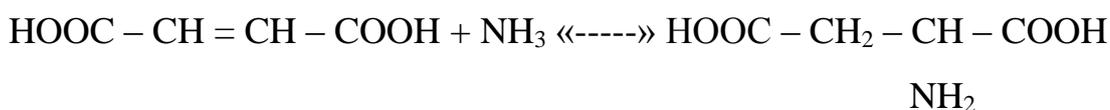
Эта реакция протекает с участием фермента глутаматдегидрогеназы, которая обнаружена в митохондриях и цитоплазме.

**Вторая** важная реакция аминирования органических соединений в клетке - это восстановительное аминирование пировиноградной кислоты и образование аланина:



Эта реакция протекает с участием аланиндегидрогеназы.

**Третья** реакция – образование аспарагиновой кислоты.



**Четвертая** реакция – это аминирование АТФ и перенос образовавшейся – NH<sub>2</sub> – группы –L-кетоглутаровую или пировиноградную кислоту.

Синтез амидов в растениях играет двоякую физиологическую роль: при этом включается неорганический азот аммонийных солей в органические соединения и вместе с тем ядовитый для растений аммиак обезвреживается путем его связывания в виде амидных групп глутамина и аспарагина. Физиологическая роль глутамина и аспарагина в зеленых растениях показана в классических работах Буссенго, Прянишникова и Шульце.

Прянишников впервые показал, что аспарагин в растении может синтезироваться не только в результате распада белков, но и на пути синтеза поглощенных растением аммонийных солей. Точно также синтезируется в растениях и глутамин. Эти амиды содержатся в различных органах растений:

в корнях, стеблях, листьях и плодах, не только в свободном виде, но и в составе белков.

Показано, что азот  $\text{NH}_4^+$  уже в корнях подвергается «переработке» в различные органические формы. Наличие глутамина и аспарагина в корневой системе указывает на то, что именно здесь происходит образование аминокислот в результате восстановительного аминирования кетокислот и, поступающие из почвы в корневую систему аммонийные соли ассимилируются и резервируются растениями. Из аминокислот синтезируются белки, которые теснейшим образом связаны с обменом нуклеиновых кислот синтезирующихся в рибосомах.

### **Обмен азота в растительном организме.**

#### **Азотный обмен при прорастании семян.**

При прорастании семян происходит распад белков и нуклеиновых кислот, отмечается появление свободных амидов и аминокислот. Возрастает активность протоалитических ферментов. С другой стороны одновременно происходит синтез новых белков и нуклеиновых кислот.

#### **Передвижение соединений азота по органам растений.**

Образующиеся при прорастании семени в результате распада белков и нуклеиновых кислот (аминокислоты, амиды, пептиды, нуклеотиды) перетекают в ростки и в растущие органы; особенно глутамин является активной формой передвижения. Посредством активного (метаболического) транспорта достигается две цели:

- 1) вещество может транспортироваться через мембрану, которая для этого вещества непроницаема или малопроницаема;
- 2) вещества может аккумулироваться, то есть транспортироваться против градиента химического потенциала или градиента концентрации. Для активного транспорта существуют переносчики - молекулы. Каждый переносчик обладает субстратной специфичностью – транспортирует лишь немногие химически близкие вещества. Транспорт с участием переносчиков

известен, например для различных сахаров, аминокислот и неорганических ионов.

Естественными за субстратную специфичность транспорта с участием переносчиков являются мембранные белки, которые «узнают» субстрат. Мембранный белок или катализирует связывание субстрата с каким-то низкомолекулярным переносчиком, или в качестве «транспортного белка» сам является переносчиком (рис. 15)

Кружки-мембранные белки. А. Транспорт при помощи жирорастворимого низкомолекулярного переносчика (треугольники): 1- связывание субстрата (S) с переносчиком, катализируемое мембранным белком, 2- транспорт жирорастворимого комплекса переносчик-субстрат через мембрану путем диффузии, 3- освобождение субстрата, 4- возвращение переносчика путем диффузии. При активном транспорте имеется экзергонический, благодаря расщеплению АТФ, этап, возможно- изменение сродства переносчика к субстрату путем фосфорилирования переносчика. Б. транспорт при помощи белка – переносчика(транспортного белка): 1- связывание субстрата с транспортным белком, 2- перенос субстрата транспортным белком, 3- освобождения субстрата, 4- возвращение транспортного белка в первоначальное конформационное состояние. При активном транспорте во время этапов 2, 3 или 4 происходит экзергоническая реакция фосфорилирования транспортного белка (транспортной АТФазы) за счет АТФ. Б-Парди.

Поглощенные корнями неорганические соединения азота передвигаются в вегетативные части в довольно сильно измененном виде: в виде аминокислот и амидов, т.е. происходит усвоение  $\text{NH}_4^+$

### **Превращение соединений азота в растущий организм растений.**

Поступившие в растущие органы растений аминокислоты и продукты распада нуклеиновых кислот подвергаются разнообразным превращениям; ведущим процессом является биосинтез белка и нуклеиновых кислот,

связанный с ростом и развитием. Происходят процессы также их окислительного дезаминирования, приводящие к образованию соответствующих кетокислот и  $\text{NH}_4^+$ .

Например, при дезаминировании глутаминовой кислоты образуется L-кетоглутаровая кислота и аммиак.

Образующиеся кетокислоты используются для самых разнообразных процессов, в том числе используются в цикле трикарбоновых кислот.

**В листьях** азотный обмен находится под влиянием фотосинтеза. В хлоропластах образуются безазотистые предшественники аминокислот, в результате в них происходит интенсивный синтез белка, обусловленный наличием рибосом.

**В семенах** синтез белка происходит за счет убыли небелковых азотистых соединений - аминокислот и амидов. В созревающих семенах обмечен синтез аминокислот, глутаминовой кислоты из L-кетоглутаровой кислоты, синтез аланина из пировиноградной кислоты из щавелевоукусной кислоты.

Вопросы и задания для проверки:

1. В состав каких важнейших соединений растительной клетки входит азот?
2. В какой форме лучше всего усваивается растением азот из почвы? Каково значение азотофиксаторов для усвоения азота?
3. Каким образом происходит ассимиляция аммонийного азота растениями? Каковы особенности азотного обмена в различных органах растений?

Тема № 17.

**Физиологические основы использования минеральных удобрений.**

Как при фотосинтезе, дыхании так и в минеральном питании в растениях все процессы тесно взаимосвязаны. Это положение подтверждается тем, что исключение одного какого-либо необходимого элемента быстро вызывает изменение в процессах метаболизма растений. Это относится не только к азоту, роль которого в питании подробно было описано ранее, но и к тем питательным элементам, которые не входят в состав определенных органических веществ, а играют роль регуляторов или стимуляторов в питании.

Это элементы или входят в состав биологически важных органических веществ или участвуют в создании рН среды; или входят в состав ферментов. Какова же роль неметаллов в физиологии питания? К неметаллам относятся фосфор и сера.

Фосфор используется растениями в виде солей ортофосфорной кислоты ( $H_3PO_4$ ) и пиррофосфорной кислоты, в отличие от соединений азота, которые могут быть усвоены в окисленной ( $NO_3$ ,  $NO_2$ ) и в восстановленной форме ( $NH_3$ ), фосфор усваивается растениями только в окисленной форме. Фосфор внутри растения передается в виде остатка ортофосфорной кислоты, который вступает во взаимосвязь с органическими веществами и образует макроэргические связи.

Сущность превращения соединений фосфора в организме сводится к тому, что остатки фосфорной кислоты взаимодействуют с органическими веществами в процессе фосфорилирования, а также могут передаваться другим веществам, т.е. происходит перефосфорилирование или трансфосфорилирование.

К соединениям фосфора, встречающимся в растениях относятся нуклеотиды (АМФ, АДФ, АТФ) и их соединения с урацином, гуанозином и цитидином.

Эти соединения принимают участие в биосинтезе углеводов, липидов и белков, а также нуклеиновых кислот.

Другой группой соединений фосфора в живых организмах, играющих важную роль, являются нуклеиновые кислоты и нуклеопротеиды. Эти соединения связаны с процессами роста, размножения и биосинтеза белка.

В растениях сера обнаружена в органической и неорганической форме. Основная роль серосодержащих соединений – участие в энергетических процессах организмов, они являются компонентами многих биологически активных соединений, таких как аминокислоты: цистеин, цистин, метионин, глутатион; кофермент А (КоА), витамины (биотин и тиамин).

Цистеин и цистин входят в состав белков некоторых ферментов и гормонов.

Активной функциональной частью КоА является сульфгидрильная группа. Этот фермент принимает участие в распаде жирных кислот. В процессе развития растений содержание разных соединений серы в нем существенно меняется в сторону увеличения сульфатной серы и уменьшения белковой.

Накапливающие сульфаты связываются в виде адсорбционных соединений и выключаются из цикла превращения серы. Важной чертой всех превращений серы является связь с общим обменом веществ и прежде всего углеводов.

Калий внутри растительной клетки распределен неравномерно. Его не обнаружили в ядре и хлоропластах. Особенно много калия у молодых растений, т.е. в период, когда у растений идет интенсивное деление клеток и синтезируются органические вещества. Максимум содержания калия отмечен у большинства растений к моменту цветения. Физиологическая роль калия в растениях сводится к тому, что под влиянием этого элемента увеличивается проницаемость клеточных мембран для различных веществ.

Калий оказывает положительное влияние на обмен веществ:

- 1) Большое влияние калий оказывает на углеводный обмен; синтез и передвижение углеводов в растении. При недостатке калия тормозится активность амилазы и инвертазы.

- 2) Калий оказывает влияние на протоплазму клетки. При его наличии увеличивается гидратация коллоидов протоплазмы, в связи с чем снижается ее вязкость, а водоудерживающие силы возрастают, о чем можно судить по значительному увеличению связанной воды.
- 3) Обеспеченность растений калием положительно влияет на синтез растением витаминов.
- 4) Калий положительно влияет на структуру урожая (продуктивная кустистость, озерненность колоса и т.д.)
- 5) Повышается устойчивость растений к низким температурам, засухоустойчивость, болезнеустойчивость.
- 6) Калий в числе многих других катионов активизирует ряд ферментов: амилазы, инвертазы, АТФ – азы и др.
- 7) Недостаток калия замедляет синтез белка, а аммиачный азот не включается в метаболизм, что приводит к снижению синтеза аминокислот.

В отсутствие этих элементов (P, S, K) растение не может завершить свой жизненный цикл и поэтому считаются незаменимыми.

Для того чтобы установить является ли данное вещество питательным, растение выращивают в водной культуре. В результате было установлено, что кроме C, O, H необходимы следующие элементы: N, P, S (неметаллы), K, Ca, Mg, Fe (металлы).

Все вещества относятся к макроэлементам. Кроме них растению необходимы и микроэлементы, которые составляют от 0,001 % - до 0,00001 % сухого вещества. Это: Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, CL, F, Ni, Rb и другие.

Если полностью исключить какой-либо из этих элементов, то при выращивании в водных культурах нормальных растений получить не удастся.

На основании многолетних исследований было установлено, что фосфор, калий также как азот, поступают через корневую систему.

Усвоение этих элементов происходит в дневные часы. Поглощенный неорганический фосфат очень быстро включается в нуклеотиды и в дальнейшем расходуется на образование гексозофосфатов, нуклеопротеидов и фосфолипидов.

При недостатке фосфатов в растении замедляется превращение сахаров в кислоты, вследствие чего аммиак, поступающий из почвы, связывается в виде амидов и уридов, не свойственных растениям в нормальных условиях.

При недостатке воды, вызывающем завядание растений, нарушается окислительное фосфорилирование. При недостатке азота в растениях наблюдается снижение содержания фосфора, главным образом за счет фосфора нуклеопротеидов и замедление передвижения фосфора из корней в побеги.

Недостаток калия мало сказывается на содержании фосфора в растении, но ограничивается синтез фосфоорганических соединений.

При низкой температуре замедляется усвоение и содержание Р и К, что приводит к замедлению роста и снижению продуктивности растений.

При практической разработке использования минеральных элементов прежде всего устанавливаются оптимальные сроки и нормы внесения их для каждой культуры отдельно. Исходя из того, что потребление элементов минерального питания неодинаково у разных видов растений и использование этих веществ определяется биологическими особенностями растений, а не только размерами семян определяются нормы внесения питательных элементов в виде удобрений в течение вегетации для каждой культуры.

В настоящее время химическими заводами выпускаются различные виды удобрений:

Азотные, фосфорные, калийные, а также микроудобрения. Для лучшего применения их в сельскохозяйственной практике их выпускают в гранулированной форме. Кроме минеральных удобрений применяются

органические формы: навоз, торф, зола. Кроме того, выпускаются удобрения с различными добавками микроэлементов и различных бактерий.

Добавка бактерий в основные удобрения улучшает деятельность почвенных микроорганизмов и активизирует физиологическую деятельность ризосферы по поглощению элементов минерального питания.

Ризосферой называют прикорневое пространство растений. Выделяя различные вещества ( $\text{CO}_2$ , аминокислоты, сахара и др.), корень растения изменяет состояние питательных веществ в ризосфере создавая благоприятные условия для ризосферной флоры ( бактерий, грибов), которая играет большую роль в превращении почвенных минералов.

Микоризой называют симбиоз гриба и корня высшего растения.

При экзотрофной микоризе гифы гриба в виде плотных сплетений обвивают корни растений и проникают, преимущественно через межклеточное пространство, в корковый слой (рис.16).

Обтягивая ассимилянты, гриб в то же время снабжает неорганическими питательными веществами, которые он легче поглощает из почвы, чем его мишеный корневых волосков партиёр кроме того, будучи сапрофитом, гриб способен расщеплять органические вещества почвы (гумус) и утилизировать, например,  $\text{NH}_3$

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какова роль фосфора в жизни растений?
- 2) Какова роль калия и серы в метаболизме растительной клетки?

3) Какие виды удобрений вы знаете?

## Тема № 18

### **Рост и развитие растений, общее понятие.**

Каждый живой организм подвергается постоянным количественным и качественным изменениям, которые прерываются периодами покоя.

Рост – это необратимое новообразование живого тела или объема его частей.

Развитие – это качественное изменение компонентов организма, при котором имеющиеся формы или функции превращаются в другие. Например, разрастание ветки благодаря размножению и увеличению клеток является ростовым процессом. Возникновение высокоспециализированной клетки из неспециализированной эмбриональной клетки меристемы, образование проростка из семени, прекращение зимнего периода покоя являются процессами развития.

Рост и развитие нельзя резко отделить друг от друга. Почти любой процесс развития связан с ростом.

Рост органа (или организма) складывается из роста его клеток, а морфогенез, т.е. образование специфических форм организации органа (или организма), является результатом тех путей развития, на которое вступают клетки.

Детерминация (определение) пути развития каждой клетки является основой физиологии развития.

Рост клетки делится на три фазы: эмбриональная, растяжения и дифференцировки.

В эмбриональной фазе клетки состоят только из цитоплазмы, в них отсутствует вакуоль.

В фазе растяжения увеличивается размер клетки за счет роста клеточной стенки и образуется вакуоль. На кончике стебля и корня формируется из молодых эмбриональных клеток конус нарастания, который защищен с внешней стороны молодыми листьями.

В эмбриональной фазе путем деления из меристемы образуются новые клетки, из которых одна остается всегда меристематической, а другая подвергается дифференцировке.

В фазе растяжения клетка прекращает делиться, увеличивается в размере, образуется вакуоль и заполняется клеточным соком.

В период дифференцировки из эмбриональной клетки образуется специализированная. Причиной морфологической дифференцировки является последовательное изменение состава РНК (состав оснований) и белков при постоянной структуре ДНК. Все физиологические процессы осуществляются под контролем генного аппарата. При этом некоторые клетки, теряя ядро, изменяют форму, а другие остаются в эмбриональной фазе и продолжают делиться.

Процессы роста растений взаимосвязаны с внутренним ритмом и внешней средой. К внутренним ритмам роста относятся:

1. Суточный ритм роста (ночь, день)
2. Годовой ритм роста, который связан со временем года и климатом.

При суточном ритме рост и развитие подвержены ритмическим колебаниям, которые зависят от смены дня и ночи и имеют 24-часовую продолжительность периода.

Этот процесс контролируется внутренней хронометрической системой, физиологическими часами, которые можно обнаружить у живых организмов.

В завершение процессов роста и развития растения переходят к покою почек, семян и плодов.

Различают два вида покоя:

1. Вынужденный покой
2. Физиологический покой

Вынужденный покой вызывается различными внешними факторами. Физиологический покой зависит от внутренних факторов и связан с изменениями в эндосперме семян. В естественных условиях покой играет главную роль в сохранении вида. Покоящиеся органы растения характеризуются сниженным метаболизмом, но не прекращается дыхание. В этот период происходит накопление предшественников нуклеиновых кислот, происходит дифференциация клеточных структур, что приводит к стимуляции ростовых процессов.

Вопросы и задания для проверки:

1. Чем отличается рост от развития?
2. Назовите этапы роста клетки.
3. Какие факторы влияют на процессы роста и развития?

Тема № 19.

### **Фитогормоны.**

Гормоны растений называются фитогормонами. Фитогормоны – это химические факторы, которые вырабатываются в очень малом количестве в одной части растений, транспортируются в другую часть и там в незначительном количестве могут проявлять регулирующее действие на процессы роста и развития.

В отличие от животных гормонов фитогормоны обладают лишь небольшой специфичностью действия; в зависимости от генной модели воспринимающей клетки и от характера и интенсивности (или концентрации) остальных действующих факторов эффект, вызываемый фитогормоном, оказывается различным.

Известны три класса фитогормонов, действующих по преимуществу как стимуляторы (ауксины, гиббереллины, цитокинины) и два класса фитогормонов, оказывающих главным образом тормозящее действие (абсцизовая кислота и этилен).

### **Локализация и распределение фитогормонов.**

**Ауксины.** Природный ауксин представляет собой индолил - 3 - уксусную кислоту (ИУК); производятся и синтетические ауксины.

ИУК образуется у всех высших растений и прежде всего в быстро растущих меристемах (меристеме побегов, в растущих зародышах и семяпочках), а также в листьях и семядолях. Обильным источником ауксина является верхушка coleoptily злаков: (рис.17) из 10 000 срезанных верхушек coleoptily овса можно получить 1мкг ИУК. Такой незначительной концентрации ауксина достаточно для сильной стимуляции роста.

Передвижение ауксина по паренхимным и камбиальным тканям является полярным: ауксин транспортируется базипетально: от верхушки побега к его основанию, со скоростью 5-15 мм/ч., а в противоположном (акропетальном) или поперечном направлении – едва заметно. Транспорт ауксина требует затраты энергии и может быть блокирован недостатком O<sub>2</sub> или наркотиками.

Большинство синтетических ауксинов также транспортируется через паренхиму и камбий полярно, но примерно в десять раз медленнее.

Когда место образования гормона не совпадает с местом его действием. то налицо та или иная корреляция. Примером корреляции является ускорение роста в зоне растяжения колеоптила ауксином. поступающим из его верхушки. Известны коррелятивная стимуляция и торможения.

В прстейщих случаях основной корреляций является питания. Например. растение с более мощной корневой системой имеет благодаря большому поглощению питательных веществ и лучший рост побегов. Наоборот. побеги снабжая корни ассимилянтами, стимулируют их рост, листья посредством своих ассимилянтов способствуют также росту их собственных пазутных почек.

Известным примером коррелятивного торможение является апикальное доминирование (коррелятивное торможение почек): верхушечный побег растения ( или ветки) тормозит боковые ( пазутные) побеги.

При подстригании живой изгороди верхушечные побеги срезаются, пазутные почки трогаются в рост. изгородь становится густой. Изменяется направление роста боковых побегов (рис. 18), их вертикальный рост подавлен.

Такой процесс связан с действием коррелятивного ингибитора. который транспортируется аполярно. Коррелятивное торможение почек происходит также акропетально (рис. 19).

Гиббереллины были обнаружены сначала в виде продуктов обмена гриба *Fusarium*, который, паразитируя на растениях риса, выделяет большие количества гиббереллинов, а также они были обнаружены в качестве фитогормонов в высших растениях.

Известно более 30 гиббереллинов (ГК, ГК<sub>2</sub>, ГК<sub>3</sub>, и.т.д.), из которых свыше 20 были найдены в высших растениях, а остальные в грибах. Наиболее известные гибберелловая кислота, принадлежащая к наиболее биологически активным гиббереллинам.

Биосинтез гиббереллинов происходит в верхушках побегов и корней, в молодых листьях, а также в растущих зародышах и в других частях незрелых семян наиболее богатом источнике гиббереллинов. 100 000 верхушечных почек подсолнечника дают около 1 мкг ГК<sub>3</sub>.

Передвижению гиббереллинов не является полярным.

В паренхиме и камбии его скорость составляет 5-20 мм/ч; этот транспорт нуждается в энергии. По ксилеме транспортируется гиббереллин передвигается в связанной форме.

Цитокинины представляет собой N – замещенные производные аденина. Кончики корней является центрами синтеза цитокининов, которые передвигаются вверх с транспирационным током.

В 10 мл. пасоки виноградной лозы содержится 0,5 – 1 мкг. цитокинина. Богаты цитокининами семена и плоды, где они также синтезируются. В паренхимных тканях и в камбии кинетин не передвигается; транспорт цитокинина является в одних тканях аполярным, а в других базипетальным и ускоряется ауксином.

Этилен является природным регулятором созревания плодов, который вырабатывается в зрелых плодах в таком количестве, что у незрелых плодов, помещенных с ними в ту же камеру, происходит ускорение дозревания.

Абсцизовая кислота является ингибитором роста.

Она широко распространена в листьях, почках, клубнях, семенах и плодах высших растений; листья и плоды являются центрами синтеза этого вещества. Абсцизовая кислота быстро транспортируется по флоэме и ксилеме, а также по паренхиме преимущественно базипетально.

**Действие на растения.**

Действие ауксина в зависимости от этапа развития, от генов регенерирующих клеток и органов разнообразно (множественное действие).

Под влиянием ауксина у клеток может индуцироваться растяжение, деление (например, клеток, камбия, каллуса) в одревеснение клетки ксилемы. Ауксин может вызвать образование придаточных и боковых корней или луковиц. Ауксин способен задерживать распускание боковых почек и опадание листьев и плодов.

Действие ауксина зависит от его концентрации.

Для установления оптимальной концентрации ауксина используют метод биотестов.

Гиббереллины, подобны ауксинам, проявляют множественное действие: стимулирует рост в фазе растяжения и деление клеток (например, камбия), а также рост плодов.

Специфика действия гиббереллинов заключается в том, что они вызывают вытягивание стеблей растений.

Действие гиббериллина зависит от концентрации; оптимальную концентрацию устанавливают с использованием карликовых мутантов гороха или кукурузы.

Цитокины ускоряют клеточное деление и стимулируют синтез ДНК.

Цитокины индуцирует также (в культуре ткани) образование почек. Кроме того, они могут вызвать распускание боковых почек и прорастание семян.

Биотестом для цитокининов служит прирост дисков, вырезанных из листьев, или содержание в них хлорофилла.

Абсцизовая кислота задерживает рост в фазе растяжения и деления клеток, не проявляя токсического действия даже в высоких концентрациях. Она вызывает состояние покоя и ускоряет опадание листьев и плодов.

Вопросы и задания для проверки:

1) Какие вещества относятся к фитогормонам?

- 2) Преимущественно в каких тканях локализованы фитогормоны?
- 3) В чем сходство и различие их действия на растения?
- 4) Приведите примеры коррелятивной стимуляции.
- 5) Объясните явление коррелятивного торможения.

Тема №20.

### **Механизм (закономерности) роста растений.**

Рост растений начинается с прорастания семени, которое богато питательными веществами ферментами и фитогормонами. Для процесса прорастания семени необходима вода, кислород и оптимальная температура. При прорастании повышается интенсивность дыхания, что приводит к распаду запасных веществ: белков, жиров и полисахаридов.

Крахмал распадается на сахара, белки расщепляются до аминокислот, а последние до органических кислот и аммиака. Жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин.

Таким образом, при прорастании семян растворимые соединения используются или как строительный материал, или их превращение, транспорт и образование новых веществ, которые идут на построение клеток и органов. Энергия для этих процессов поставляется окислительными реакциями при дыхании.

Одновременно в результате прорастания начинаются формообразовательные процессы; корешок, стебель, почечка. (рис 20).

Растут мезокотиль. эпикотиль или гипокотиль. Колеоптиль или сложный первый лист играют роль органа. пробуравливающего почву: свет индуцирует рост листьев; колеоптиль прорывается. сложный первый лист раскрывается.

Известно, что прорастание семени происходит за счёт готовых органических веществ, а как только появляются первые зелёные листья начинается фотосинтез и растение переходит в ювенильную (молодую) фазу гетеротрофного питания.

На верхушке стебля и корня образуются конуса нарастания, состоящие из меристемы, которые способны к более длительному

делению, и устойчивы к неблагоприятным условиям среды. Кроме того, из этих клеток формируются генеративные органы растений. Орган растения (листья, стебель, корни) состоит из множества клеток, следовательно органообразование включает в себе процессы дифференцировки клеток.

Меристемы верхушечные, расположенные в окончаниях стебля, растущих побегов и корня обеспечивают верхушечный тип роста. Интеркалярные меристемы, расположенные между тканями, обеспечивают рост в ширину. Базальные меристемы, расположенные у основания органа, обеспечивают рост основанием (например листья). В клетках меристемы накапливаются физиолого-биохимические различия, которые обусловлены взаимодействием с другими клетками, а также генетической программой, которая в нее вложена.

С использованием метода культуры тканей показано, что в меристемах сначала возникают зародышевые структуры, которые похожи на зачаточную почечку или корешок. Для их возникновения нужны фитогормоны (ауксины, цитокинины) в определенном соотношении. На изолированных протопластах были получены целые растения путём добавления гормонов в определенном соотношении.

Образование органа и его рост – два принципиально различных процесса. Они находятся под разным контролем. Например, образование побегов тормозится гиббереллином, а рост побегов ускоряется этим гормоном; образование корней связано с высокими, а их рост с низкими концентрациями ауксина.

Важным свойством процесса роста является полярность, это специфическое свойство растений дифференцировать процессы и структуры в пространстве. При этом физиолого-биохимические и анатомо-морфологические различия изменяются в определенном направлении, в результате один конец отличается от другого. Явление полярности проявляется как на одной клетке, так и на ткани; у них есть

верх и низ. Полярность проявляется в том, что верхушка побега заряжена положительно по отношению к основанию, а сердцевина - по отношению к поверхности.

### **Влияние внешних факторов на рост.**

Рост растения зависит от света, температуры, воды, минерального питания. Рост растения изображается обычно S - образной кривой, что означает, что темп роста в начале низкий, затем усиливается, и снова замедляется. Оптимальная температура роста растения зависит от географической широты, к которым приспособлены растения. Для каждого вида растения различают три точки: минимальная температура, при которой рост только начинается, оптимальная - наиболее благоприятная для ростовых процессов и максимальная, при которой рост прекращается. Темп роста растения резко возрастает с повышением температуры. Изменения температурного коэффициента ( $Q_{10}$ ) показывает, что скорость роста, например, для хлопчатника, при повышении температуры на  $10^{\circ}\text{C}$  увеличивается в четыре раза.

Влияние света связано с фитохромом - пигментной системой, поглощающей красную часть спектра. Свет может быть эффективным только поглощение пигментом.

Действие света на этиоляцию является сложным и включает влияние на рост в фазе растяжения клеток листьев и междоузлий, на образование настоящих листьев.

Рост регулируется продолжительностью дневного освещения (длиной дня). Начиная с определенной «критической длины дня» тот или иной процесс происходит или не происходит.

Фотопериодическое воздействие влияет на скорость роста в длину междоузлий, на деятельность камбия, форму листьев.

Ряд процессов обмена веществ, роста подвержен ритмическим колебаниям, которые часто, не всегда следуют смене дня и ночи и имеет в

этом случае 24-часовую продолжительность периода. Наиболее известны ритмические движения как ночное закрывание цветков или опускание листьев и открытие днём.

В завершение процесса роста наблюдается старение целого растения, опадение органов, созревание плодов, переход к покою почек, семян и плодов.

Вопросы и задания для проверки:

1. Какие физиолого-биохимические процессы происходят при прорастании семян?
2. Каким образом влияет свет на процесс роста?
3. Как влияет температура на рост растения?

Тема № 21.

### **Движение растений.**

Движение - одно из наиболее заметных проявлений жизни, хотя у растений оно проявляется довольно медленно.

В отличие от животных у растений наблюдается главным образом движения органов путем изгиба, скручивания и т. д.

В процессе роста и развития растений изменяют свое положение в пространстве. Осуществляемые при этом движения иногда почти невозможно отграничить от «истинных движений». Например, разворачивание цветочной почки при распускании цветка рассматривается как ростовой процесс, но если тот же цветок закрывается вечером и вновь раскрывается утром, то это считается движением, несмотря на общность

механизмов лежащих в основе обоих явлений. Индуктивные движение вызываются внешним стимулом (свет, сила земного тяготения, температура и др.); эндогенные движение не нуждаются во внешних стимулах.

### **Раздражение и реакция.**

Под раздражением понимают внешнее химическое или физическое воздействие (свет, сила тяжести, температура, прикосновение, сотрясение и т. д.), вызывающее движение, но не дающие необходимой для движения энергии.

Это воздействие может обеспечивать лишь то количество энергии, от которого зависит пусковой механизм реакции движения (начало движения), само же движение происходит за счет собственных энергетических ресурсов клетки.

Индуктивный характер раздражения проявляется, например, в том, что одностороннее освещение затененного растения в течение нескольких долей секунды вызывает движение (изгибы), длящегося в течение многих часов.

Способность протоплазмы активно реагировать на изменения внешних условий считается ответ на раздражение – т.е. раздражимость.

Восприятие раздражения включает возбуждение, которое представляет собой изменение состояния клетки; оно начинается с возникновения электрического потенциала (потенциала действия) и приводит к временному отсутствию раздражимости (отсутствие возбудимости рефрактерный период).

В отсутствие раздражения растительная клетка имеет отрицательный потенциал покоя (от  $-50$  до  $-200$  мВ); протоплазма ее заряжена отрицательно по отношению к наружной поверхности. В результате возникает мембранный потенциал, приводящий к снятию потенциала действия и восстановлению потенциала покоя. Восстановление исходного потенциала называется реституцией, которая следует за раздражением. Реституция связана с затратой энергии, которая тормозится наркотиками, при недостатке  $O_2$  и понижении температуры.

Различают несколько типов движения – это тропизмы, настии и эндогенное движение.

Тропизмы – это изгибы, вызываемые односторонне действующим раздражителем, от которого зависит их направление. Они носят названия которые определяются характером раздражения: фототропизм (реакция на свет), геотропизм (реакция на земное притяжение), тиглотропизм (реакция на прикосновение), хемотропизм (реакция на воздействие химических веществ) и.т.д. При положительных тропизмах движение направлено в сторону раздражающего фактора, при отрицательных от него. При плагиотропизмах поддерживается определенный угол к направлению действия раздражителя; для диотропизмов (изгибы в поперечном направлении) этот угол составляет 90 (рис 21).

Настии - это изгибы, вызываемые диффузно действующими раздражителями, отличающиеся от тропизмов тем, что их направление зависит от структуры реагирующего органа. Пример настических движений: вызываемое переменной температуры поднимание и опускание лепестков (открывание и закрывание цветка) у шафрана.

В то время как тропизмы представляют главным образом ростовые движения, настии – это по преимуществу движения тургорные. Подобно тропизмам, настии получают название в зависимости от вызывающего раздражителя: термонастии, тигмонастии, и.т.д.

Сейсмонастия - это реакция на сотрясение.

Она может возникать при сотрясении всего растения, и может вызывается ветром, дождем или прикосновением. Сейсмонастическая реакция представляет собой исключительно быстрое тургорное движение. Определение клетки сжимается при этом с падением тургора; поскольку это происходит лишь на одной стороне органа, например, листового сегмента, движение происходит по принципу шарнира. Пример сейсмонастических движений: движение мимозы, (рис. 22, 23) мухоловки, ряски.

Механизм движения при сейсмонастических реакциях заключается в следующем: первым результатом раздражения в двигательных клетках является возникновение потенциала действия. При этом, в двигательных клетках мимозы высокая концентрация АТФ во время движения быстро снижается, что приводит к потере тургора.

По окончании движения наступает реституция т.е. обратное движение, восстановление клетки в первоначальное состояние: в двигательных тканях совершается работа по поглощению веществ против градиента концентрации или новообразование осмотически активных веществ и их секреция в вакуоли. Клетка восстанавливается в объеме. Эндогенные круговые движения совершает молодой усик. (рис. 24)

Это круговая нутация представляет, как у лиан, ростовые движения. Если при своем движении усик за что-нибудь задевает, то прикосновение вызывает изгиб. Время реакции колеблется в пределах от 20 секунд до 18 часов. Когда прикосновение оказывается кратковременным, закрученный усик вновь выпрямляется. При закручивании усика происходит потеря тургора с нижней стороны и увеличение в верхней, а также изменение проницаемости клеток и участие в этом процессе АТФ.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Чем отличается механизм движения от процесса роста и развития растений?
- 2) Как происходит реакция растений на внешнее химическое или физическое воздействие?
- 3) Что такое тропизм и чем он отличается от настии и эндогенного движения?

Тема № 22.

**Развитие растений.**

Развитие – это качественные изменения растений, которые проходит организм от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Растения по продолжительности жизни делятся на две группы – монокарпические, или однократно плодоносящие на протяжении жизни, и поликарпические, или многократно плодоносящие в течение жизни. К монокарпическим относятся – однолетние растения, большинство двулетних; к поликарпическим – многолетние растения.

Развитие включает в себя: 1) эмбриональный – от оплодотворения яйцеклетки до прорастания зародыша. Этот этап делится на два периода: а) эмбриогенез – период, в котором эмбрионы находятся в материнском растении; б) покой – период от конца формирования семени до его прорастания; 2) молодости (ювенальный) – от прорастания зародыша до закладки цветочных зачатков (длительность этого этапа колеблется и может продолжаться до 10 лет); 3) возмужания – первые 3-5 лет цветения; 4) взрослого состояния – последующие годы плодоношения; 5) старения.

На протяжении каждого этапа развития возникают новые органы. Процесс формирования этих органов называется органогенезом.

Ф.И. Куперман выделила 12 последовательных этапов органогенеза: 1 и 2 – происходит дифференциация вегетативных органов; на 3 и 4 – дифференциация зачаточного соцветия; 5 – 8 – формирование цветков, на 9 – оплодотворение и образование зиготы, на 10 – 12 – рост и формирование семян.

На каждом этапе происходит вначале внутриклеточные физиолого – биохимические процессы, а затем морфологические. Вновь образовавшиеся структуры оказывают влияние на метаболизм клетки.

Форма органа определяется формообразовательным процессом и является составной частью органогенеза. В детерминации органогенеза

реализуется генетическая информация, которая определяет внешнюю и внутреннюю форму органа.

Орган состоит из множества клеток, которая многократно дифференцируется в отличие от дифференциации клетки. Эти процессы происходят в условиях взаимосвязи и взаимодействия органов всего растительного организма.

Согласно Чайлахяну М.Х. для передачи морфогенетических сигналов используются неспецифические ростовые вещества, в том числе ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.

Теория циклического старения и омоложения предполагает, что организм в целом и его отдельные части непрерывно подвергаются процессам старения, но одновременно каждая вновь образующаяся клетка или орган являются вновь молодыми – в них происходит омоложение организма.

Возрастное состояние каждой части растения, по Кренке, определяется собственным возрастом и возрастом всего материнского организма. С возрастом растения прогрессивно уменьшается омоложение новых частей и органов, т.е. старение – это прогрессивно падающее омоложение.

Однако изучение физиолога – биохимического механизма развития растений показало, что период молодости (ювенальный), зрелости и начало периода размножения характеризуется постепенным повышением энергетического уровня в молодых тканях, увеличение органических форм фосфора; в верхушечных меристематических клетках накапливается РНК. После цветения вновь наблюдается падение содержания редуцирующих веществ и уменьшение содержания нуклеиновых кислот. Следовательно, метаболические изменения в онтогенезе растений, имеют восходящую и нисходящую ветви возрастности.

### **Влияние внешних факторов на развитие растений.**

Свет влияет не только на рост, но и на развитие растений. От длины светового дня и качества света зависят формообразовательные процессы. Это явление получило название фотопериодизма. Процесс цветения растений зависит от длины дня. С этой точки зрения растения делятся на две группы: короткодневные и длиннодневные.

Короткодневные растения зацветают под влиянием светового периода менее 12 часов. Длиннодневные – цветут при длине дня более 12-ти часов. Такие растения произрастают в основном в северных широтах. Короткодневные же произрастают в южных широтах, например, хлопчатник, табак, джугара, кукуруза, рис и многие другие. Нейтральные растения не реагируют на длину дня.

Процесс развития также зависит и от качества света. Ряд пигментов растений активизируются под влиянием красного или синего цвета, но резко снижается их активность под влиянием красной длинноволновой части спектра.

Показано, что действие длины дня и фитохромной системы тесно взаимосвязаны. Активные пигменты – антоцианы, обнаружены в хлоропластах, митохондриях и в цитозоле. Много их обнаружено в меристематической ткани кончика корня и стебля. В ядре и вакуоле эти пигменты не обнаружены.

Температура также может индуцировать развитие растений. Для каждого вида растений существует оптимальная температура, при которой лучше всего проходят скорость метаболитических процессов. Оптимум дневных температур должны чередоваться и быть переменными с ночным оптимумом 15-20С.

Низкие температуры (ниже +8С) могут нарушить покой семян и почек и стимулировать прорастание семян и распускание почек. Индуцирование этого процесса называется яровизацией. Яровизация играет большую роль в образовании цветков у озимых; в отсутствии низких температур такие

растения в течение нескольких лет остаются в вегетативном состоянии. У большинства нуждающихся в холоде розеточных растений (например, у репы, моркови, капусты) и у проростков (например, у рапса, но не у озимых злаков) обработка гиббереллином заменяют яровизацию; на длинном дне (рис 25).

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Назовите фазы развития растений.
- 2) В чем заключается механизм органогенеза?
- 3) Как влияют условия внешней среды на развитие растений?

#### Тема № 23

### **Устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды.**

Устойчивость растений является актуальной проблемой растениеводства. Взаимоотношение растений со средой носит характер ответной реакции их на неблагоприятные условия внешней среды: это повышенная, пониженная температура, недостаток воды, засоления почвы, загрязнение окружающей среды и т. д.

Растения подразделяются на засухо-, мороз-, жара-, солеустойчивые растения.

В Средней Азии одной из актуальных проблем является солеустойчивость растений. Засоление почвы создаёт крайне неблагоприятные условия для произрастания растений. Скопление даже безвредных солей повышает осмотическое давление почвенного раствора, что затрудняет водоснабжение растений. Некоторые соли действуют на растения как специфические яды. Вследствие этого трудно разграничить осмотическое и токсическое действие солей, так как оно зависит от концентрации и физико-химических свойств солей. При этом большое значение имеют и биологические свойства растений.

Растения разделяются на две основные группы по их отношению к засоленности почвы; голофиты и гликофиты. Согласно определению П.А. Генкеля «галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспособляющихся в процессе своего онтогенеза к высокому содержанию солей в почве, благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования. Гликофитами называются растения пресных местообитаний, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспособляться к засолению в процессе индивидуального развития. так как условия существования их в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства».

Галофиты и гликофиты встречаются как среди высших растений, так и низших. Однако в природе существуют растения с промежуточными свойствами факультативные галофиты, как например: хлопчатник. Имеется много растений с разной степенью гликофитизма или галофитизма. Галофиты различных семейств растений на засоленных почвах образуют так называемую солончаковую растительность со своеобразным морфолого-анатомическим обликом. Относительно высокое содержание солей в почве необходимое их роста и развития (с количеством солей от 0,3 до 20%). Изучение экология, морфология и физиология многих галофитов.

В силу биологических особенностей некоторые галофиты поглощают относительно малые количества солей, другие поглощают значительное количество, накапливая их в тканях и тем самым регулируя внутреннее осмотическое давления. Они обладают свойством регулировать свой солевой режим: при избыточном накоплении солей могут выделять их при помощи особых железок путем сбрасывание листьев, переполненных солями, и через корневые выделения. В тканях солероса накапливается 10,1% солей ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) из расчета на воду, содержащуюся в живом растении. Поглощение непитательные соли играют существенную роль в жизни галофитов как регуляторы водоотдачи органами растения. Из за большого накопления солей

голофиты имеют высокое осмотическое давление клеточного сока. При большой сосущей силе корневой системы, превышающей осмотическое давление почвенного раствора, галофиты способны поглощать воду из засоленной почвы. Благодаря своим особенностям, галофиты относительно легко преодолевают высокое осмотическое давление почвенного раствора. Особенности их заключаются в том, что они способны накапливать органические вещества или минеральные соли. Обмен веществ голофитов отличается от гликофитов. Фотосинтез, дыхание, водообмен, ферментативные реакции у галофитов ниже чем у гликофитов. Повышение вязкости и снижение эластичности протоплазмы у галофитов по сравнению с гликофитами изменяет их водной режим и засухоустойчивость. В процессы онтогенеза галофиты больше приспособлены расти в условиях высокой концентрации солей и не теряют способности к формообразовательным процессом. (рис. 26)

Засоление в основном связано с повышенным содержанием натрия в почве, что препятствует накоплению других катионов, таких как калий и кальций.

Засоление вредно для гликофитов, к которым относятся культурные растения. В условиях засоления затрудняется поступление воды из –за повышенного водного потенциала; нарушается азотный обмен: накапливается аммиак и другие ядовитые для растений вещества. Повышенная концентрации солей, особенно хлористых, разобщает окислительное фосфорилирование (Р / О) и уменьшает содержание АТФ. У растений, не устойчивых к засолению нарушается ультраструктура цитоплазмы и хлоропластов клеток. Отрицательное действие солей сказывается прежде всего на корневой системе и при этом страдают наружные клетки корня, которые непосредственно соприкасаются с

раствором соли. У галофитов страдают все клетки, в том числе клетки проводящих систем. Анализ рис. 27 показывает, что у контрольных растений и у растений, произраставших ранее в условиях засоления сернокислым натрием, обособление протоплазмы отсутствует и легко обнаруживаются плазмодесмы. У растений, ранее произраставших на питательной среде с хлористым натрием, обособление протоплазмы в точках роста отсутствует, но в некоторых клетках оно ещё сохраняется.

Рис. 27. Состояние протоплазмы в точках роста и в листьях хлопчатника при расслоении питательной среды.

Контроль: а - точка роста, б - лист; после засоления  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ; в - точка роста, г - лист; после засоления  $\text{NaCl}$ : д - точка роста, е - лист. Увел. 400

Галофиты же в свою очередь делятся на три группы:

К I группе относятся растения протоплазма которых устойчиво к накоплению большого количества солей.(солерос)

К II относятся растения. которые накапливают соли в корнях. но не накапливаются в клеточном соке. ( кустарник тамарикс. лох)

К III группе относятся растения. у которых цитоплазма клеток малопроницаема для солей, а высокое давление клеток обеспечивается за счёт накопления углеводов, образующихся при интенсивном фотосинтезе. Солеустойчивость растений является генетическим признаком и проявляется в процессе роста и развития.

Устойчивость засухе определяется рядом физиолога- биохимических особенности и прежде характером накоплением белков.

Засухоустойчивые и жароустойчивые растения способны к синтезу более жароустойчивых белков-ферментов. Эти растения обладают способностью к усиленной транспирации, что позволяет или снижать температуру.

Установлено, что воздействие низких температур изменяется в зависимости от оводнённости тканей. Сухие семена способны выдерживать -196С и не погибать. Основное повреждение растений вызывает льдообразование в клетках и в межклетниках, при этом нарушается структура цитоплазмы и клетка погибает. Процесс закаливания помогает растениям повысить устойчивость к низким температурам и он приурочен лишь к определенным этапам развития. Так, древесные растения должны закончить процесс роста и должен произойти отток пластических веществ из надземных органов в корневую систему. Следовательно, вес период растений должен успеть завершиться в летний период. Растения не успевшие завершить ростовые процессы к осени не способны к закаливанию.

Засуха меняет вегетационный период растений и отрицательно влияет на устойчивость растений к пониженным температурам.

Обладая приспособительными функциями, растения способны произрастать при самых неблагоприятных условиях. Например, гликофиты, произрастающие на засоленных почвах характеризуются, подобно галофитам, пониженным обменным веществам.

Токсичность солей с повышением температуры неизменно повышается.

Соотношение минеральных веществ в растениях также меняется под влиянием токсичных солей и поэтому растение испытывает голод в отношении необходимых питательных веществ. Поскольку непитательные соли заполняют клетку растений и являются балластом.

Растение способно освобождаться от ненужных солей путем гуттации, осадения, внутреннего отложения. Наряду с этим культурные растения способны повышать внутреннюю осмотическую силу по сравнению с осмотическим давлением внешнего раствора. Они (пшеница, подсолнечник и

др.) повышают свою сосущую силу за счёт накопления в тканях продуктов ассимиляции.

Эти явления указывают, что растения, приспособившиеся к засолению, целесообразно используют непитательные соли для поддержания своего жизненного уровня; растения же, не переносящие засоления, препятствуют проникновению солей а поступившие соли тем или иным путем выводятся из сферы воздействия на плазму.

### **Устойчивость растений к засухе.**

Засухоустойчивость растений – это способность растений приспосабливаться к обезвоживанию и недостатку влаги.

Такие растения называются ксерофитами и имеют специфические функции и анатомическое строение у засухоустойчивых растений при неблагоприятных условиях снижается интенсивность дыхания, водообмен, ферментативные реакции, что в итоге способствует их выживаемости. Они имеют мелкие листья толстую кору и мощную корневую систему. Засухоустойчивые и жароустойчивые растения способны к синтезу более жароустойчивых белков-ферментов. Эти растения обладают способностью к усиленной транспирации, что позволяет им снижать температуру.

Морозостойкие растения способны приспосабливаться к низким температурам. Установлено, что воздействие низких температур изменяет в зависимости от оводненности тканей. Основное повреждение растений вызывает льдообразования в клетках и в межклетниках, при этом нарушается структура цитоплазмы и клетка погибает.

Основной метод закаливания растений к низким температурам и недостатку влаги – это менять вегетационный период.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие виды неблагоприятных условий среды вы знаете?

- 2) Что такое адаптация, и ее механизм?
- 3) Какие пути повышения устойчивости существуют?

#### Тема № 24.

### **Физиология патологии растений.**

Патогенные микроорганизмы (вирусы, бактерии, грибы) попадая на те или иные органы растения, способны вызвать различные заболевания. Обязательным условием для заболевания является способность микроорганизма проникать через неповрежденную, защищенную поверхность во внутренние ткани растения.

Обязательное условие для прорастания спор многих патогенных грибов – присутствие капельной воды.

Важнейшим фактором заражения является температура. Оптимальная температура для заражения колеблется в пределах 15-30°.

Существенным фактором заражения растений является свет. Для большинства фитопатогенных микроорганизмов прямой солнечный свет препятствует проникновению их в растительный организм. Количество проникших микроорганизмов в растение зависит от уровня проницаемости протоплазмы клеток растений.

Уровень проницаемости коррелирует с устойчивостью к болезням - чем выше уровень проницаемости, тем выше процент заражения растений.

Иногда вещества, образуемые устойчивыми растениями, способны подавлять развитие патогенных микроорганизмов. Так, в растениях хлопчатника развитие фузариозного вилта подавляется госсиполом (фепольное соединение).

Физиолого-биохимические свойства инфицированного организма возникают как следствие взаимного влияния партнеров: растения – хозяина и паразита.

Характер изменений химических и физиологических свойств растения при заболевании зависит от ряда причин, важнейшими из которых являются:

- 1) биологические особенности, характер питания и вирулентность паразита.
- 2) особенности обмена веществ и степень устойчивости растения – хозяина.
- 3) интенсивность инфекции и фазе развития заболевания.
- 4) условия среды.

У больных растений отмечается увеличение проницаемости пограничных слоев плазмы, увеличение экзоосмоса неорганических солей и органических соединений из клеток.

Показано обезвоживание тканей, усиление транспирации, связанные с повреждением поверхности тканей растения, нарушение поступления воды. Наблюдается подъем транспирации, в результате чего в тканях растения создается водный дефицит.

Значительно ослабляется фотосинтетическая активность, вследствие частичного отмирания листовой ткани. А также снижается содержание хлорофилла, в результате чего снижается содержание углеводов, прежде всего сахарозы и клетчатки.

Наиболее существенные сдвиги в дыхательной системе растений, возникающие под воздействием инфекции, определяется степенью устойчивости растений. Усиление процессов распада, нарушение энергетического обмена преобладают у объектов неустойчивых: наблюдается сначала вспышка а затем падение интенсивности дыхания вследствие отмирания тканей.

**Иммунитет растений.** Иммунитетом называют невосприимчивость к заболеваниям, проявляемую к живым организмом при непосредственном контакте с возбудителем данной болезни. Иммунитет животного организма,

как правило, покоится на присутствии крови специфических веществ, являющихся следствием реакции на инфекцию.

Иммунитет же растений – это взаимодействие растения - хозяина и паразита.

Различия между иммунитетом растений и животных начинаются с первой фазы заражения – проникновения паразита внутрь организма хозяина. У животного микроорганизмы, как правило, попадают внутрь организма пассивно; реакция сопротивления в этих случаях отсутствует.

Напротив, в растениях возбудители болезни проникают в большинстве случаев через покровные ткани, состоящие из слоя кутинизированных клеток.

Значительные группы бактерии, лишенные комплекса цитолитических ферментов, оказываются неспособными паразитировать на растениях, чем определяется менее широкое распространение растительных бактериозов по сравнению с микозами.

Условия среды значительно больше влияют на восприимчивость и степень устойчивости растений, чем животных.

Поэтому условия выращивания существенно влияют на степень сопротивляемости инфекции. В значительной степени устойчивость растений к болезням зависит от агротехники, условий минерального питания, водного режима и т. д.

Степень поражаемости зависит от фазы развития, возраста растений, его анатомо-морфологических особенностей, химического состава растений. Следовательно, проблема иммунитета является категорией физиологической и биохимической.

### **Литература:**

- 1) С.И. Лебедев. Физиология растений. “Колос”, М. 1988.

- 2) Якушкина Физиология растений “Высшая школа”, М. 1980.
- 3) Э. Либберт Физиология растений “Мир” Москва 1976.

### **Дополнительная литература:**

- 1) А. Леопольд Рост и развитие растений “Мир” Москва 1968.
- 2) Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская Биохимия и физиология растений. АНСССР, Москва, 1960.
- 3) Б. П. Строганов Физиология основы солеустойчивости растений. АНСССР, Москва, 1962.
- 4) К. А. Тимирязев Жизнь растения АНСССР, Москва, 1962.
- 5) А. И. Имамалиев Дефолианты и их физиологическое действие на хлопчатник “Фан” Ташкент, 1969.
- 6) М. Н. Запроментов. Основы биохимии фенольных соединений “Высшая школа”, Москва 1974.
- 7) М. С. Бардинская Растительные клеточные стенки и их образование “Наука” Москва 1964.
- 8) И. А. Тарчевский, Г. Н. Марченко Биосинтез и структура целлюлозы “Наука” Москва 1985.
- 9) В. И. Кефели Рост растений “Колос”. Москва 1973.
- 10) Гормональная регуляция онтогенеза растений. Под редакцией Чайлахяна М. Х. И др. “Наука”, Москва 1984.
- 11) Ж. Бернье, Ж-М Кине, Р Сакс Факторы цветения “Агропромиздат” Москва, 1985.
- 12) Успехи в области изучения пестицидов Под редакцией профессора Н.Н. Мельникова “Иностранная литература” Москва 1962.
- 13) Физиология сельскохозяйственных растений. Физиология растительной клетки Фотосинтез. Дыхания главный редактор Б.А. Рубин. Московский университет Москва 1967 том 1.

- 14) Физиология сельскохозяйственных растений. Минеральное питание. Рост и развитие. Эмбриогенез и органогенез.  
Главный редактор С.С. Андреев. Московский университет Москва 1967 том 2.
- 15) Имамалиев А. И. И др. Гербициды и их действия на растение Ташкент, 1973 г.
- 16) Влияние внутренних и внешних факторов на физиологические и биохимические процессы хлопчатника.  
Ташкент “Фан” Уз ССР 1981.