

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

краткий курс лекций

Лекция 1.

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ – НАУКА.

1.1. Физиология растений - наука об организации и координации функциональных систем зеленого растения.

Физиология растений – наука, которая изучает закономерности жизненных процессов (фотосинтез, дыхание, минеральное и водное питание, рост и развитие и др.), их сущность и взаимосвязь с окружающими условиями.

Физиология растений относится к биологическим наукам, в самостоятельную науку она выделилась в XIX в. и является отраслью экспериментальной ботаники.

Объектом изучения физиологии растений являются зелёные растения, которые отличаются от всех других форм живых существ способностью использовать в качестве источника энергии электромагнитную энергию света, преобразовывать ее в свободную (химическую) энергию различных органических соединений, что создает материальную и энергетическую базу для существования всех других организмов.

Главная задача физиологии растений – раскрыть сущность процессов жизнедеятельности растительного организма в целях научного обоснования приемов возделывания растений, направленных на повышение их продуктивности и качество продукции. Это позволяет рассматривать физиологию растений как теоретическую основу практического растениеводства и рационального земледелия в целом.

1.2. Физико-химический, экологический и эволюционный аспекты физиологии растений.

Наряду с общими закономерностями протекания физиологических процессов, свойственных всем растениям вообще, важно знать особенности конкретного вида или сорта растения и его реакцию на условия внешней среды. Важно представить и оптимальные условия произрастания того или иного вида растения. Поэтому различают наряду с общей и частные физиологии растений, например физиологию сахарной свеклы, физиологию пшеницы и т.д.

Подобные нарушения гомеостаза биосистем под влиянием человека встречаются часто. Так, на XII Международном ботаническом конгрессе и последующих Международных ботанических конгрессах ботаников и физиологов всего мира встревожила судьба тропических лесов. Известно, что тропический лес живет только за счет внутреннего круговорота веществ, с нарушением которого бессистемными рубками возобновление леса затруднено или вообще невозможно. Сплошная рубка тропического леса ведет к образованию пустошей или вторичных лесов низкой продуктивности.

В последние годы ученые, используя новейшие физико-химические техники и принципы, серьезно исследуют основные фундаментальные процессы фотосинтеза: структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата, молекулярную структуру и физико-химические свойства пигментных систем, механизмы первичных процессов преобразования энергии, структуру и функционирование реакционных центров.

Детально изучены природа компонентов и организация основных функциональных комплексов электрон-транспортной цепи, физиологические механизмы регуляции

транспорта электронов, проведен анализ основных путей фотоассимиляции углекислоты и фотосинтетического метаболизма углерода у разных групп растений, исследованы вопросы энергетики фотосинтеза и значение фотоэнергетических реакций в регуляции активности всего комплекса метаболических систем в растении, рассмотрены механизмы эндогенной регуляции фотосинтеза на уровне целого растения, физиологические основы действия внешних факторов, вопросы фотоингибирования, взаимосвязь фотосинтеза с дыханием, минеральным питанием, ростом и другими физиологическими функциями, проблема фотосинтетической продуктивности растений. Важнейший результат этих разносторонних исследований — переоценка общих масштабов фотосинтетической деятельности в биосфере в прошлом и настоящем, а также прогноз ее состояния в ближайшие периоды как функции антропогенного воздействия.

1.3. Методологические основы фитофизиологии.

Сочетание различных уровней исследования (субклеточный, клеточный, организменный, биоценотический) как необходимое условие прогресса физиологии растений. Специфические методы фитофизиологии как науки.

Физиология растений, как и вся биология, — наука фундаментальная. Она стремится проникнуть в сущность природного явления, процесса, рас-крыть его механизм. Это отличает ее от прикладных наук, основным содер-жанием которых является решение сугубо утилитарных практических задач. Отсюда вполне понятными становятся слова крупного русского агрохимика А. И. Стебута: «сначала физиология, потом канавы, запруды, машины...»

Существует тесная связь между структурой различных органелл клетки и структурой растения вообще и их физиологическими функциями. Физиолого-биохимическая эволюция живых организмов на Земле предшествовала структурной. Одна единственная мутация, приведшая к появлению нового белка-фермента, могла дать в результате совершенно новые структуры. В связи с бурным развитием молекулярной биологии различия между строением клеточных структур и их функциями все более и более стираются, все труднее становится провести грань между ними. Ярким примером этому служит изучение биологических мембран.

Основным средством познания физиологических процессов является эксперимент, опыт, т.е. физиология растений — наука экспериментальная. Различают лабораторные, вегетационные и полевые опыты. Лабораторные опыты проводятся с семенами, проростками, изолированными органами, тканями, клетками, органеллами. Вегетационные опыты проводят с растениями, которые выращивают в вегетационных домиках, теплицах или фитотронах (камерах искусственного климата), в сосудах, заполненных почвой или искусственной питательной смесью. Непосредственно в поле, в лесу ставятся полевые опыты. Если задача первых заключается в познании механизмов процессов и их отклонений в зависимости от заданных параметров внешней среды, то вторых и третьих — проверка действия тех или иных практических мероприятий на ход и интенсивность жизненных процессов растений и их продуктивность.

Изучение влияния факторов внешней среды на ход и направленность, а нередко и механизм физиологических процессов, является предметом особой ветви физиологии растений — экологической физиологии, особенно важной для агронома и лесовода.

Из частных методов, получивших широкое распространение в физиологии и биохимии растений, следует назвать газожидкостную распределительную хроматографию, метод меченых атомов, культуру тканей и органов, электронно-микроскопический, электромагнитного резонанса, электрофоретический и некоторые другие.

В связи с возросшим интересом человека к мировоззренческим вопросам научного познания в физиологии растений, равно как и в других науках, все шире стали использоваться наряду с частными методами и более общие приемы научного познания — методологические подходы. Они непосредственно не связаны с какой-либо конкретной наукой.

К методологическим подходам относят исторический, системно-структурный, целевой, взаимодействие наук и их методов в познании, принцип симметрии.

— Исторический подход (метод) диктует необходимость знать историю развития (филогенез) вида или сорта растения, условия, в которых формировался тот или иной вид растения, его биохимическую эволюцию, т.е. учитывать фактор времени. Без учета особенностей развития вида иногда трудно оценить или объяснить результаты научного опыта с растениями.

— При использовании системно-структурного подхода объект рассматривается как система, т.е. комплекс взаимодействующих компонентов или процессов. Специфика той или иной системы не исчерпывается лишь особенностями составляющих ее элементов, а связана, прежде всего, с характером взаимоотношений между ними. Биологические системы делятся на два больших класса. Системы первого класса состоят из функционально разнородных элементов и характеризуются целостностью специализированных взаимодополняемых немногочисленных элементов (клетка с органеллами, растительный организм, состоящий из отдельных органов). Второй класс представлен системами, состоящими из многих функционально однородных взаимозаменяемых элементов (ткани из отдельных клеток, популяции из организмов одного вида и т. д.).

В зависимости от глубины и уровня исследования системно-структурный подход включает следующие аспекты: содержательный, логический и энергетический (термодинамический).

— Содержательный аспект используется при обычном экспериментальном изучении растения, его жизненных отправлениях с получением конкретных научных материалов. Так как все части растения не только связаны между собой, но и взаимодействуют, то при изучении жизни листа важно знать и физиологические процессы, протекающие, например, в корневых системах.

— Логический (математический, кибернетический) аспект используется обычно тогда, когда исследование самого объекта затруднено или вообще невозможно или требует слишком много времени и средств. Ярким примером использования данного аспекта системно-структурного подхода является широкое использование электронно-вычислительных машин (ЭВМ), с помощью которых исследователь перебирает многие варианты для достижения, например, оптимальных условий выращивания растений в теплицах.

— Применение энергетического аспекта связано со знанием законов термодинамики и влияния движения тепла на свойства системы, обычно саморегулируемой. С помощью этого приема можно описать движение воды в растении или в более сложной системе почва — растение — атмосфера.

Системно-структурный подход имеет большое значение в научном познании, ибо дает возможность рассматривать объект как специфическую систему взаимодействующих элементов, позволяет глубже выявить особенности структуры и функции рассматриваемой системы, помогает находить новые пути и направления научных исследований.

— В тех случаях, когда конечный результат того или иного процесса нельзя установить опытным путем, используют целевой подход. В данном случае процесс или явление рассматривается в виде тенденции развития, гипотетически. При этом неважно, может ли какое-либо явление или процесс быть целесообразным в непосредственном смысле слова или нет. Исследование ведется таким образом, как будто результат процесса имеется в действительности в виде своеобразной цели. Цель выступает здесь как нечто условное. Исследователь улавливает тенденцию развития процесса, структуры, явления и с учетом этого строит свои научные программы. Целевой подход — это основной прием гипотетического предвосхищения, описания процесса и явления, подлежащего последующему анализу, изучению. Он очень полезен при постановке новых проблем, разработке новых научных направлений и программ, варьировании экспериментов.

— Живой растительный организм — это очень сложная биологическая саморегулирующаяся система. Чем сложнее система, тем более глубокими и всесторонними становятся ее связи с другими объектами или системами, тем сложнее формы ее существования. Поэтому необходимо проводить комплексные физиологические и биохимические исследования с участием представителей смежных дисциплин, т.е. использовать взаимодействие наук и их методы в познании одного и того же объекта. Отсюда возникло крылатое выражение «работать на стыках наук». В наше время именно на стыке наук рождаются научные открытия, утверждается принцип многокачественности и полиструктурности изучаемого объекта или системы. Ярким примером этому являются комплексные исследования растительных сообществ, начало которым положил академик В.Н. Сукачев (биогеоценология).

— Использование принципа симметрии основано на том, что в природе обычно наблюдается пропорциональное расположение частей целого в пространстве, соответствие одной части объекта другой. Применительно к физиологии и биохимии растений этот принцип незаменим при изучении лево- и правовращающихся оптически активных органических соединений, их свойств и роли в жизни растений, при исследовании ядов и противоядий, стимуляторов и ингибиторов и т. д.

1.4. Этапы развития физиологии растений, их связь с общим развитием биологии и с практикой. Отечественные школы физиологов растений.

Очень увлекательна история развития физиологии растений как отдельной ветви ботаники. Возникла она в конце XVIII — начале XIX столетия, когда появился фактический материал о процессах жизнедеятельности растений. Английский естествоиспытатель Д. Пристли (1733— 1804), голландский врач Я. Ингенгауз (1730-1799), швейцарские ботаники Ж. Сенебье (1742-1809) и Н.Т. Соссюр (1767-1845), французский ученый Ж.Б. Буссенго (1802-1887) тщательно продуманными опытами открыли фотосинтез у растений, процесс дыхания, показали зависимость фотосинтеза от света, связь между поглощением углекислоты и выделением кислорода у растений.

В середине XIX в. физиология растений стала выделяться в самостоятельные кафедры при университетах, в том числе и в России: в 1863 г. в Москве, в 1867 г. в

Петербурге. Профессором первой в России самостоятельной кафедры физиологии растений при Московском университете был С.А. Рачинский (1836- 1902). Он осуществил первый перевод на русский язык книги Ч. Дарвина «Происхождение видов», выдержавшей три издания и способствовавшей широкому распространению эволюционного учения среди русских биологов. С.А. Рачинскому принадлежат работы по выяснению механизма ростовых движений у растений, изучению химического состава клеточного сока растений, роли цитоплазмы в жизни растений.

Первым русским ученым, посвятившим себя физиологии растений, создавшим крупную научную школу, первый отечественный учебник (1885) и монографию по физиологии растений, следует по праву считать академика А.С. Фаминцина (1835—1918). Ему принадлежат открытие фотосинтеза на искусственном свете, работы по росту и развитию, превращению веществ, симбиотическим взаимоотношениям между водорослями и грибами, сравнительной и эволюционной физиологии растений. Монография А.С. Фаминцина «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883) не только служила многим поколениям физиологов настольной книгой, но и выдвинула ряд проблем, над которыми трудились не один десяток лет русские и иностранные ученые. С именем этого замечательного ученого связана и организация первой в нашей стране лаборатории по физиологии растений при Академии наук, родоначальнице современного Института физиологии растений РАН. Среди представителей его научной школы видим Д.И. Ивановского — основоположника вирусологии, С.Н. Виноградского — первооткрывателя хемосинтеза, М.С. Цвета — автора хроматографического метода, О.В. Баранецкого — крупного специалиста в области водного режима растений, И.П. Бородина — специалиста по экологии дыхания растений, А.А. Рихтера — автора теории хроматической адаптации водорослей и других видных ученых. Они внесли значительный вклад в экспериментальную ботанику и выдвинули отечественную физиологию растений на одно из первых мест в мире.

С 1872 г. в Московском университете стал работать крупный физиолог растений, блестящий экспериментатор, историк науки и ее талантливый популяризатор К.А. Тимирязев (1843 — 1920). Наибольший вклад он внес в изучение энергетики фотосинтеза, доказал применимость закона сохранения энергии к фотосинтезу, создал замечательную сводку «Жизнь растения», имевшую непреходящее значение, существенно развил и пропагандировал исторический подход в биологическом исследовании. Его учениками стали Ф.Н. Крашенинников, занимавшийся изучением продуктов фотосинтеза с энергетической точки зрения, В.И. Палладии, один из авторов современного представления о дыхании растений, Е.Ф. Вотчал, много сделавший в изучении механизма движения восходящего водного тока в древесных растениях, основоположник отечественной физиологии древесных растений Л.А. Иванов и выдающийся физиолог-агрохимик Д. Н. Прянишников.

В настоящее время в странах СНГ и за рубежом трудится большая армия физиологов растений в научных учреждениях и в вузах, особенно в университетах. Только в нашей стране создано несколько специализированных институтов, в том числе ведущий из них — Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН в Москве.

За последние годы специалисты в области молекулярной биологии добились серьезных успехов в изучении глубинных сторон жизненных явлений. Эпохальным открытием явилась расшифровка строения и функций нуклеиновых кислот, этих материальных носителей наследственности, на чем базируется современная

генетическая инженерия, биотехнология, генетика и селекция организмов. Достаточно полно выяснены энергетика и химизм фотосинтеза, механизм транспорта органических веществ, энергетика и экология дыхания и его роль в общем обмене веществ и репарациях (восстановлении нарушенных структур и процессов). Существенны результаты работ по экспериментальному морфогенезу, культуре тканей, физиологически активным веществам, эволюционной физиологии и хемосистематике растений. Современный взгляд на физиологию формирования урожая основных полевых культур, структурно-функциональные, физиолого-биохимические и экологические аспекты адаптации сельскохозяйственных культур в условиях стресса, представлен в таких учебниках, как «Частная физиология полевых культур» (под редакцией Е.И.Кошкина, 2005), и «Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур» (Е.И. Кошкин, 2010).

1.5. Физиология растений – теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии. Физиологические основы продуктивности растений. Главные проблемы современной фитофизиологии

Основные направления современной физиологии растений. Базу отечественной физиологии растений и ее мировую славу в прошлом создали работы А. С. Фаминцына, К. А. Тимирязева, М. С. Цвета, Н. А. Максимова, Т. Н. Годнева, Д. А. Сабина, Д. Н. Прянишникова, Н. Г. Холодного, В. Н. Любименко, А. Л. Курсанова. Они заложили и основные направления этой науки. В современной физиологии растений различают шесть принципиально важных направлений (А. Л. Курсанов, 1973): биохимическое, биофизическое, онтогенетическое, эволюционное, экологическое, синтетическое (кибернетическое).

Биохимическое направление исследует функциональную роль различных органических веществ, образующихся в растениях, закономерности минерального питания, пути биосинтеза органических соединений, роль минеральных веществ как регуляторов состояния клеточных коллоидов, биокатализаторов процессов метаболизма, центров электрических явлений в клетке.

Биофизическое направление исследует биофизические основы физиологических функций и функциональных систем, вопросы энергетики, электрофизиологии, физико-химические закономерности фотосинтеза и дыхания, водного режима, корневого питания, роста и развития, раздражения растений.

Онтогенетическое направление исследует возрастные закономерности развития растений, морфогенез, приемы управления развитием растений (фотопериодизм, светокультура, закаливание растений и др.).

Эволюционное (сравнительное) направление исследует физиологические особенности филогенеза конкретных видов, особей растений, особенности онтогенеза растений при определенных внешних условиях, изучает онтогенез как функцию генотипа и внешних условий.

Экологическое направление исследует зависимость физиологических функций растений от экологических факторов среды, участвует в разработке эффективных приемов управления ростом и развитием растений в производственных условиях (оптимизация условий минерального питания, водного режима, приемы повышения белковости, сахаристости урожая, повышение устойчивости растений к неблагоприятным внешним условиям и др.).

Синтетическое (кибернетическое) направление исследует общие закономерности роста растений, энергетики и кинетики взаимосвязанных физиологических процессов в системе целого растения, разрабатывает способы регуляции и управления процессами в биологических системах.

В дополнение к названным целесообразно выделить прикладное (частная физиология) направление. Оно исследует физиологию конкретных видов и сортов сельскохозяйственных культур с целью совершенствования их агротехники, получения максимально возможных и устойчивых урожаев, разрабатывает физиологические паспорта и модели сортов основных сельскохозяйственных культур применительно к региональным почвенно-климатическим условиям страны, разрабатывает методы и приборы диагностики физиологического состояния и оценки устойчивости растений.

В биохимии растений также существуют различные направления: аналитическое, физиологическое, прикладное, генетическое, молекулярное и квантовое. Большое будущее принадлежит биохимической генетике.

Для фундаментальных исследований процессов жизнедеятельности растений все направления физиологии и биохимии растений важны и взаимосвязаны. Теоретическая физиология растений и ее влияние на практику будут развиваться по пяти основным направлениям, объективно вытекающим из мировых тенденций развития науки и практики (А. Т. Мокроносов, 1988).

Первое направление развития физиологии растений — организация, регуляция и интеграция функциональных систем в растительном организме на разном уровне организации (от молекулярно-биологического до ценотического). На молекулярно-биологическом уровне это организация и экспрессия генома, его регуляция, исследование мембранных структур и клеточных органелл, взаимодействие компартментов в клетках, исследование потоков веществ, энергии и информации в различных системах клетки. На надклеточном уровне — исследование плазмодесм и других канализированных путей передачи сигнала, информации, энергии в этих специализированных многоклеточных композициях. На уровне целого растения — изучение систем дальнего транспорта, донорно-акцепторных отношений, физиологии запасующих органов, аттрагирующих систем. И наконец, исследования на уровне ценозов в практических целях в связи с проблемами регуляции и оптимизации природных и агросистем.

Второе направление развития физиологии растений — молекулярно-генетические и физиологические основы онтогенеза растений. Проводятся исследования проблем организации, координации и кооперации всех геномов клетки — ядерного, пластидного, митохондриального и даже вирусного, взаимодействие которых обеспечивает рост, специализацию, морфогенез, развитие, сексуализацию растительного организма в онтогенезе. Это направление связано с ролью фитогормонов и других природных регуляторов гормонально-ингибиторной природы в реализации генетической программы онтогенеза растений, включает разработку приемов вмешательства в процессы жизнедеятельности растений в практических целях.

Третье направление развития физиологии растений — фотосинтез и продукционный процесс. Исследуются принципы структурной организации фотосинтетического аппарата как системы первичной трансформации и запасания световой энергии; физиолого-генетические и энергетические составляющие фотосинтетической продуктивности в онтогенезе растения, ядерно-пластидные генетические отношения, фотосинтетический метаболизм углерода и азота, организация донорно-акцепторных систем фотосинтеза на клеточном, субклеточном и

организменном уровнях; оптимизация фотосинтетической деятельности агрофитоценозов; разработка принципов управления фотосинтетической продуктивностью и продукционным процессом в биотехнологических, промышленных и биорегенерационных системах, промышленная фитотроника, создание высокоэффективных систем культуры растений в закрытом грунте, где растение соединено с управляющей ЭВМ, создание систем жизнеобеспечения для наземных и космических целей.

Четвертое направление развития физиологии растений — это физиолого-биохимические и молекулярные основы устойчивости растений к неблагоприятным условиям температуры, водного режима, избытка солей, гипо- и аноксии, радиации, устойчивости к биологическим патогенам и другим факторам. Проблема адаптации растений к стрессовым условиям, иммунитета к биологическим патогенам — ключевая для земледелия. Изучаются защитные системы на клеточном структурно-метаболическом уровне, включающие индукцию синтеза протекторных соединений, сопряженность всех последовательных процессов, начиная с восприятия сигнала клеточными рецепторами, индукции экспрессии генома, синтеза адаптивных белков, изменения липидного и белкового комплекса мембран, далее следуют морфо-структурные изменения растений.

Пятое направление развития физиологии растений — фотосинтез и продуктивность как фактор сбалансированности биосферных процессов на земле исследует биосферные процессы, начиная от состояния озонового экрана, включая процесс снижения гумуса в почвах.

Помимо названных фундаментальных проблем развития физиологии растений эта наука решает значительный комплекс практических задач в условиях природных экосистем (количественное исследование энерго-, массообмена, экология растений, защита генофонда), в условиях полевого земледелия (неблагоприятное воздействие на экологическую среду, резкое ухудшение качества растительной продукции — загрязнение нитратами и нитритами, повышенный мутагенный фон, загрязнение среды пестицидами и другие проблемы адаптивного земледелия), в условиях фитотрона (проблемы промышленной фитотроники, реализация биологического потенциала растения, методы оптимального поиска и оптимизации среды с помощью специальных датчиков растений и ЭВМ).

Особенно важны для нашей страны разработка научных основ адаптивного земледелия, гарантирующего получение устойчивых урожаев независимо от погодных условий, основ экологического земледелия, создание энерго- и ресурсосберегающих технологий в растениеводстве, обеспечение высокого качества растениеводческой продукции. В решении этих вопросов большая роль принадлежит физиологии и биохимии растений. Влияние физиологии растений на селекционный процесс должно быть более эффективным. Необходимо помнить слова академика Н. И. Вавилова о том, что «генетика и селекция ждут от физиолога разработки частной физиологии отдельных культур, сортовой физиологии, физиологической систематики сортов. Создание такой «физиологической систематики» оплодотворит всю работу селекции и упростит ее». Ставится задача вывести, интенсивные, отзывчивые на высокий фон, имеющие комплексную устойчивость сорта и гибриды сельскохозяйственных культур, создать оптимальные физиологические модели сортов для различных зон страны. Реализация указанной программы исследований имеет большое значение для ускорения научно-технического прогресса в земледелии. Раскрывая зависимость биологических процессов, происходящих в растениях, от условий внешней среды,

физиология растений создает теоретическую основу для системы приемов, направленных на повышение продуктивности растений, улучшение качества сельскохозяйственной продукции.

Вопросы для самоконтроля

1. Физиология растений - наука об организации и координации функциональных систем зеленого растения.
2. Физико-химический, экологический и эволюционный аспекты физиологии растений.
3. Методологические основы фитофизиологии.
4. Этапы развития физиологии растений, их связь с общим развитием биологии и с практикой.
5. Физиология растений – теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 2

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ.

2.1. Симбиогенная гипотеза возникновения растительной клетки.

Стратегия существования высших растений обусловлена прежде всего двумя их главными свойствами — фототрофным типом питания и отсутствием активной подвижности. Эти два свойства наложили отпечаток на все уровни организации растительного организма, вплоть до клеточного.

Помимо общих для всех эукариотических клеток признаков, клетки растений обладают рядом особенностей. Главные из них — наличие пластид, вакуолей и жесткой клеточной стенки.

Присутствие пластид связано прежде всего с фототрофным типом питания растений. Пластиды, как и митохондрии, имеют собственный геном. Таким образом, еще одной особенностью растительной клетки является то, что она совмещает в себе три относительно автономные генетические системы: ядерную (хромосомную), митохондриальную и пластидную. Наличие трех геномов является следствием симбиотического происхождения растительных клеток. При этом растительная клетка, в отличие от других эукариотических клеток, образовалась как минимум из трех исходно самостоятельных форм:

- 1) «хозяйского» организма, генетический аппарат которого переместился в ядро;
- 2) гетеротрофной бактерии (похожей на родоспириллу), послужившей предшественницей митохондрии;
- 3) древней бактерии с оксигенным фотосинтезом, похожей на цианобактерию *Scinechocystis*, ставшей родоначальницей пластид.

Длительная коэволюция симбионтов привела к перераспределению функций между ними и их генетическими системами, при этом многие гены митохондриальной и пластидной ДНК были перемещены в ядро.

2.2. Мембранные системы растительной клетки.

Общим свойством организмов, населяющих нашу планету является то, что все они состоят из клеток. Внутренняя структура клетки совершенна, что обеспечивает выполнение ею всех функций организма. Поэтому клетка является как структурной, так и функциональной единицей.

Строение основных компонентов клетки студенты изучали в курсе ботаники, поэтому этот вопрос в лекции не рассматривается.

Важную роль в жизни клетки играют биологические мембраны. Они отделяют клеточное содержимое от внешней среды (плазмалемма), вакуолярный сок от цитоплазмы (тонопласт). В микроскопически малом объеме клетки помещается большое количество мембран имеющих огромные рабочие поверхности. Вся цитоплазма пронизана эндоплазматическим ретикулумом (ЭПР), образованным мембранами. Они окружают ядро, пластиды, митохондрии и другие органеллы клетки. Часто мембраны располагаются внутри самих органелл. В большинстве случаев толщина мембран составляет 5-10 нм. Например, толщина плазматической мембраны равна 7,5 нм.

Предложено несколько моделей строения мембраны. Наибольшее признание получила модель, согласно которой основой клеточной мембраны является непрерывный бимолекулярный слой липидов, гидрофобные группы которых обращены друг к другу, а полярные – направлены наружу, так как окружающая среда – вода. В липидную основу встроены ассиметрично расположенные белковые молекулы.

К некоторым липидным и белковым молекулам на внешних поверхностях могут присоединяться углеводные компоненты.

Липиды. Среди липидов значительная доля принадлежит фосфолипидам. Они являются сложными эфирами трёхатомного спирта глицерина. У фосфолипидов две гидроксильные группы в молекуле глицерина замещены жирными кислотами, а третья – фосфорной кислотой. К фосфорной кислоте могут быть присоединены различные полярные соединения, чаще всего аминоспирты – этаноламин или холин, молекулы фосфолипидов полярны, так как они содержат полярную гидрофильную «головку» (глицерин, фосфорная кислота, аминоспирт) и два гидрофобных углеводородных «хвоста». Наряду с фосфолипидами в состав мембран входят гликолипиды и сульфолипиды. Гликолипиды вместо остатка фосфорной кислоты содержат производные сахаров.

Белки. В зависимости от расположения в мембране и характера связи с липидным слоем мембранные белки условно можно разделить на три группы: интегральные, периферические и поверхностные (рис.1).

Интегральные белки полностью погружены в мембрану, иногда пронизывают ее насквозь. Связь интегральных белков с мембранными липидами очень прочная и определяется, главным образом, гидрофобными взаимодействиями. *Периферические белки* частично погружены в гидрофобную область, а *поверхностные* - находятся вне ее. В первом случае связь с липидами в основном определяется электростатическими взаимодействиями, а во втором – исключительно ими. Помимо этого некоторые белки и липиды в мембране связаны ковалентной связью.

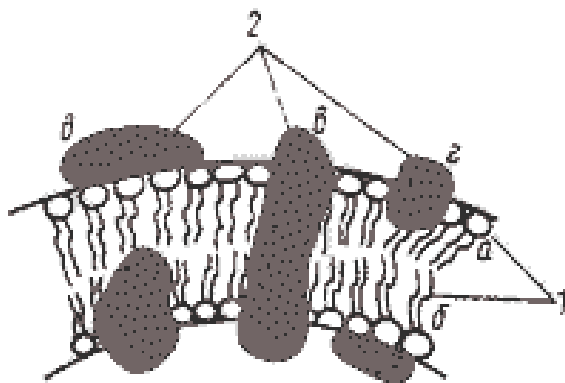


Рис. 1. Модель строения элементарной биологической мембраны
(по Гусеву, Минеевой, 2004):

: 1 — молекулы липидов: *a* — гидрофильная «головка»; *b* — гидрофобный "хвост";
2 — молекулы белков: *v* — интегральная; *z* — периферическая; *d* — поверхностная.

В белковых молекулах или между соседними белковыми молекулами имеются гидрофильные каналы (поры), которые пронизывают мембрану. По ним сквозь мембрану могут проходить полярные молекулы, которые без таких пор пройти бы не смогли, так как липидный компонент мембраны не пропустил бы их в клетку.

Мембранные белки подвижны. Они способны вращаться вокруг своей оси, могут свободно плавать в липидном бислое.

В стрессовых условиях (засуха, мороз) содержание непредельных жирных кислот повышается, что делает мембранный матрикс более жидким и подвижным. С помощью этих изменений в химическом составе мембран удается идентифицировать различия в зимостойкости разнообразных сортов озимых культур.

В клетке мембраны выполняют различные функции:

1) регулируют распределение питательных веществ между клетками и окружающей средой, обладая свойством избирательной проницаемости;

2) регулируют концентрацию осмотически активных веществ в клетках и обеспечивают поступление воды в клетки посредством осмоса;

3) осуществляют пространственную локализацию отдельных процессов жизнедеятельности клетки, образуют в ней специальные микроотсеки – компартменты;

4) изменяют активность и направленность действия биологических катализаторов клетки – ферментов. Например, липиды, находящиеся в жидком агрегатном состоянии, не влияют на работу фермента, а при локальном «затвердевании» липидов происходит слипание белков – ферментов и нарушается их функция. Поэтому для деятельности мембранных ферментов важно, чтобы окружающие их липиды находились в жидком агрегатном состоянии;

5) выполняют рецепторную функцию, воспринимая внешние раздражения и передавая сигналы о них организму.

2.3. Цитоскелет растительной клетки.

Цитоплазма эукариотических клеток пронизана трехмерной сетью из белковых нитей, называемой *цитоскелетом*. В зависимости от диаметра нити разделяются на *микрофиламенты* (6 — 8 нм) и *микротрубочки* (около 25 нм). Все эти волокна представляют собой полимеры, состоящие из субъединиц особых глобулярных белков.

Микрофиламенты (актиновые нити) состоят из белка актина, наиболее распространенного в эукариотических клетках. Актин может существовать в виде мономера (G-актин, «глобулярный актин») или полимера (F-актин, «фибрилярный актин»). G-актин — асимметричный глобулярный белок (42 кДа), состоящий из двух доменов. По мере повышения ионной силы G-актин обратимо агрегирует, образуя линейный скрученный в спираль полимер F-актин. Молекула G-актина несет прочно связанную молекулу АТФ, которая при переходе в F-актин медленно гидролизует до АДФ, т. е. F-актин имеет свойства АТФазы.

При полимеризации G-актина в F-актин ориентация всех мономеров одинакова, поэтому F-актин обладает полярностью. Волокна F-актина имеют два разноименно заряженных конца: (+) и (-), которые полимеризуются с различной скоростью. В растительной клетке эти концы не стабилизированы специальными белками (как, например, в мышечных клетках), и при критической концентрации F-актина (+)-конец будет удлиняться, а (-)-конец укорачиваться. В условиях эксперимента этот процесс может быть ингибирован токсинами грибов. Например, фаллоидин (яд бледной поганки) связывается с (-)-концом и ингибирует деполимеризацию, в то время как цитохалазин (токсин из плесневых грибов, обладающий свойством цитостатика) присоединяется к (+)-концу, блокируя полимеризацию.

В цитоплазме клеток имеется более 50 различных типов актиноассоциированных белков, которые специфически взаимодействуют с G- и F-актином. Эти белки

выполняют различные функции: регулируют объем G-актинового пула (профилин), оказывают влияние на скорость полимеризации G-актина (виллин), стабилизируют концы нитей F-актина (фрагин, р-актинин), сшивают филаменты друг с другом или с другими компонентами (как, например,

виллин, а-актинин, спектрин) или разрушают спираль F-актина (гель-золин). Активность актин-ассоциированных белков регулируется ионами Ca^{+} и протеинкиназами.

Микротрубочки построены из глобулярного белка тубулина, представляющего собой димер α - и β -субъединиц (53 и 55 кДа). Гетеродимеры α и β образуют линейные цепочки, называемые протофиламентами; 13 протофиламентов образуют циклический комплекс, затем кольца полимеризуются в длинную трубку. Как и микрофиламенты, микротрубочки представляют собой динамические полярные структуры с (+)- и (-)-концами. Конец (-) стабилизирован за счет связывания с centrosомой (центр организации микротрубочек), в то время как для (+)-конца характерна динамическая нестабильность. Он может либо медленно расти, либо быстро укорачиваться. Тубулиновые мономеры связывают ГТФ, который медленно гидролизует в ГДФ. С микротрубочками ассоциируют два вида белков: структурные белки MAP и белки-транслокаторы.

Для цитоскелета животных клеток характерно наличие промежуточных волокон. Типичными представителями таких белков являются цитокератины, десмин, виментин, кислый фибриллярный глиапротеин. Все эти белки имеют в центральной части базовую стержневую структуру — суперспирализованную α -спираль. Такие димеры ассоциируют антипараллельно, образуя тетрамер. Агрегация тетрамеров по принципу «голова к голове» дает протофиламент.

Восемь протофиламентов образуют промежуточное волокно. В отличие от микрофиламентов и микротрубочек свободные мономеры промежуточных волокон едва ли встречаются в цитоплазме. Их полимеризация ведет к образованию устойчивых неполярных полимерных молекул.

Белки подобного типа обнаружены в растительных клетках, однако формирование типичных промежуточных волокон не зарегистрировано.

Цитоскелет выполняет три главные функции:

1) формирует механический каркас, который придает клетке форму и обеспечивает связь между мембраной и органеллами; каркас представляет собой динамичную структуру, которая постоянно обновляется по мере изменения внешних условий и состояния клетки. Для растительной клетки, имеющей жесткую клеточную стенку, формообразующая роль цитоскелета несущественна;

2) действует как «мотор» для клеточного движения: компоненты цитоскелета определяют деление клеток, перемещение органелл, движение цитоплазмы (моторная функция цитоскелета также более важна для животных клеток);

3) служит «рельсами» для транспорта органелл и других крупных комплексов внутри клетки.

Вопросы для самоконтроля

1. Симбиогенная гипотеза возникновения растительной клетки.
2. Мембранные системы растительной клетки.
3. Цитоскелет растительной клетки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 3.

СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ И ИНТЕГРАЦИИ У РАСТЕНИЙ.

3.1. Регуляция процессов на клеточном уровне.

Сложное строение растительного организма, дифференцированного на большое количество специализированных органоидов, клеток, тканей и органов, требует и совершенных систем управления.

Целостность всякого, в том числе и растительного, организма обеспечивается системами регуляции, управления и интеграции. В технике под регуляцией обычно понимают поддержание значений параметров системы в заданных границах. Управление — это процесс перевода системы из одного состояния в другое путем воздействия на ее переменные. Однако в более широком смысле термин «регуляция» включает в себя и процессы управления. В таком более широком смысле этот термин употребляется и в биологии. Регуляция обеспечивает гомеостаз организма, т. е. сохранение постоянства параметров внутренней среды, а также создает условия для его развития (эпигенеза). На всех уровнях организации гомеостаз обеспечивается отрицательными обратными связями, эпигенез — преимущественно положительными обратными связями.

В ходе эволюции сначала должны были возникнуть внутриклеточные системы регуляции. К ним относятся регуляция на уровне ферментов, генетическая, и мембранная регуляции. Все эти системы регуляции тесно связаны между собой. Например, свойства мембран зависят от генной активности, а дифференциальная активность самих генов находится под контролем мембран. Больше того, в основе всех форм внутриклеточной регуляции лежит единый первичный принцип, который можно назвать рецепторно-конформационным. Во всех случаях белковая молекула — будь то фермент, рецептор или регуляторный белок — «узнает» специфический для нее фактор и, взаимодействуя с ним, изменяет свою конфигурацию. В мультикомпонентных комплексах ферментов, генов и мембран конформационные изменения молекул-рецепторов кооперативно передаются на весь комплекс, влияя на его функциональную активность.

С появлением многоклеточных организмов развиваются и совершенствуются межклеточные системы регуляции. Они включают в себя по крайней мере трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы. Такие взаимодействия сразу обнаруживаются при попытках культивировать те или иные части и органы растений в изолированном виде. Во всех случаях для поддержания жизни изолированных частей в инкубационную среду необходимо добавлять трофические и гормональные факторы, в норме поступающие из других органов целого растения.

3.2. Метаболическая регуляция и механизм контроля протекания процесса по принципу отрицательной (положительной) связи конечными продуктами.

Изостерическая регуляция активности ферментов осуществляется на уровне их каталитических центров. Реакционная способность и направленность работы каталитического центра прежде всего зависят от количества субстрата (закон действия масс). Интенсивность работы фермента определяется также наличием коферментов

(для двухкомпонентных энзимов), кофакторов (специфически действующих катионов) и активаторов или ингибиторов, действующих на уровне каталитического центра. Активность тех или других ферментов может быть связана с конкуренцией за общие субстраты и коферменты, что является одним из способов взаимодействия различных метаболических циклов.

Некоторые ферменты, кроме каталитических (изостерических) центров, имеют также аллостерические, т.е. расположенные в других местах рецепторные участки, которые служат для связывания аллостерических эффекторов (регуляторов). В качестве эффекторов могут выступать определенные метаболиты, гормоны или даже молекулы субстрата. В результате присоединения положительно или отрицательно действующего эффектора к аллостерическому центру происходит изменение всей структуры фермента (конформация), что приводит соответственно к активации или торможению функциональной активности каталитического центра.

Важным способом регуляции ферментативной активности является трансформация латентной формы фермента (зимогена) в активную форму. Это достигается разрушением некоторых ковалентных связей с помощью протеаз, восстановлением дисульфидных групп, фосфорилированием протеинкиназами за счет АТФ или ассоциацией неактивных субъединиц. Потенциально активные ферменты могут не функционировать из-за их компартментации, например, в лизосомах, причем освобождению лизосомных гидролаз способствуют кислые значения рН, свободнорадикальное окисление мембранных липидов и некоторые жирорастворимые витамины и стероиды. Инактивация ферментов осуществляется путем их связывания специфическими ингибиторами белковой природы, а также разрушения протеиназами.

Генетическая регуляция включает в себя регуляцию на уровне репликации, транскрипции, процессинга и трансляции. Молекулярные механизмы здесь те же, однако сложность регуляторных сетей возрастает.

Роль генов состоит в хранении и передаче генетической информации. Информация записывается в структуре хромосомной ДНК в виде триплетного нуклеотидного кода. Информация в клетках передается благодаря синтезу РНК на матрице ДНК (транскрипция) и синтезу специализированных белков на матрице мРНК с участием рРНК и тРНК (трансляция). В ходе и после транскрипции или трансляции происходит модификация биополимеров (процессинг транспортирующихся в места назначения. Специализированные белковые молекулы в соответствии со своей «структурной» информацией путем самосборки образуют специфические комплексы, выполняющие различные функции: каталитические (ферменты), двигательные (сократительные белки), транспортные (насосы и переносчики), рецепторные (хемо-, фото- и механорецепторы), регуляторные (белковые активаторы, репрессоры, ингибиторы), защитные (лектины) и др.

Для извлечения в нужный момент необходимой информации из структур хромосом в клетке существует сложная система регуляции, не все стороны которой в настоящее время известны.

Существует несколько гипотез, объясняющих механизмы пострепликативной регуляции экспрессии генов мРНК. Согласно гипотезе Э. Дэвидсона и Р. Бриттена (1973, 1979), в ядерной ДНК наряду со структурными генами, кодирующими синтез различных мРНК, присутствуют интегрирующие регуляторные гены, содержащие многочисленные повторы. Если в нуклеоплазме в большом количестве появляются транскрипты с определенных регуляторных генов (регуляторные транскрипты), то образуются комплементарные ассоциаты с соответствующими про-мРНК. В результате

эти про-мРНК подвергаются быстрому про-цессингу, и активированные таким образом мРНК начинают функционировать. При этом резко возрастает скорость их считывания с соответствующих структурных генов.

Эффектор 1 (ЭД например фитогормон, взаимодействуя со своим рецепторным белком (РВj), индуцирует транскрипцию определенного интегрирующе-го регуляторного гена с многочисленными повторами а. Про-РНК с этого регуляторного гена подвергается процессингу и регуляторные транскрипты, образуя комплементарные ассоциаты с про-мРНК индуцируют быстрое новообразование и активацию этой мРНК. В отличие от мРНК, считывание и активация мРНК2 зависят от одновременного присутствия двух эффекторов. Причем один из них (Э1) может быть фитогормоном, а второй (Э2) — либо гормоном другого класса, либо метаболитом. Таким образом, синтез мРНК2 — пример генетической индукции, находящейся под двойным контролем. Так, синтез нитратредуктазы у растений можно индуцировать нитратом (субстратная индукция) и фитогормоном цитокинином, причем конечный продукт восстановления нитрата — аммоний — блокирует развитие нитратредуктазной активности.

Механизмы трансляции гораздо сложнее процессов транскрипции. В то время как транскрипцию обеспечивают десятки белков, для осуществления синтеза полипептида необходимы сотни специализированных белков. Только в рибосомах эукариот их 70—100, причем малая и большая рРНК выполняют роль каркаса, на котором осуществляется самосборка этих белков.

Интенсивность и направленность трансляции зависят от 1) концентрации информационных матриц, т. е. специфических мРНК, уровень которых определяется их синтезом, транспортом, хранением, активацией и распадом; 2) присутствия всех компонентов аппарата трансляции (рибосом, тРНК, аминокислот, АТФ, ГТФ, синтетаз, регуляторных белков); 3) физико-химических условий (рН, ионов),

Мембранная регуляция осуществляется благодаря сдвигам в мембранном транспорте, связыванию или освобождению ферментов и регуляторных белков и путем изменения активности мембранных ферментов.

Контактная регуляция активности ферментов имеет место, в частности, в цистернах ЭР и в АГ, где идет достройка и модификация секретируемых белков. Связывание мембранами или освобождение ферментов, как уже отмечалось, также меняет их активность.

Дистанционная мембранная регуляция активности внутриклеточных ферментов осуществляется путем доставки субстратов и коферментов, удаления, продуктов реакции, ионных и кислотно-щелочных сдвигов в компартментах, фосфорилированием ферментов и другими способами. Для животных объектов существенную роль в регуляции активности некоторых ферментов играет аденилатциклазная система, локализованная в мембранах, и циклическая АМР. Однако присутствие этой системы в растительных клетках до настоящего времени остается дискуссионным. В то же время сдвиги в концентрации кальция выполняют в растительных клетках такую же регуляторную роль, как и в животных. Ионы Ca^{2+} , взаимодействуя с регуляторным белком кальмо-дулином, активируют протеинкиназы, фосфорилирующие различные белки, что приводит к изменению их функциональной активности. Ca^{2+} специфически необходим для регуляции таких процессов, как движение цитоплазмы, митоз, секреция.

Мембранная регуляция генной активности на уровне репликации, транскрипции, процессинга и трансляции также осуществляется контактными и дистанционными способами. Причем с появлением у эукариот ядерной оболочки значение мембранной

регуляции возросло. На возможность контактной регуляции указывают многочисленные связи хромосом эукариот с внутренней мембраной ядер, которые, по-видимому, принимают участие в пространственной организации хромосомного аппарата в нуклеоплазме. Примером контактной регуляции в цитоплазме может служить шероховатый ретикулум, на поверхности мембран которого расположены рибосомы.

Дистанционная мембранная регуляция включает в себя транспорт предшественников синтеза ДНК, РНК и белков, освобождение регуляторных белков. Мембранное управление хромосомным и рибосомальным аппаратами осуществляется также с помощью ионных и кислотно-щелочных сдвигов. Так, активность РНК-полимеразы II, синтезирующей мРНК, повышается с увеличением ионной силы до 0,4 моль/л, причем необходимы Mg^{2+} и pH 7,5, в то время как ответственная за синтез рРНК РНК-полимераза I максимальную активность развивает при низкой ионной силе в присутствии Mg^{2+} и при pH 8,5. Эти данные указывают на то, что ионные отношения и pH, зависящие от регуляторной активности мембран, могут быть важным звеном в управлении генным аппаратом. Существует мнение, что сдвиги в ионном гомеостазе клеток в ответ на внешние воздействия служат первичным внутриклеточным индуктором процессов митоза и дифференциальной активности генов. В частности, сдвиг pH в кислую сторону в ряде случаев вызывает деление клеток. Синтез белков также зависит от качественного состава и количественного содержания ионов. Хорошо известна необходимость Mg^{2+} для сборки рибосом и полирибосом. Инициации трансляции благоприятствует низкая концентрация ионов K^+ (NH^+) порядка 30—50 ммоль/л и pH 7,4 — 7,6, а для последующего процесса элонгации полипептида в рибосомальном комплексе оптимальна повышенная концентрация K^+ или NH^+ (до 150 ммоль/л) и pH 8,3 — 8,4.

Взаимодействие с помощью питательных веществ — наиболее простой способ связи между клетками, тканями и органами. У растений корни и другие гетеротрофные органы зависят от поступления ассимилятов, образующихся в листьях в процессе фотосинтеза. В свою очередь надземные части нуждаются в минеральных веществах и воде, поглощаемых корнями из почвы. Корни используют ассимиляты, поступающие из побега, на собственные нужды, а часть трансформированных органических веществ движется в обратном направлении. Изолированные корни в стерильных условиях для нормального развития помимо минеральных веществ и сахара нуждаются еще и в некоторых витаминах, таких, как В₂, В₆ и никотиновая кислота. Очевидно, витамины поступают в корни из побегов.

Сдвиги в содержании различных элементов - питания оказывает обмен веществ, физиологические и морфогенетические процессы в растении. Хорошо известны характерные изменения в растительном организме, обусловленные недостатком или избытком тех или иных минеральных веществ. При голодании усиливается конкуренция различных участков за продукты питания, что сказывается на процессах морфогенеза. При неблагоприятных условиях питания низшие организмы переходят к генеративным процессам. Цветение длиннодневных растений на длинном дне ускоряется при увеличении содержания углеводов и относительно низком содержании азотистых соединений, а зацветанию короткодневных видов на коротком дне, наоборот, благоприятствует понижение содержания углеводов и увеличение азотистых соединений.

Однако нужно отметить, что трофическая регуляция носит скорее количественный, чем качественный, характер. При ограниченном питании у растений, как правило,

развитие продолжается в соответствии с внутренними закономерностями, но у них формируются органы уменьшенного размера и сокращается количество листьев, плодов и семян. Интересно, что при этом конечная величина сформировавшихся семян, даже если это одно семя, мало отличается от нормы. Все это указывает, что наряду с трофическими взаимодействиями в растительном мире функционируют более совершенные системы регуляции, обеспечивающие взаимодействие всех его частей.

3.3. Системы регуляции и их иерархия в растении.

Все системы межклеточной регуляции — трофическая, гормональная, электрофизиологическая — тесно взаимосвязаны между собой. Например, ИУК индуцирует сдвиги в величине электропотенциала, а это в свою очередь оказывает влияние

на транспорт вещества. Каждая из этих систем действует на клетки через системы внутриклеточной регуляции, т. е. изменяя функциональную активность ферментов и мембран, влияя на интенсивность и направленность синтеза нуклеиновых кислот и белков. Таким образом создается единая иерархическая система регуляции, определяющая взаимодействие всех частей растения.

Однако взаимодействие частей еще не обеспечивает целостного поведения растительного организма. Необходима еще централизация управления в каждый данный период онтогенеза. Известно, что растение имеет четко выраженную биполярную структуру, и создают эту структуру ее полюса — верхушки побега и корня. Они являются зонами ткане- и органообразования, сенсорными и аттрагирующими (притягивающими метаболиты) зонами. Верхушка вегетирующего побега, куда входят апикальная меристема и развивающиеся листья, ингибирует рост боковых почек (апикальное доминирование), индуцирует образование проводящих пучков и корнеобразование, влияет на ориентацию листьев, рост корней и т.д.. Столь же многообразные функции выполняет и кончик корня: торможение закладки боковых корней, индукция образования и роста стеблевых почек, поддержание трофики листьев и др. Причем во многих случаях показано, что верхушка побега в этих явлениях может быть заменена ауксином, а верхушка корня — цитокинином, т. е. теми фитогормонами, которые синтезируются в этих доминирующих центрах. Термин «доминирующие области» был предложен Ч. М. Чайлдом для обозначения участков развивающегося эмбриона животных, оказывающих решающее влияние на развитие соседних тканей. Этот термин вполне подходит для обозначения сходных явлений у растений, тем более, что верхушки побега и корня в течение всего онтогенеза сохраняют свойства эмбриональных тканей.

Принципы, лежащие в основе влияния доминирующих центров на другие части целого организма это создание физиологических полей (физиологических градиентов). Понятие биологического поля, впервые в абстрактной форме предложенное А. Г. Гурвичем (1944), интересно уже тем, что содержит идею целостности. Действительно, изменение силы воздействия со стороны полюсов сейчас же отразится на состоянии всех частей, входящих в поле. Свойство полярности хорошо известно у растений. Оно, в частности, выражается в градуальном увеличении или уменьшении вдоль оси растения осмотического давления, величины рН, концентрации различных веществ, активности ферментов, интенсивности дыхания и т. д. (Г. Х. Молотковский, 1961). У высших растений полярность создается прежде всего градиентами фитогормонов.

Однако в процессе эволюции у растений, как и у животных, между различными органами развиваются коммуникации, позволяющие целенаправленнее и быстрее передавать как трофические факторы, так и сигналы (канализация сигнала). Такие коммуникации у высших растений представлены проводящими сосудистыми пучками, по которым транспортируются питательные вещества и фитогормоны. Проводящие пучки способны также передавать электрические импульсы. Система канализированной связи наряду с полярностью обеспечивает пространственную организацию растительного организма. Причем не только полярность, но и канализированные связи находятся под контролем доминирующих центров.

Предполагается, что временная интеграция организма (в том числе и растительного) осуществляется системой взаимосвязанных осцилляций. Для растений это особенно очевидно, так как физиологические и морфогенетические осцилляции (ритмы) в апексе побега преобразуются в закономерное чередование листьев, пазушных почек и междоузлий. По-видимому, осцилляции одного порядка входят составной частью в осцилляции с большей амплитудой и т. д., образуя иерархию осцилляций, которую можно рассматривать как биологические часы. Весьма вероятно, что осцилляции в доминирующих центрах (в частности, колебания транспорта фитогормонов) служат для временной синхронизации физиологических процессов в целом растении.

Как уже отмечалось, внутри- и межклеточные системы регуляции функционируют не каждая по отдельности, а во взаимодействии. Это взаимодействие организовано в виде регуляторных контуров. Внешний стимул воспринимается специфическими рецепторами в рецепторных клетках, в результате чего эти клетки переходят в возбужденное, т. е. функционально активное, состояние. Рецепторные клетки перекодируют внешний сигнал в сигнал другого рода — гормональный или электрический. Этот сигнал ретранслируется клетками каналов связи. Достигая компетентных (т. е. способных реагировать на него) клеток, сигнал индуцирует их функциональную активность, что и является ответом целого организма на внешний стимул. На каждом этапе восприятия сигнала и перехода клеток в активное состояние, по-видимому, имеются обратные связи, корректирующие эти процессы в соответствии с нормой реакции. Обратные связи существуют и на разных участках цепей межклеточных систем регуляции, образуя многочисленные регуляторные контуры. На наличие отри-

Таким образом, организменный уровень интеграции достигается взаимодействием частей по принципу регуляторных контуров и благодаря элементам централизации управления. Доминирующие центры с помощью полей, канализированных связей и осцилляций обеспечивают целостность растительного организма. Материальными факторами для осуществления этих принципов управления служат межклеточные системы.

Вопросы для самоконтроля

1. Регуляция процессов на клеточном уровне.
2. Метаболитная регуляция и механизм контроля протекания процесса по принципу отрицательной (положительной) связи конечными продуктами. Аденилатный контроль.
3. Системы регуляции и их иерархия в растении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 4.

ФОТОСИНТЕЗ.

4.1. Физико-химическая сущность процесса фотосинтеза и его значение в энергетическом и пластическом обмене растения.

Фотосинтез – это процесс трансформации поглощённой энергии света в химическую энергию органических соединений. Главными фотосинтезирующими организмами являются зеленые растения (по способу питания – фотоавтотрофы). Ежегодно в биосфере в реакциях фотосинтеза связывается 250 – 400 млрд. т CO_2 , образуется 160 – 200 млрд. т органической массы, в атмосферу выделяется 100 – 150 млрд. т O_2 , усваивается $6 \cdot 10^{17}$ ккал энергии солнечной радиации и 2 млрд. т азота.

Ежегодно содержание CO_2 в атмосфере увеличивается на 100 – 300 млн. т, что является одним из важных факторов изменения климата на планете. Поэтому будущее биосферы и всего человечества определяется мощностью и состоянием глобальной фотосинтетической системы.

Фотосинтез приобретает все большее значение как основа воспроизведения жизненных ресурсов человека, особенно продовольствия. Поэтому важнейшей задачей является повышение фотосинтетической продуктивности сельскохозяйственных посевов.

Знание фотосинтеза велико и многообразно. При участии фотосинтеза происходит пополнение убыли органических соединений непрерывно расходуемой на нашей планете вследствие жизнедеятельности гетеротрофных организмов, а также в результате производственной деятельности человека.

Благодаря фотосинтезу поддерживается определенный газовый состав Земли: освобождается кислород и устраняется возможность накопления в атмосфере избытка углекислого газа. За каждые 200 лет вся атмосфера CO_2 «пропускается» через растения; весь атмосферный кислород обновляется растениями каждые 2000 лет. Зеленые растения, аккумулируя в процессе фотосинтеза солнечную энергию, выполняют космическую роль.

4.2. Антенный комплекс, реакционный центр. Механизм преобразования электромагнитной энергии в энергию разделенных зарядов в фотохимических центрах.

В хлоропластах зеленых растений имеются две фотоактивные пигментные системы: фотосистема 1 (ФС-1) и фотосистема 2 (ФС-2). Открыты они были в связи с изучением эффекта существенного усиления фотосинтетической активности хлоропластов при добавлении к дальнему красному свету более коротковолнового. Пониженная интенсивность фотосинтеза на одном лишь длинноволновом свете объясняется тем, что в возбужденное состояние приходят молекулы хлорофилла ФС-1, добавление же более коротковолнового света возбуждает обе системы, что и приводит к резкому усилению фотосинтеза.

В эволюционном отношении ФС-1 более древняя фотосистема. У фотосинтезирующих бактерий эта система не способна использовать воду в качестве донора электронов и является единственной. С развитием ФС-2 растения получили возможность производить фотолиз воды и выделять кислород. Обе фотосистемы

состоят из пигментного комплекса, представленного хлорофиллами а и b, каротиноидами, белками и некоторыми другими веществами. В ФС-1 хлорофилла а в б — 10 раз, а в ФС-2 — в 1,2 — 2,0 раза больше, чем хлорофилла b.

В процессах преобразования энергии квантов света в химическую энергию органических веществ участвуют не все молекулы пигментов, а лишь небольшая их часть, расположенная в особых реакционных центрах фотосистем. Энергия, поглощенная хлорофиллом и вспомогательными пигментами, в частности каротиноидами, передается молекулам хлорофилла, находящимся в этих фотохимически активных центрах (ловушках). Эти собирающие энергию света молекулы пигментов, и, прежде всего, хлорофилла а, слегка отличаются одна от другой по спектрам поглощения и действуют по принципу светособирательной антенны. Передача энергии от этих молекул хлорофилла и каротиноидов носит название резонансного переноса. Упаковка таких молекул в гранах хлоропластов очень плотная, что позволяет колебательной энергии непосредственно от одной молекулы пигмента переходить к другой молекуле.

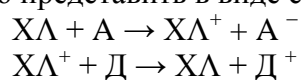
Собирающие энергию молекулы хлорофилла а, являющиеся энергетической ловушкой ФС-1, получили специальное обозначение P_{700} ибо максимум поглощения у них находится при 700 нм. Стеkanie энергии к P_{700} способствует тому, что отдельные электроны получают достаточное количество энергии с тем, чтобы перейти от активных центров фотосистемы к переносчикам электронов, набор которых у обеих систем несколько различен. Энергетической ловушкой ФС-2 является хлорофилл а с максимумом поглощения 680 нм. Он обозначается как P_{680} .

При поглощении кванта света один из электронов молекулы хлорофилла а переходит на более высокий энергетический уровень, а вся молекула переходит в возбужденное состояние: $X\Lambda + h\nu \rightarrow X\Lambda^*$. Это возбужденное состояние молекулы хлорофилла носит название синглетного, если переход электрона на более высокий энергетический уровень не сопровождается изменением знака спина (собственного момента вращения). Возбужденное состояние указанной молекулы называется триплетным, если знак спина меняется.

При поглощении молекулой хлорофилла одного кванта красной части спектра она переходит в первое возбужденное синглетное состояние (время жизни его 10^{-9} с), а синий — во второе синглетное состояние (время его жизни — 10^{-12} с). Молекула хлорофилла а из первого синглетного состояния может переходить в триплетное состояние с поворотом спина и потерей энергии. При поглощении кванта синего света, обладающего большей энергией, электрон сразу же выделяет часть энергии в виде тепла и переходит из второго в первое возбужденное синглетное состояние.

Этот электрон несет определенный запас энергии. В том случае, если электрон возвращается на свою орбиту, происходит бесполезная потеря энергии в виде света (флуоресценции) или тепла. Но если возбужденный электрон передается какому-либо акцептору (А), то в молекуле хлорофилла возникает электронная недостаточность или «электронная дырка».

Сама молекула в таком состоянии становится более реакционноспособной и готова отнимать электроны от донора (Д) с тем, чтобы ликвидировать электронную недостаточность. Сказанное можно представить в виде следующей схемы:



Вопросы для самоконтроля

1. Физико-химическая сущность процесса фотосинтеза и его значение в энергетическом и пластическом обмене растения.
2. Антенный комплекс, реакционный центр. Механизм преобразования электромагнитной энергии в энергию разделенных зарядов в фотохимических центрах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М. : Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 5

ФОТОСИНТЕЗ

5.1. Фотохимическая фаза фотосинтеза. Электрон-транспортная цепь фотосинтеза. Циклический, нециклический и псевдоциклический электронный транспорт.

Донором электронов для ФС-2 служит вода. Молекулы воды, отдавая электроны, распадаются на свободный гидроксил OH^- и протон H^+ . Свободные гидроксильные радикалы, реагируя друг с другом, дают H_2O и O_2 . Предполагается, что при фотоокислении воды принимают участие ионы марганца и хлора в качестве кофакторов.



Общий ход фотолиза воды.

В процессе фотолиза воды проявляется суть фотохимической работы, осуществляемой при фотосинтезе. Но окисление воды происходит при условии, что выбитый из молекулы P_680 электрон передается акцептору и далее в электронтранспортную цепь (ЭТЦ) (рис.). В ЭТЦ фотосистемы-2 переносчиками электронов служат пластохинон, цитохромы, пластоцианин (белок, содержащий медь), ФАД, НАДФ и др.

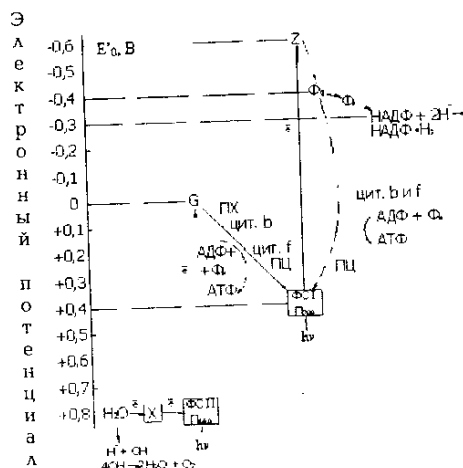
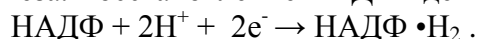


Рис. 3.9. Электронтранспортная цепь фотосинтеза:
 X — первичная донорная система, содержащая марганец и активируемая Cl^- ; ПХ — пластохинон; цит. — цитохром; ПЦ — пластоцианин; F_g — ферредоксин; ФП — флавопротеин

Выбитый из молекулы P_{700} электрон захватывается белком, содержащим железо и серу, и передается на ферредоксин. В дальнейшем путь этого электрона может быть двояким. Один из этих путей состоит из поочередного переноса электрона от ферредоксина через ряд переносчиков снова к P_{700} . Затем квант света выбивает следующий электрон из молекулы P_{700} . Этот электрон доходит до ферредоксина и снова возвращается к молекуле хлорофилла. Явно прослеживается цикличность процесса. При переносе электрона от ферредоксина энергия электронного возбуждения идет на образование АТФ из АДФ и $NADP^+$. Этот вид фотофосфорилирования назван Р. Арноном циклическим.

Циклическое фотофосфорилирование теоретически может протекать и при закрытых устьицах, ибо для него обмен с атмосферой необязателен.

Нециклическое фотофосфорилирование протекает с участием обеих фотосистем. В этом случае выбитые из P_{700} электроны и протон H^+ доходят до ферредоксина и переносятся через ряд переносчиков (ФАД и др.) на НАДФ с образованием восстановленного НАДФН₂. Последний, как сильный восстановитель, используется в темновых реакциях фотосинтеза. Восстановление НАДФ идет по схеме:



Одновременно молекула хлорофилла P_{680} поглотив квант света, также переходит в возбужденное состояние, отдавая один электрон. Пройдя через ряд переносчиков, электрон восполняет электронную недостаточность в молекуле P_{700} . Электронная же «дырка» хлорофилла P_{680} восполняется за счет электрона от иона OH^- — одного из продуктов фотолиза воды. Энергия электрона, выбитого квантом света из P_{680} , при переходе через электронтранспортную цепь к фотосистеме I идет на осуществление фотофосфорилирования. При нециклическом транспорте электронов, как видно из схемы, происходит фотолиз воды и выделение свободного кислорода.

5.2. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидной мембране. Фотосинтетическое фосфорилирование.

Перенос электронов является основой рассмотренного механизма фотофосфорилирования. Английский биохимик П. Митчелл выдвинул теорию фотофосфорилирования, получившую название хемиосмотической теории. ЭТЦ хлоропластов, как известно, расположена в мембране тилакоида. Один из переносчиков электронов в ЭТЦ (пластохинон), по гипотезе П. Митчелла, переносит не только электроны, но и протоны (H^+), перемещая их через мембрану тилакоида в направлении снаружи внутрь. Внутри мембраны тилакоида с накоплением протонов среда подкисляется и в связи с этим возникает градиент рН: наружная сторона становится менее кислой, чем внутренняя. Этот градиент повышается также благодаря поступлению протонов — продуктов фотолиза воды.

Разность рН между наружной стороной мембраны и внутренней создает значительный источник энергии. С помощью этой энергии протоны по особым каналам в специальных грибовидных выростах на наружной стороне мембраны тилакоида выбрасываются наружу. В указанных каналах находится фактор сопряжения (особый белок), который способен принимать участие в фотофосфорилировании. Предполагается, что таким белком является фермент АТФазы, катализирующий реакцию распада АТФ, но при наличии энергии перетекающих сквозь мембрану протонов — и ее синтез. Пока существует градиент рН и, следовательно, пока происходит перемещение электронов по цепи переносчиков в фотосистемах, будет

происходить и синтез АТФ. Подсчитано, что на каждые два электрона, прошедшие через ЭТЦ внутри тилакоида, накапливается четыре протона, а на каждые три протона, выброшенные с участием фактора сопряжения из мембраны наружу, синтезируется одна молекула АТФ.

Таким образом, в результате световой фазы за счет энергии света образуются АТФ и НАДФ • Н₂, используемые в темновой фазе, а продукт фотолиза воды О₂ выделяется в атмосферу. Суммарное уравнение световой фазы фотосинтеза может быть выражено так:

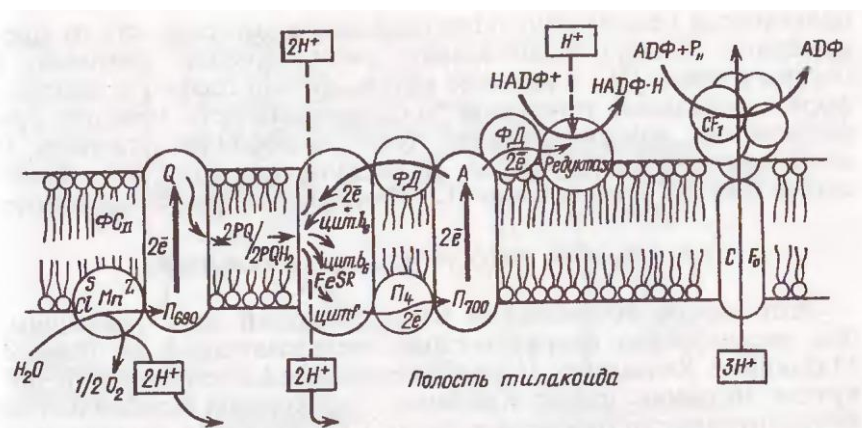
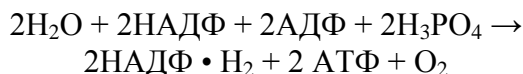


Рис. 38. Локализация электрон- и протонтранспортных реакций в мембране тилакоида

Вопросы для самоконтроля

1. Фотохимическая фаза фотосинтеза. Электрон-транспортная цепь фотосинтеза.
2. Циклический, нециклический и псевдоциклический электронный транспорт.
3. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидной мембране.
4. Фотосинтетическое фосфорилирование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 6

ФОТОСИНТЕЗ

6.1. Химизм процессов ассимиляции углерода в фотосинтезе. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание.

Темновая фаза фотосинтеза протекает без непосредственного участия световой энергии, за счет энергии АТФ и с помощью донора водорода НАДФ·Н₂, образовавшихся в световую фазу.

Сущность темновой фазы фотосинтеза составляет *цикл Кальвина-Бенсона*.

Темновая фаза фотосинтеза состоит из следующих реакций:

- 1) карбоксилирование;
- 2) восстановление;
- 3) регенерация акцептора CO₂ рибулозо-1,5-бисфосфата (РубФ).

Упрощенная схема темновой фазы фотосинтеза показана на рис.6.3. Восстановление CO₂ по циклу Кальвина-Бенсона наблюдается у большинства растений Земли. Первыми устойчивыми продуктами фиксации CO₂ являются трехуглеродные соединения (ФГК, ФГА, ФДОА). Этот способ фиксации CO₂ носит название *C₃-пути фотосинтеза*, а растения, использующие этот путь называются *C₃-растениями*.

Таким образом, в световую стадию фотосинтеза осуществляется преобразование электромагнитной энергии квантов света в энергию химических связей лабильных (неустойчивых) соединений – АТФ и НАДФ·Н₂. В темновую фазу фотосинтеза АТФ и НАДФ·Н₂ преобразуются в потенциальную энергию химических связей стабильных продуктов – сахаров и других органических соединений, обладающих меньшей, химической активностью, чем предшествующие соединения.

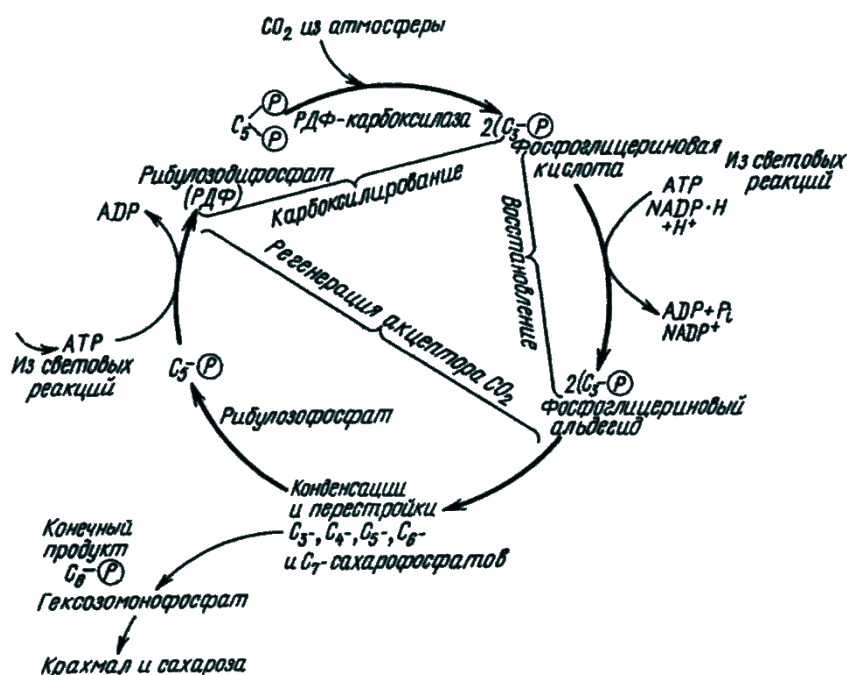


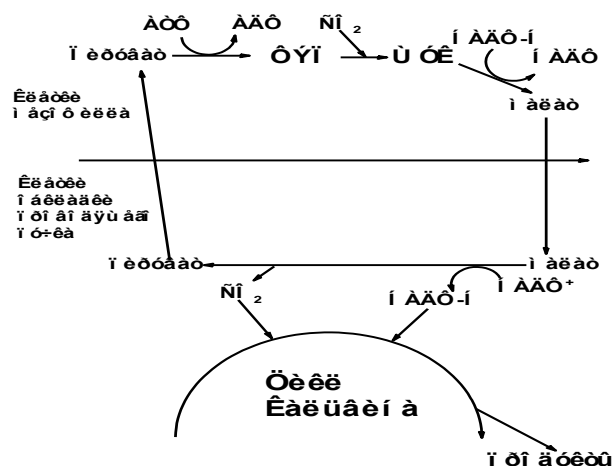
Рис. 2.7. Упрощенная схема цикла Кальвина-Бенсона

Фотодыхание — это индуцированное светом поглощение кислорода и выделение CO_2 , которое наблюдается только в растительных клетках, содержащих хлоропласты. Химизм этого процесса значительно отличается от «темнового» дыхания митохондрий. Первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, поэтому такой путь окисления получил название глико-латного. Фотодыхание осуществляется в результате взаимодействия трех органелл — хлоропластов, пероксисом и митохондрий. В основе фотодыхания лежит способность ключевого фермента цикла Кальвина РДФ-карбоксилазы в условиях высокого парциального давления кислорода выполнять оксигеназную функцию, т. е. катализировать окислительное расщепление рибулозо-1,5-дифосфата на 3-фосфоглицериновую кислоту и 2-фосфогликолевую кислоту, содержащую два атома углерода. 3-ФГК поступает в цикл Кальвина, а 2-фосфогликолевая кислота подвергается дефосфорилированию с образованием гликолата. Гликолат из хлоропласта поступает в пероксисому — органеллу овальной формы, окруженную одинарной мембраной. Здесь гликолат под действием гликолатоксидазы окисляется до глиоксилата. Образующаяся при этом перекись водорода расщепляется при участии фермента каталазы. Глиоксилат затем превращается в аминокислоту глицин в результате реакции трансаминирования. В качестве донора аминогруппы функционирует глутаминовая кислота. Глицин транспортируется в митохондрию. Там из двух молекул глицина образуется серин и освобождается CO_2 . Таким образом, часть углерода, фиксированного в цикле Кальвина, теряется растением. Поэтому при интенсивном фотодыхании продуктивность фотосинтеза снижается. Серин может использоваться в белковом синтезе или поступает в пероксисому и там передает аминогруппу на пируват. При этом из пирувата образуется ала глицерат. Глицерат может снова попасть в хлоропласты и включиться в цикл Кальвина. Митохондриальное («темновое») дыхание на свету обычно затормаживается. У C_3 -растений при хорошей освещенности фотодыхание в 1,3—3 раза активнее, чем «темновое» дыхание. C_3 -растения в результате фотодыхания теряют 30—35 %, а иногда до половины всего углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза. У C_4 -растений CO_2 , выделяющийся в результате фотодыхания, включается в клетках мезофилла в оксалоацетат и малат и благодаря этому реассимилируется растением. Расход на фотодыхание продуктов ассимиляции снижается до 0—6 %, это обеспечивает их более высокую продуктивность.

6.2. Характеристика групп C_4 растений. Фотосинтез у САМ- растений: особенности организации процесса запасания энергии и фиксации углекислоты во времени.

Цикл Кальвина-Бенсона — не единственный путь усвоения CO_2 . В России Ю.С. Карпилов и И.А. Тарчевский, а в Австралии М.Д. Хетч и К.Р. Слэк показали, что в листьях кукурузы, сахарного тростника первичными продуктами фиксации CO_2 являются дикарбоновые кислоты (яблочная и аспарагиновая). Этот новый тип фиксации CO_2 , принципиально отличающийся от цикла Кальвина-Бенсона, был назван циклом Хетча-Слэка-Карпилова.

Этот способ фиксации CO_2 носит название C_4 — пути фотосинтеза, а растения, использующие этот путь называются C_4 — растениями. Для C_4 - растений характерна особая структура листа — кранц-структура или кранц — анатомия. C_4 -путь фотосинтеза можно представить в виде схемы:



Цикл Хетча-Слэка-Карпилова позволяет С₄-растениям успешно фотосинтезировать (в отличие от С₃-растений) даже при закрытых устьицах, что является адаптацией к жаркому климату.

Помимо С₃- и С₄- растений выделяется другая группа – суккуленты - растения семейства Толстянковые – Crassulacean (Sedum, Bryophyllum), у которых процессы фиксации CO₂, образование и декарбоксилирование яблочной кислоты разобщены во времени.

Днем у суккулентов устьицы закрыты и CO₂ из окружающей среды не может поступать внутрь их мясистых тканей. Углекислота поступает в эти растения ночью, когда устьица открыты. В это время с помощью ФЕП-карбоксилазы осуществляется процесс карбоксилирования по типу С₄, образуется яблочная кислота (и другие органические кислоты). Когда утром устьица закрываются с целью уменьшения транспирации (испарения воды растением), фотосинтез идет по типу С₃-растений: в процессе декарбоксилирования яблочной кислоты CO₂ освобождается и включается в цикл Кальвина-Бенсона, восстанавливаясь до углеводов. Таким образом, у суккулентов днем осуществляется обычный фотосинтез (С₃), а ночью происходит карбоксилирование ФЕП. Разделение процесса фотосинтеза во времени имеет важное экологическое значение для обитателей пустынь и полупустынь. Благодаря этой особенности они обеспечивают себя CO₂ ночью, не подвергаясь риску потерять большое количество воды в жаркое время года. Рассмотренный путь фиксации CO₂ у суккулентов получил название *САМ-фотосинтез* от английского «Crassulacean acid metabolism» - метаболизм кислот у толстянковых, у которых он был обнаружен впервые.

В процессе фотосинтеза осуществляется *фотодыхание*. Фотодыхание – это активируемое светом поглощение O₂ и выделение CO₂ в клетках, содержащих хлоропласты.

С₃ – растения в результате фотодыхания теряют до 50% углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза, что является причиной снижения чистой продуктивности фотосинтеза.

У С₄-растений фотодыхание отсутствует или едва заметно, а выделяющийся при слабом фотодыхании CO₂ в клетках мезофилла связывается с ФЕП и образуется малат, который поступает в хлоропласты обкладки, где и включается в цикл Кальвина-Бенсона. Поэтому чистая продуктивность фотосинтеза у С₄-растений более высокая, чем у С₃-растений.

Вопросы для самоконтроля

1. Химизм процессов ассимиляции углерода в фотосинтезе. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание.
2. Характеристика групп С4 растений. Фотосинтез у САМ- растений: особенности организации процесса запасаания энергии и фиксации углекислоты во времени.
3. Транспорт продуктов фотосинтеза из хлоропласта: челночные системы выноса.
4. Механизмы, контролирующие обмен метаболитами между хлоропластами и цитоплазматической фазой клетки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М. : Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

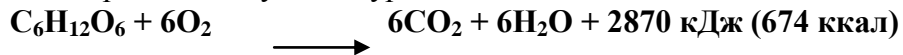
Лекция 7

ДЫХАНИЕ.

7.1. Общее представление о дыхании, функции.

Содержащаяся в продуктах фотосинтеза энергия не может быть использована клеткой для осуществления процессов жизнедеятельности. Чтобы потенциальная энергия органического вещества превратилась в доступную для клетки энергию, ей должна быть придана более активная, мобильная форма. Вся сложная цепь мобилизации продуктов фотосинтеза осуществляется растительным организмом в акте дыхания. Эти процессы протекают при участии многозвенной и очень сложной цепи катализаторов. При дыхании происходит поглощение молекулярного кислорода и выделение CO_2 .

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



В процессе дыхания происходит постепенное, ступенчатое высвобождение энергии органических веществ и закрепление её в макроэргах АТФ. Эта энергия затем используется на процессы биосинтеза, поддержания структуры клеток, рост, поглощение и передвижение веществ и другие нужды растения.

Дыхание занимает центральное место в обмене веществ и от его интенсивности во многом зависит рост, продуктивность и качество продукции. Одним из конечных продуктов дыхания является вода, которая в условиях засухи может предохранить растение от полного обезвоживания и гибели. Часть энергии дыхания может повышать температуру растения и тем самым способствовать выживанию в местах с недостатком тепла.

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

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

В окислительно-восстановительном процессе, каким является дыхание, наряду с кислородом активное участие принимает водород. Именно процесс дегидрирования (отщепления водорода от органического вещества) и перенос электронов составляет основу дыхания. Окислительно-восстановительные процессы в живой клетке сопряжены и могут идти по одному из следующих путей:

- 1) непосредственная потеря электрона, результатом которой является изменение валентности;
- 2) перенос электронов с одновременным переносом протонов, то есть двух атомов водорода. Этот процесс известен под названием дегидрирование;
- 3) присоединение к веществу кислорода;

4) гидратация вещества, в результате чего его способность к окислению (потеря водорода) сильно возрастает.

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

Роль доноров электронов принадлежит молекулам различных органических соединений. Отдаваемые органическими соединениями электроны достигают кислорода не непосредственно, а через многозвенную цепь окислительно-восстановительных систем. Звеньями этой длинной цепи являются специфические ферментные системы, расположенные в порядке возрастания их окислительных потенциалов. Эти системы последовательно продвигают электроны к кислороду, подвергаясь при этом обратимым окислительно-восстановительным превращениям. Специфические соединения, которые образуют систему переноса электронов и которые попеременно окисляются и восстанавливаются называются цитохромами.

Важная роль в системе переноса электронов принадлежит ферменту цитохромоксидазе, который совместно с цитохромами составляет цитохромную систему. Цитохромоксидаза активирует молекулярный кислород, перенося на него электроны от цитохромной системы. Эта система переноса электронов заключена в митохондриях.

7.2. Гликолиз.

Процесс дыхания состоит из двух фаз: анаэробной и аэробной. Первая происходит в цитоплазме клетки, вторая – в митохондриях. Обе фазы дыхания связаны между собой. Аэробная фаза служит как бы непосредственным продолжением анаэробной, хотя дыхание может ограничиться только первой фазой. В этом случае оно называется брожением.

Первый этап процессов брожения и дыхания аналогичен и заключается в бескислородном (анаэробном) распаде глюкозы на две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК). Процесс анаэробного распада глюкозы до ПВК получил название гликолиза.

Гликолиз протекает в цитоплазме клетки и начинается с активирования глюкозы. Биологический смысл этой реакции заключается в том, что только активированные (получившие дополнительное количество энергии) молекулы способны к дальнейшим биохимическим превращениям. В результате образуется фруктозо-1,6-дифосфат - гексоза, способная расщепляться на две фосфотриозы. В дальнейшем триозы превращаются в пировиноградную кислоту.

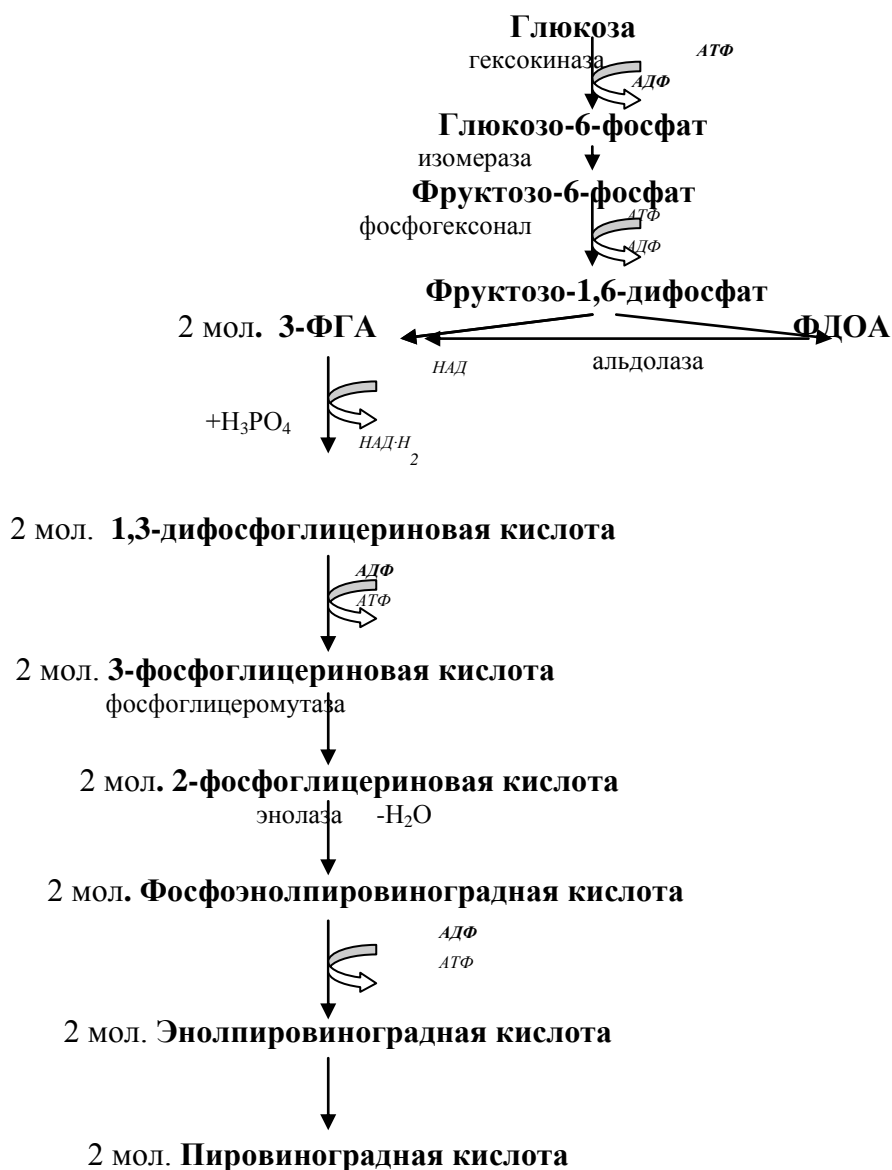
Гликолиз складывается из нескольких этапов: активирование гексозы, расщепление активированной гексозы до двух триоз, дегидрирование триоз и образование пировиноградной кислоты. В реакциях участвуют ферменты из группы киназ, изомераз, дегидрогеназ и расщепляющий фермент альдолаза.

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



В целом на преобразование одной молекулы глюкозы в две молекулы ПВК затрачивается две молекулы АТФ. При этом образуется четыре молекулы АТФ и две

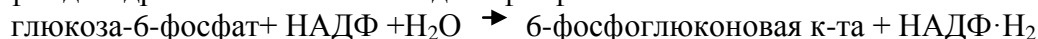
молекулы НАД·Н₂. Одна молекула НАД·Н₂ окисляясь, образует три молекулы АТФ, а всего – шесть молекул АТФ. Таким образом, чистый выход энергии в ходе гликолиза составляет восемь молекул АТФ. Этапы гликолиза можно представить в виде следующей схемы:



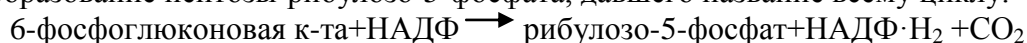
7.3. Окислительный пентозофосфатный цикл.

Процесс гликолиза – основной, но не единственный путь расщепления сахаров. Наряду с распадом глюкозы путем гликолиза в живой растительной клетке происходит превращение глюкозы и через пентозофосфатный или цикл фосфоглюконатный. Второе название цикл получил в связи с тем, что одним из важных промежуточных продуктов его является 6-фосфоглюконовая кислота.

Исходным продуктом служит глюкозо-6-фосфат, которой с помощью глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы окисляется до 6-фосфоглюконового кислоты:



Затем 6-фосфоглюконовая к-та подвергается окислительному декарбоксилированию при участии фосфоглюконатдегидрогеназы, результатам чего является выделение CO_2 и образование пентозы-рибулозо-5-фосфата, давшего название всему циклу:



После ряда сложных превращений из рибулозо-5-фосфата образуются четырех-, пяти- и семиуглеродные фосфорилированные сахара: эритрозо-4-фосфат, рибозо-5-фосфат и ксилулозо-5-фосфат, седогептулозо-7-фосфат. Рекомбинация сахаров с участием транскетотазы и трансальдозазы приводит в конечном итоге к образованию глюкозо-6-фосфата. В итоге в реакциях пентозофосфатного цикла из шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до CO_2 а остальные пять регенерируют вновь и выходят из цикла. Для каждого оборота суммарное уравнение пентозофосфатного цикла имеет следующий вид:



Окислительный пентозофосфатный цикл представляет собою анаэробное окисление и так же как и гликолиз, происходит в цитоплазме. По окончании цикла образуется 12 молекул $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$. При окислении одной молекулы $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ в дыхательной цепи митохондрий синтезируется 3 молекулы АТФ, а всего синтезируется $12 \cdot 3 = 36$ молекул АТФ. Основное назначение пентозофосфатного цикла – это участие в пластическом обмене клетки. В ходе этого цикла синтезируются пентозы входящие в состав нуклеиновых кислот и различных нуклеотидов. Образующийся в цикле, является источником для синтеза шикимовой кислоты, необходимой для синтеза дубильных веществ, лигнина клеточных стенок, ауксинов и других физиологически активных соединений. Такие продукты цикла как рибулозо-1,5-дифосфат, $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ принимают участие в темновой фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза.

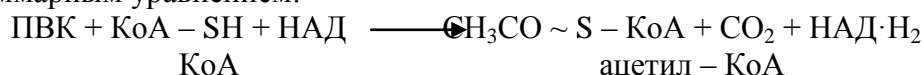
Таким образом, отличительной особенностью дыхания растительных клеток и тканей является многообразие путей превращение гексоз. Это имеет большое биологическое значение: у растений облегчается приспособляемость дыхательного процесса к условиям внешней среды; возрастает количество и разнообразие промежуточных продуктов, необходимых для биосинтетических процессов в клетках и тканях растений, что также имеет адаптивное значение.

7.4. Цикл трикарбонных кислот.

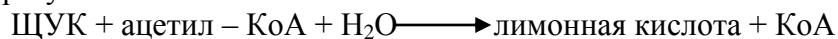
Образовавшаяся в результате гликолиза пировиноградная кислота поступает в митохондрии, где осуществляется вторая, аэробная фаза дыхания. Основу этой фазы представляет цикл ди- и трикарбонных кислот, называемый циклом Кребса.

Еще до вхождения в цикл пировиноградная кислота подвергается окислительному декарбоксилированию, осуществляющемуся с участием КоА и НАД. В процессе указанной реакции от пировиноградной кислоты отщепляется молекула CO_2 и 2 атома водорода. При этом образуется $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ и ацетил-КоА (**Ацетил-кофермент А**) ($\text{CH}_3\text{CO} \sim \text{S-CoA}$) содержащий уже макроэргическую связь. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты осуществляет пируватдегидрогеназный ферментный комплекс.

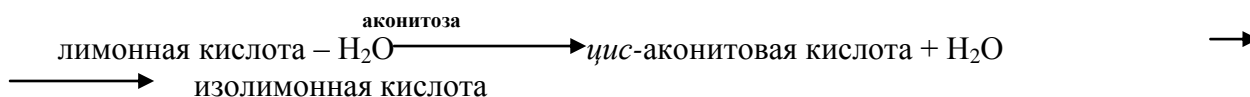
Этот сложный многоступенчатый процесс можно представить следующим суммарным уравнением:



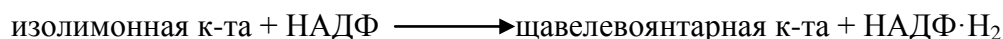
Затем ацетил – КоА реагирует со щавелевоуксусной кислотой (ЩУК) и водой. Образуется лимонная кислота и восстанавливается КоА:



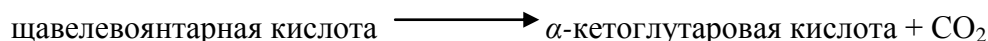
Дальнейшим превращением подвергается не лимонная, а изолимонная кислота, которая образуется через промежуточный этап *цис*-аконитовой кислоты:



Изолимонная кислота окисляется путём дегидрирования до щавелевоянтарной кислоты:



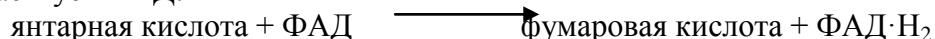
От щавелевоянтарной кислоты отщепляется молекула CO_2 ферментом декарбоксилазой и образуется α -кетоглутаровая кислота:



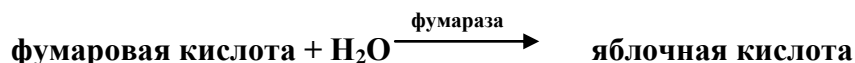
Кетоглутаровая кислота подвергается окислительному декарбоксилированию и образуется янтарная кислота. В реакции участвует дегидрогеназа α -кетоглутаровой кислоты и КоА:



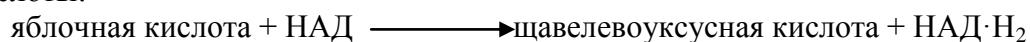
Янтарная кислота подвергается окислению до фумаровой кислоты. В реакции участвует ФАД:



Фумаровая кислота присоединяет воду и превращается в яблочную:



Яблочная кислота взаимодействует с НАД и окисляется до щавелевоуксусной кислоты:



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

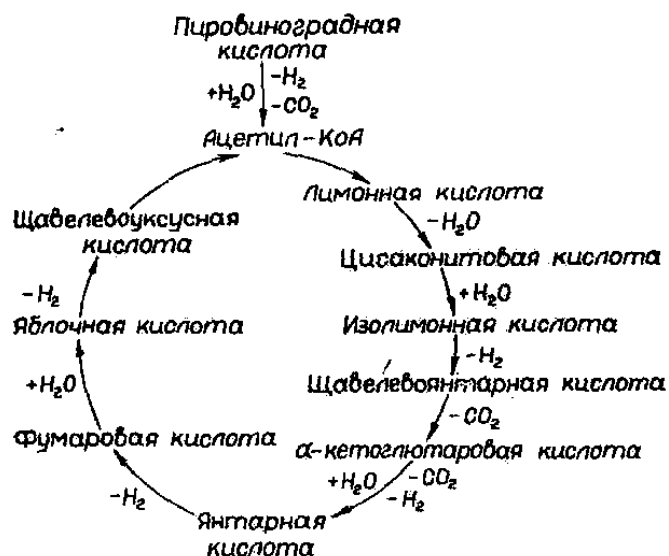


Рис. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

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

7.5. Дыхательная электронтранспортная цепь.

Потребление O_2 – характерная черта процесса дыхания всех живых организмов. Потребность в кислороде возникает вследствие того, что значительная доля энергии, находившейся ранее в гексозе, содержится теперь в восстановленных переносчиках НАД·Н и ФАД·Н₂, из которых она должна высвободиться в третьей стадии дыхания, когда эти переносчики вновь окислятся, передав свои электроны свободному кислороду. Поскольку в НАД·Н и ФАД·Н₂ заключено большое количество энергии, высвободиться она должна постепенно, путем передачи электрона от этих кофакторов целому ряду переносчиков.

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



Первичным акцептором водорода при окислении ФГА, пировиноградной кислоты, изолимонной, α-кетоглутаровой и яблочной кислот служит НАД, а при дегидрировании янтарной кислоты – ФАД. Далее водород и электроны поступают в ЭТЦ, где совместный перенос электронов и протонов проходит до места расположения цитохромов, после чего переносятся одни электроны. Отметим, что ферменты цикла Кребса расположены в матриксе, а ЭТЦ – в мембранах митохондрии. Схема работы дыхательной цепи митохондрий приведена на рис.

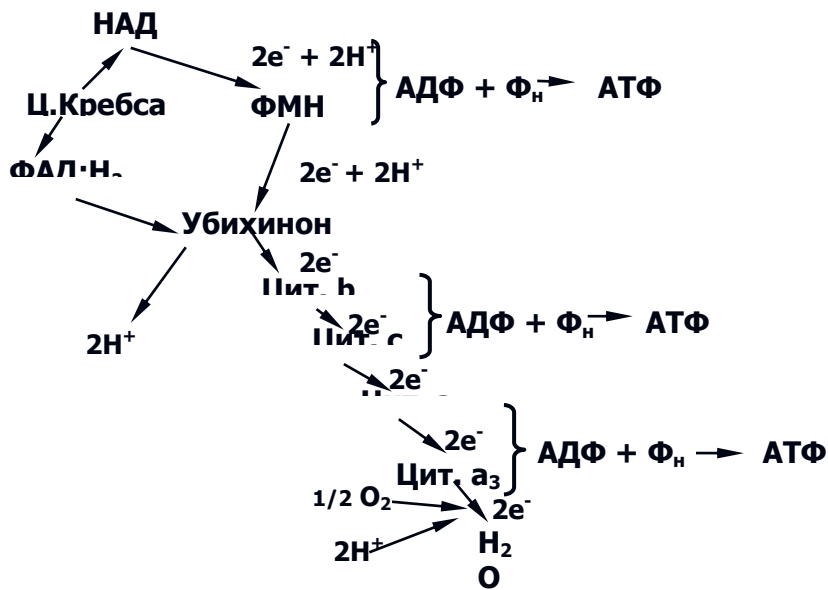


Рис. Схема работы дыхательной цепи митохондрий

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

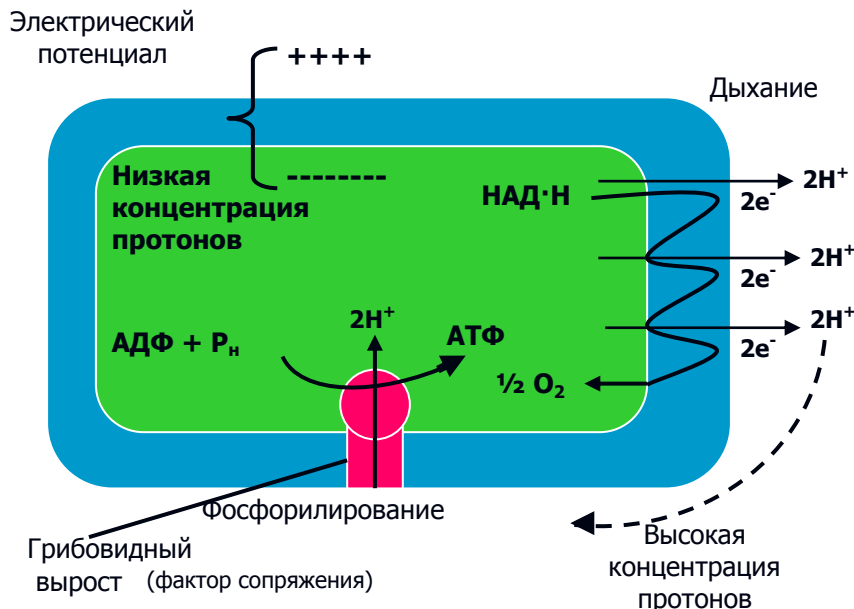


Рис. Схема окислительного фосфорилирования

Сущность теории состоит в следующем. Из субстратов, образующихся в цикле Кребса, дегидрогеназы НАД и ФАД отщепляют водород и при переходе на

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

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



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

7.6. Окислительное фосфорилирование.

Главной особенностью внутренней мембраны митохондрии является присутствие в ней белков — переносчиков электронов. Эта мембрана непроницаема для ионов водорода, поэтому перенос последних через мембрану осуществляется с помощью специфических переносчиков. Так, например, в мембране локализована система цитохромоксидазы, включающая цитохром с, локализованный вблизи внешней поверхности мембраны, цитохром а, расположенный в центре мембранного матрикса, и цитохром a^3 , примыкающий к ее внутренней поверхности.

По мнению П. Митчелла (1961), именно особенности структуры внутренней мембраны, локализации в ней переносчиков и функционирования ферментных белков обеспечивают разделение зарядов атома водорода: протонов на внешней, а электронов — на внутренней поверхности мембраны. Вследствие этого на внутренней митохондриальной мембране возникает протонный градиент ΔpH , поддерживаемый

непроницаемостью мембраны для протонов. Большая его часть приходится на градиент электрического заряда ($D\|/$), меньшая — на градиент концентрации (ΔpH). Если же применять ядовитые вещества, образующие протонные каналы через мембрану, то происходит «утечка» ионов водорода, и протонный градиент исчезает.

В мембране имеются три петли, организованные белками — переносчиками электронов, «прошивающими» мембрану насквозь при переносе e^- от НАДН на кислород. В результате этого электроны трижды выносятся на внутреннюю поверхность, а протоны остаются снаружи, что и создает между сторонами мембраны протонный градиент ΔpH . При этом с внутренней стороны митохондриальная мембрана оказывается более щелочной, а с наружной — более кислой.

Кроме этой в мембране имеются еще несколько систем, генерирующих мембранный потенциал. Например, АТФ-аза создает на мембране ΔpH за счет гидролиза макроэргической связи АТФ и/активного переноса протона на внешнюю поверхность мембраны. Энергетическая емкость сопрягающих мембран невелика, что не дает возможности запастись большим количеством энергии в форме ΔpH . Поэтому последняя превращается в более стабильную связей в молекулах АТФ - в ходе окислительного фосфорилирования. Суть его заключается в образовании молекулы АТФ из АДФ и неорганического фосфата P_n . Суммарный заряд молекулы АДФ равен -6, а продукта реакции АТФ -4. Поэтому превращение АДФ в АТФ требует двух положительных зарядов:



Эти два протона переносятся по каналам, имеющимся в грибовидных выростах с внешней поверхности мембраны, за счет $D\|$, в результате чего с помощью встроенной в мембрану АТФ-синтетазы образуется АТФ. Поскольку движение протонов, АДФ и P_n через мембрану происходит по градиенту концентрации (осмотически), теория окислительного фосфорилирования получила название хемиосмотической. АТФ — молекула, богатая энергией, поскольку ее трифосфатный компонент содержит две фосфоангидридные связи. Образующаяся при гидролизе молекулы АТФ энергия может быть использована на синтез веществ, активный транспорт против электрического градиента, всякого рода движения, сократительную деятельность белков, генерацию заряда на мембране, биохемилюминесценцию. АТФ является главным донором свободной энергии в растении, а не формой ее запаса. АТФ в клетке используется в течение минуты после ее образования, т. е. оборот АТФ очень высок.

Вопросы для самоконтроля

1. Общее представление о дыхании, функции.
2. Гликолиз.
3. Окислительный пентозофосфатный цикл.
4. Цикл трикарбоновых кислот.
5. Глиоксилатный цикл.
6. Дыхательная электронтранспортная цепь: основные компоненты, способы регистрации редокс- состояний.
7. Структура и функции комплексов ЭТЦ дыхания.
8. Особенности ЭТЦ дыхания растений.
9. Альтернативный путь переноса электронов в дыхательной цепи растений и его физиологическое значение.

10. Окислительное фосфорилирование.
11. Энергизация мембран при функционировании ЭТЦ дыхания.
12. Энергетическая эффективность дыхания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М. : Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 8.

ВОДООБМЕН.

8.1. Количество потребляемой растением воды, содержание воды в клетках, тканях и органах. Составляющие водного потенциала клетки.

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

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

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

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

Относительное содержание воды в тканях определяется по формуле:

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

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

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

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

Водный дефицит рассчитывают по формуле:

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

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

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

Важным показателем, определяющим поступление воды в растение, является водный потенциал (Ψ). Водный потенциал (Ψ) характеризует способность воды диффундировать, испаряться и поглощаться. Самый высокий водный потенциал у чистой воды, условно принятый равным нулю. В растворах по мере увеличения их концентрации он уменьшается. Если водный потенциал почвы выше, чем в растении, а в растении выше, чем в атмосфере, то вода постоянно будет перетекать из почвы в растение, а из него в атмосферу.

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

Практически вся вода поступает в организм высших растений через корневую систему из почвы (хотя небольшие количества воды могут поглощаться и надземными частями растений).

8.2. Аквапорины (белки водных каналов), их структура, принцип работы.

Молекулы воды могут преодолевать биологические мембраны двумя путями: через липидный бислой и через поры, образуемые специфическими белками — аквапоринами. Хотя молекула воды является диполем, она электронейтральна и вследствие этого может в отличие от ионов диффундировать через липидную фазу мембраны. Долгое время путь воды через липидный бислой рассматривался как единственный. Однако наличие в мембранах пор, пропускающих молекулы воды, стали предполагать начиная уже с 1960-х гг. Позднее существование таких пор было доказано, и они получили название водных каналов.

Одним из критериев участия водных каналов в транспорте воды является высокое отношение осмотического коэффициента водной проницаемости (P_j) к диффузионному коэффициенту водной проницаемости мембраны (P_d). P_j характеризует общую водную проницаемость мембраны, когда ток воды осуществляется как через водные каналы, так и через липидный бислой. Значение P_j распределяют при наложении на мембрану градиента водного потенциала (градиента осмотического или гидростатического давления). P_d характеризует проницаемость мембраны, связанную только с диффузией, т. е. с движением молекул воды, которое происходит даже в отсутствие градиента водного потенциала. Соответственно, его определяют в условиях, когда A^*F на мембране равен нулю. Значения P_j/P_d приблизительно равны, если транспорт воды осуществляется только через липидный бислой, что, в частности, наблюдается на искусственных липидных бислоях, а также на биологических мембранах, в которых водные каналы отсутствуют или инактивированы. Показано, что для ПМ клеток многих растений P_j намного превосходит P_d . Это свидетельствует об участии водных каналов в транспорте воды через эту мембрану.

В отличие от диффузионной водопроницаемости осмотическая водопроницаемость оказалась чувствительной к соединениям ртути. Последняя ковалентно связывает сульфгидрильные группы. Ингибирование транспорта воды соединениями ртути в условиях наложенного на мембрану A^*F позволило предположить, что водные каналы образованы белками, содержащими остатки цистеина. Чувствительность транспорта воды к ртутьсодержащим соединениям используется в качестве другого критерия участия в нем водных каналов.

Еще одним критерием вовлечения водных каналов в транспорт воды является его низкая энергия активации ($E_a < 21$ кДж/моль). В отличие от движения воды через каналы диффузия воды через липидный бислой характеризуется намного более высокими значениями энергии активации ($E_a = 58 — 70$ кДж/моль).

На основании вышеприведенных критериев исследователи пришли к выводу, что водные каналы отвечают за основной поток воды через мембраны.

Использование молекулярно-биологических подходов в исследованиях позволило идентифицировать белки водных каналов — аквапорины. Первым идентифицированным белком с выраженной водно-транспортной активностью был белок мембраны эритроцитов CHIP28 (channel-forming integral protein), переименованный затем в AQP1. На основании гомологии с AQP1 позже были идентифицированы аквапорины у представителей различных систематических групп, в частности у бактерий, грибов, растений и животных. В растительных клетках аквапорины обнаружены в плазматической мембране и тонопласте. Аквапорины ПМ входят в семейство интегральных белков PIP (plasma membrane intrinsic protein), аквапорины тонопласта — в семейство интегральных белков TIP (tonoplast intrinsic protein). Для многих идентифицированных на основании гомологии с AQP1 растительных белков была продемонстрирована водно-транспортная активность. С этой целью кДНК идентифицированных белков (предполагаемых аквапоринов) были транскрибированы *in vitro*. Полученная РНК была введена в ооциты африканской травяной лягушки *Xenopus laevis*. Через некоторое время, необходимое для синтеза белка и встраивания его в плазматическую мембрану, ооциты переносили на гипотонический раствор и регистрировали скорость их набухания (скорость входа воды). Набухание происходило значительно быстрее у ооцитов, ПМ которых содержала продукт внедренной РНК, свидетельствуя, что исследуемый белок является аквапорином. Такого рода доказательство наличия водно-транспортной активности было получено для гомологов AQP1 ПМ и тонопласта из арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*), растений табака (*Nicotiana tabacum*), хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum*), бобов (*Vicia faba*), подсолнечника (*Helianthus annuus*), шпината (*Spinacia oleracea*) и кукурузы (*Zea mays*).

Молекулярная масса аквапоринов варьирует от 23 до 31 кДа. На рис. 5.5 представлена гипотетическая структура аквапорина, образующего канал в мембране. Полипептидная цепь аквапорина 6 раз пересекает липидный бислой. Домены, погруженные в липидный бислой, гидрофобны и образуют α -спирали. С- и N-концы аквапоринов ПМ и тонопласта расположены с цитоплазматической

стороны мембраны. Гидрофильные домены полипептидной цепи соединяют α -спирали. Между 2-й и 3-й, а также между 5-й и 6-й α -спиралями гидрофильные домены включают небольшие гидрофобные петли. Последние, как и α -спирали, погружены в липидный бислой. Каждая из этих двух петель содержит высококонсервативный мотив Asp-Pro-Ala, так называемый NPA-бокс. Две петли, содержащие этот мотив, совмещаются в центре липидного бислоя и формируют две полусферические поры, которые вместе создают узкий водный канал. Полагают, что такого рода двухосевая симметрия обеспечивает ток воды через мембрану в обоих направлениях, в зависимости от направления градиента водного потенциала, а также отвечает за селективность водного канала по отношению к молекулам воды.

Содержание белков PIP- и TIP-семейств в мембранах растительных клеток сильно варьирует. Оно зависит от вида растения, ткани, условий водного ре-

жима и в некоторых случаях может достигать очень высоких значений. Было показано, например, что в плазматической мембране листьев шпината на долю белков PIP-семейства приходится до 20 % от общего содержания белков в этой мембране.

Аквапорины не только отвечают за быстрый транспорт воды через мембраны, но также дают организму возможность регулировать водные потоки как между клетками, так и внутри клеток. Эта регуляция осуществляется как путем изменения числа водных каналов в мембране, так и путем изменения их активности. Содержание водных

каналов в мембране зависит от биосинтеза аквапоринов, который находится под контролем транскрипционных факторов. Регуляция активности уже сформированных водных каналов осуществляется путем фосфорилирования. Водная проводимость мембран меняется в онтогенезе, изменяя потоки воды в соответствии с запросами роста и развития растения. Установлено, что при росте, когда происходит растяжение клеток, активность генов ТИР-семейства возрастает. Экспрессия генов тонопластных аквапоринов и повышение транспортной активности последних в условиях роста растяжением необходимы для обеспечения усиленного притока воды в вакуоли и поддержания тургора в клетках.

8.3. Транспорт воды по растению. Корень как основной орган поглощения воды.

Необходимость поглощать много воды вследствие интенсивного ее расходования приводит к тому, что растения формируют большую корневую систему. Многочисленными исследованиями (В.Г. Ротмистров, А.Л. Модестов и др.) установлено, что общая поверхность корневых систем, как правило, в несколько раз превосходит поверхность наземных органов.

Вместе с тем установлено, что размеры корневой системы (число корней и корневых волосков, их поверхность и т.д.) связаны с видовыми особенностями растительного организма и зависят вместе с тем от условий его развития. Например, при благоприятных условиях одно растение озимой ржи (по Дитмеру) формирует до 14 млн. шт. корней первого – четвертого порядков общей длиной в 600 км и поверхностью в 225 м². Количество корневых волосков достигает 15 млрд. шт., а их общая площадь составляет 400 м². Надземная часть одного растения содержит: 80 побегов, 450 листьев, общая площадь которых равна 4,5 м². По нашим данным у однолетнего сеянца яблони сливолистной, имеющего один побег, число боковых корней достигает 15 тыс. шт.

Непрерывно ветвясь, корни способны проникать в мельчайшие поры и поглощать содержащуюся в почвенных частицах влагу, а также минеральные вещества (рис. 4.3).

Корни растут с большой скоростью. Например, основные тяжи (главный корень и корни первого порядка) кукурузы удлиняются за сутки до 3,5 – 4,0 см, яровой пшеницы – на 2,0 – 2,5 см, ячменя – на 1,5 – 2,0 см. Естественно, что при громадном количестве корней в итоге получают весьма большие суточные приросты корневых систем. За вегетацию, и об этом говорилось ранее, суммарная длина корневых систем достигает сотен метров.

Корневые системы большинства растений способны к повторному использованию влаги из одних и тех же горизонтов почвы. Приспособлением к этому является ярусность и их разновременное образование.

Поглотительная активность корней не остается постоянной в течение вегетации. Так, у злаков (пшеница, ячмень) водопоглощение постепенно возрастает от всходов до цветения. Наибольшей поглотительной активностью корни злаков обладают в межфазный период кущение – колошение. Водопоглотительная активность их заметно снижается в период налива и, по всей вероятности, достигает минимума в конце молочной спелости. В это же время прекращается рост корней.

Поглотительная активность неодинакова у различных корней. Наибольшей поглотительной активностью обладают основные тяжи корней, у злаков – зародышевые, колеоптильные, узловые. Ранее сформированные ярусы корней

поглощают больше воды. С возрастанием порядка ветвления поглотительная активность корней понижается, т.е. чем дальше расположен корень от центральной оси, тем меньше его роль в снабжении растений водой.

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

8.4. Механизм радиального транспорта воды в корне.

Существуют две основные гипотезы, объясняющие механизм действия корневого давления:

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

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

В области эндодермы корня вода проходит через ее пропускные клетки, но их сравнительно мало. Другие клетки эндодермы с суберинизированными поясками Каспари, тесно связанными с плазмалеммой, представляют сильное препятствие току воды и растворов. По существу, эндодерма — основной барьер, препятствующий одностороннему току воды из клеток первичной коры в центральный цилиндр корня. Недавно с помощью современной техники было показано, что растворы проходят только через протопласты клеток эндодермы, тогда как в других клетках — как через симпласт, так и через апопласт (по клеточным стенкам).

Величина корневого давления обычно колеблется около 1 атм, реже 2,5 — 3,0 атм. С помощью корневого давления растения в ночное время суток восполняют водный дефицит, возникающий в жаркий летний день.

Корневое давление, у древесных растений действует в течение всего года, в том числе зимой, пополняя водные запасы ствола. Как установил Л. А. Иванов, после спиливания дерева влажность древесины пня повышается под действием корневого давления. Особенно велико значение корневого давления ранней весной до распускания листьев, когда отсутствует притягивающая воду транспирация. Корневое

давление можно определить с помощью манометра, прикрепленного к пеньку срезанного растения.

В обычных условиях роль пассивного поглощения воды в водообмене растений существенно выше. Оно более выгодно и в энергетическом отношении, так как не связано с затратой внутренней энергии, присущей активному поглощению, а осуществляется за счет энергии Солнца.

8.5. Выделение воды растением. Гуттация, «плач» растений.

Различают *пассивное* и *активное* поглощение воды корневой системой. *Пассивное* поглощение воды осуществляется за счет сосущих сил листьев, теряющих воду в процессе испарения (транспирации). Активное поглощение связано с метаболизмом клеток корня и проявляется в явлениях «плача» и *гуттации*. Если перерезать стебель травянистого растения или молодого всхода древесного растения (клен, яблоня) на небольшом расстоянии от поверхности почвы (под корень) то легко обнаружить, что через некоторое время из места разреза начинают вытекать капли жидкости. Это явление называют «плачем» растения, а вытекающую жидкость – соком плача, или пасокой. Сила, заставляющая пасоку подниматься от корней вверх по стеблю, называется *корневым давлением*.

Плач свойственен не только травянистым растениям, но и многим представителям древесной растительности, таких как береза, клен, виноград. У них выделение сока наблюдается ранней весной, при переходе растений от зимнего покоя к активной жизнедеятельности.

Сила корневого давления у растений различна. У травянистых растений она, как правило, не превышает однойполтора атмосфер, у древесных форм может достигать больших величин. У древесных растений плач наблюдается преимущественно весной, а у травянистых – не зависит от времени года и происходит на разных этапах онтогенеза.

Химический состав сока плача не отличается постоянством. В весенний период у древесных пород сок плача богат сахарами, азотистыми веществами, органическими кислотами и содержит меньше минеральных элементов.

Выделение капельно-жидкой воды может наблюдаться у растений с не поврежденным стеблем. Если накрыть стеклянным колпаком молодые проростки злаков, то на кончиках их листьев появятся капельки жидкости. Это явление получило название гуттации, а выделяемая листьями жидкость – сока гуттации.

В естественной обстановке гуттация проявляется у растений при затрудненном испарении, например при насыщении воздуха водяными парами, когда возникает диспропорция между поступлением воды и ее расходом путем нормального испарения.

Физиологическое значение гуттации заключается в первую очередь в поддержании у растений равновесия между поглощением и испарением воды. Гуттации благоприятствует умеренно теплая и влажная, насыщенная водяным паром атмосфера.

У растений имеются приспособления *гидатоды* – это специальные водяные устьица, защищающие растения от возможных больших потерь минеральных элементов при гуттации.

Профильтрываясь через мелкоклеточную паренхиму, так называемую *эпитему*, выстилающую дно воздушной полости гидатоды, сок оставляет здесь значительную часть содержащихся в нем элементов минеральной пищи.

Существует две гипотезы, объясняющие механизм действия корневого давления: *осмотическая* и *метаболическая*. Осмотическая гипотеза основана на явлениях осмоса. В сосудах центрального цилиндра поглощающей зоны корня всегда находится раствор определенной концентрации сосущая сила которого равна осмотическому давлению. Поэтому вода будет отсасываться от ближайшей к сосуду клетки. Теряя воду, клетка развивает большую сосущую силу, что позволяет ей отнимать воду от соседней с ней клетки и так далее. При этом клетки коровой паренхимы и центрального цилиндра корня испытывают недонасыщение водой. Этот дефицит касается и корневых волосков, способных активно поглощать воду из почвы.

Метаболическая гипотеза основывается на явлении полярности клеток корня, через которые наблюдается односторонний ток воды. На противоположных сторонах клетки осуществляются диаметрально разные процессы. На стороне клетки, обращенной к периферии, синтезируются осмотически активные сахара, а на противоположной стороне – инертный в осмотическом отношении крахмал. В первом случае осмотическое давление и сосущая сила будут больше, следовательно, к этой стороне клетки будет поступать вода от соседней клетки и выдавливаться с противоположного конца в сторону сосуда. Так создается непрерывный односторонний ток воды в корневой системе.

Среди факторов, влияющих в наибольшей степени на поглощение воды корневыми системами, является влажность корнеобитаемого слоя почвы, температура, концентрация почвенного раствора и содержание кислорода в сфере деятельности корней.

Поглощение воды для большинства растений происходит интенсивнее при оптимальной влажности порядка 70-80% НВ. При повышении влажности почвы оно замедляется от недостатка кислорода, при понижении – от недостатка воды. Особенно резко поглощение воды тормозится при влажности почвы, равной коэффициенту завядания.

Низкая или чрезмерно высокая температура почвы неблагоприятно отражается на деятельности корней. Растения южного происхождения завядают при снижении температуры около корней до + 5°C и ниже. При понижении температуры почвы не только уменьшается интенсивность дыхания корней, но и происходят существенные изменения в состоянии цитоплазмы: снижается ее проницаемость и увеличивается вязкость. Все это ведет к снижению интенсивности водопоглощения. Вместе с тем холодоустойчивые растения, например озимые злаки, способны активно всасывать воду из холодной почвы в период поздней осени и ранней весны. С повышением температуры поглотительная активность корней возрастает и достигает максимума при 20-22°C. У теплолюбивых культур температурный оптимум лежит в пределах 25-30°C.

На водопоглотительную деятельность корней влияет концентрация почвенного раствора. Оптимальная концентрация его лежит в пределах 1-2 атм. При повышении концентрации почвенного раствора поглощение воды замедляется. Особенно ярко это проявляется на засоленных почвах, где развиваются растения типа *галофитов*, способных развивать в своих клетках высокие сосущие силы благодаря накоплению минеральных солей или органических осмотически активных веществ.

Повышение концентрации почвенного раствора может быть вызвано и внесением удобрений в высоких дозах. Различные минеральные удобрения заметно влияют на водопоглощение. Так, у злаковых культур нитраты усиливают водопоглощение, а аммиачные соединения – ослабевают. На ранних этапах вегетации водопоглощение активируют фосфорные и калийные удобрения, на поздних (цветение – налив) –

азотные. В целом удобрения не только улучшают водопоглощение, но и способствуют более экономному расходованию воды.

Важным фактором, влияющим на поглощение воды, является *аэрация* (обеспечение корней свободным кислородом воздуха). На очень плотных почвах, почвах затопленных водой, интенсивность поглощения воды резко тормозится. Основная причина снижения водопоглощения при недостатке кислорода – ингибирование дыхания и токсическое действие недоокисленных продуктов, накапливающихся в почве при плохой аэрации. Нижние границы концентрации кислорода в почвенном воздухе находятся в пределах 6-8%. Корни лучше всего поглощают воду при высоком содержании кислорода.

8.6. Транспирация и ее роль в жизни растений. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент.

Процесс испарения воды листьями носит название транспирации. Физиологическая роль транспирации велика. Она повышает сосущую силу испаряющих клеток и создаёт непрерывный восходящий ток воды и растворенных в ней минеральных веществ от корней к другим органам растения, защищает растения от перегрева.

Специализированным органом транспирации является лист. Для осуществления транспирации лист имеет целый ряд приспособлений, среди которых: большая испаряющая поверхность, наличие систем вентилирования, водоснабжения и покровной системы. Лист у большинства растений представляет собой тонкую пластинку, которая быстро прогревается. Пластинка листа хорошо вентилируется, так как объем межклетников составляет примерно 25% от общего объема мезофилла листа. В листьях развиты водопроводящие пути, представляющие собой густую сеть жилок. На нижней стороне листовой пластинки, а иногда и на обеих сторонах ее находятся устьица, что создает идеальные условия для диффузии пара из межклетников.

- Различают два типа транспирации: устьичную и кутикулярную. Устьичная транспирация осуществляется через устьица, кутикулярная – через кутикулярный слой при закрытых устьицах. Устьичная транспирация может совмещаться с кутикулярной, особенно у молодых листьев имеющих слабо развитый кутикулярный слой. Устьичная транспирация складывается из двух фаз: испарение воды с поверхности клеточных оболочек в межклетники листа; диффузия водяного пара в окружающую атмосферу через устьица.

Движение устьиц определяется их особым морфологическим и анатомическим строением, а также изменениями активности физиологических процессов. Устьичные движения обусловлены изменениями тургорного давления в замыкающих клетках.

Различают два вида устьичных движений: пассивные и активные. Пассивные движения зависят от изменений в клетках эпидермиса и мезофилла листа, активные – от изменений в самих замыкающих клетках. К пассивным движениям устьиц относят: гидропассивную реакцию закрывания и гидропассивную реакцию открывания.

Активные движения устьиц играют главную роль в транспирации. Различают фотоактивную реакцию открывания и гидроактивную закрывания устьиц. Фотоактивная реакция открывания устьиц связана с индуцирующим влиянием света в утренние часы на направленность ферментативных процессов в замыкающих клетках устьица, в частности, в превращении крахмала в сахар.

Гидроактивная реакция закрывания устьиц обусловлена тем, что по мере развития водного дефицита в листьях увеличивается концентрация фитогормона – абсцизовой

кислоты (АБК), которая ингибирует синтез α – амилазы. Гидролиз крахмала прекращается, уменьшается содержание в замыкающих клетках ионов K^+ . Это снижает тургорный градиент между замыкающими и окружающими клетками, в результате чего устьица закрываются.

Для количественного учета транспирации используются транспирационные единицы: интенсивность транспирации, продуктивность транспирации, транспирационный коэффициент.

Интенсивность транспирации – количество воды в граммах, испаренной 1 м² листовой поверхности за 1 час. Интенсивность транспирации дает представление о величине расходования воды органом, растением, полем, лугом, садом. Этот показатель используется при расчетах поливных и оросительных норм.

Продуктивность транспирации – количество сухого вещества в граммах, образованное растением при расходе 1 л воды. Продуктивность транспирации дает представление о количестве воды необходимой для создания планируемого урожая.

Транспирационный коэффициент (ТК) – величина, обратная продуктивности транспирации, показывает сколько воды в граммах расходуется растением при образовании 1 г сухого вещества. Зная величину транспирационного коэффициента, легко определить величину продуктивности транспирации, и наоборот.

Для получения высоких и устойчивых урожаев важно снижение транспирационных коэффициентов, так как при одном и том же расходе воды продуктивность растений может значительно возрасти. Транспирационный коэффициент снижается при улучшении водоснабжения и минерального питания. В целом увеличение урожая, как правило, сопровождается снижением транспирационного коэффициента. В агрономической практике особый интерес представляет не транспирационный коэффициент, а коэффициент водопотребления, представляющий отношение расхода воды к урожаю, например, зерна. Коэффициент водопотребления более точно отражает хозяйственную эффективность использования влаги посевами. Как правило, при орошении коэффициент водопотребления ниже, чем на той же почве на богаре; во влажные годы ниже, чем в сухие. Так, коэффициент водопотребления пшеницы в Заволжье составляет 1000-1200, а на тех же землях без орошения – 1300-1500. Транспирационные коэффициенты яровой пшеницы также в сухие годы в среднем в 1,5 раза выше, чем в годы влажные.

Среди экологических условий, влияющих на интенсивность транспирации необходимо выделить как самые существенные: свет, температуру и относительную влажность воздуха, а также влажность почвы.

Свет является источником энергии для транспирационного процесса и неотделим от температурного фактора. Он уменьшает вязкость протоплазмы и ее сопротивление движению воды; с освещенностью непосредственно связаны движения устьиц.

Влажность почвы и ее колебания быстро отражаются на испарении воды листьями. Наиболее интенсивно растения транспирируют, когда влажность почвы находится на уровне 70-80% НВ. Повышение и понижение содержания воды в почве приводит к снижению интенсивности транспирации.

Зависимость интенсивности транспирации от температуры и относительной влажности воздуха при условии обеспеченности растений водой выражается одновершинной кривой и копирует дневной ход температуры и относительной влажности воздуха. В этом случае регулирующая роль растения сводится к минимуму.

При отсутствии осадков и снижении содержания доступной воды в почве несмотря на возрастание температур и падение относительной влажности воздуха, интенсивность транспирации резко падает, кривая транспирации двухвершинная. По мере дальнейшего обострения почвенной засухи средняя интенсивность транспирации еще более снижается и кривая транспирации приобретает пульсирующий характер. Такой ход транспирации свидетельствует о том, что растения уже не в состоянии транспирировать в соответствии с гидротермическим режимом атмосферы. При этом падение интенсивности транспирации связано как с уменьшением доступной влаги в почве, так и с активной регулирующей ролью растения.

Один из способов снижения транспирации в условиях засухи – применение антитранспирантов. Антитранспиранты можно разделить на две группы: одни из них вызывают закрывание устьиц, а другие – образуют пленку на поверхности листьев, которая механически препятствует испарению воды.

Обеспеченность сельскохозяйственных растений водой в течение вегетации является главным фактором, определяющим урожай. Особое внимание уделяется установлению рациональных сроков полива. Разработаны физиологические методы диагностики потребности растений в воде, основанные на установлении начальных признаков водной недостаточности растений, которые свидетельствуют о необходимости очередного полива.

Состояние водного режима растений характеризует такие осмотические показатели как концентрация клеточного сока, его осмотическое давление и сосущая сила.

Осмотические показатели зависят не только от обеспеченности пшеницы водой и возраста растений, но и от других факторов, в частности от условий минерального питания. Одностороннее азотное удобрение обычно повышает осмотическое давление, совместное же внесение NPK и особенно PK в сочетании с орошением снижает его, что связано с действием элементов питания на коллоидно-химические свойства протоплазмы.

Предельные величины сосущей силы клеточного сока листьев (в атм) для определения срока очередного полива люцерны таковы: всходы – 3-5 атм; бутонизация – 8-11 атм; цветение – 14-18 атм. Например, семечковый сад следует поливать при следующих предельных величинах сосущей силы клеточного сока листьев (в атм.): в начале вегетационного периода 17-18; в период созревания плодов 24-26; в конце вегетационного периода 27-28.

Назначение поливов по предельным величинам сосущей силы клеточного сока листьев даёт более высокий эффект, чем назначение по влажности почвы: яровая пшеница повышает урожайность – на 16%; кукуруза – на 42%; сахарная свёкла – на 28%.

Для нормального роста растений высокая интенсивность транспирации не является необходимой. Но и уменьшить транспирацию очень сильно нельзя, т.к. она является верхним концевым двигателем водного тока. В небольших пределах расход воды на транспирацию можно снизить, без ингибирования ростовых процессов. Один из способов снижения транспирации при пересадке растений или в условиях засухи – применение *антитранспирантов*.

Антитранспиранты можно разделить на две группы: одни из них вызывают закрывание устьиц, а другие – образуют пленку на поверхности листьев, которая механически препятствует испарению воды. К первым относятся абсцизовая кислота (АБК) и ее производные. Опрыскивание ими растений в концентрации 10^{-4} М сначала

уменьшает транспирацию на 50%, а к концу 9-го дня после опрыскивания снижение транспирации сохраняется на уровне 20-25%.

Пленочные антитранспиранты образуют на поверхности листовой пластинки прозрачную, эластичную пленку, снижающую испарение воды на 25-30%. Пленка сохраняется на растении обычно 12-16 дней. В качестве пленочных антитранспирантов используют обычно полиэтилен, полистерол, латекс. Такая обработка не только сокращает транспирацию, но и значительно повышает приживаемость растений при их пересадки.

Вопросы для самоконтроля

1. Количество потребляемой растением воды, содержание воды в клетках, тканях и органах.
2. Составляющие водного потенциала клетки.
3. Аквапорины (белки водных каналов), их структура, принцип работы.
4. Транспорт воды по растению.
5. Корень как основной орган поглощения воды.
6. Механизм радиального транспорта воды в корне.
7. Выделение воды растением. Гуттация, «плач» растений.
8. Транспирация и ее роль в жизни растений.
9. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М. : Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 9

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ.

9.1. . Потребность растений в элементах минерального питания. Функциональная классификация элементов минерального питания.

Растения питаются простыми веществами не только из воздуха, но и из почвы. Усваивая простые неорганические соединения внешней среды, а также синтезируя из них сложные органические вещества, растения растут.

Органические вещества состоят в основном из *органогенных элементов*: углерода (45%), кислорода (42%), водорода (6,5%) и азота (1,5%), на долю которых приходится 95% сухой массы тканей.

В растениях содержится примерно 5% зольных минеральных элементов, остающихся в золе после сжигания растительного материала. Зольные элементы, как и азот, поглощаются корнями растений из почвы и объединяются в группу минеральных веществ. Процесс усвоения зольных элементов и азота из почвы получил название *почвенного или минерального питания растений*.

Потребление растениями минеральных элементов, имеет важное значение в обмене веществ и энергии, в лечении ряда заболеваний растений, вызванных недостатком отдельных элементов, в повышении устойчивости растений к неблагоприятным внешним воздействиям, в регулировании осмотических явлений. В современной агрономии с помощью различного рода агроприёмов можно регулировать минеральное питание растений, добиваясь значительного повышения их продуктивности. Это управление процессом минерального питания осуществляется на уровне определенных сортов растений.

В тканях растений содержатся практически все элементы, находящиеся в почве. Особенно для питания необходимы макро- и микроэлементы.

К *макроэлементам* относят элементы, содержание которых составляет от 0,01% до 10% свежей массы растений. Это **O, H, C, N, P, K, Ca, Mg, S**. Преобладающая часть элементов содержится в малых или очень малых количествах всего лишь от 0,00001 до 0,001%. – это *микроэлементы*: **Fe, Cu, Zn, B, Mn, Mo, Se**. Элемент, при исключении которого из питательного раствора нарушаются процессы жизнедеятельности и структура растительных тканей, приостанавливается рост или же растение гибнет и никакой другой элемент не может его заменить называется *абсолютно необходимым*: из макроэлементов это – **N, P, K, Ca, Mg, S**; из микроэлементов – **Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, B**.

Потребность в минеральных элементах и их содержание в растениях подвержено резким колебаниям в зависимости от условий выращивания, вида растения и его сортовых особенностей. Например, злаковые культуры выносят с урожаем меньше минеральных веществ, чем бобовые и овощные. Наибольшее количество азота накапливается в люцерне, сое, а фосфора – в сое и сахарной свекле. Много калия содержится в сахарной свекле, картофеле, томатах, а кальция – в бобовых, гречихе, картофеле.

Наибольшее количество минеральных элементов сконцентрировано в тех клетках и тканях, где высока активность обменных процессов (образовательные ткани, листья, молодые побеги, поглощающие зоны корней). Физиологическое значение каждого элемента строго специфично.

Азот. Азот является составной частью важнейших для жизни растений веществ. Входит в состав белков, нуклеиновых кислот, АТФ, АДФ, коферментов, хлорофиллов, цитохромов, некоторых липидов, многих витаминов, гормонов роста растений, алкалоидов. Условия азотного питания оказывают огромное влияние на рост, развитие и продуктивность растений. Азот усваивается растением в виде анионов NO_3^- и NO_2^- , катиона NH_4^+ , а также в форме аминокислот и других органических соединений.

Фосфор. Входит в состав ДНК, РНК, АТФ, АДФ, фосфолипидов, таких коферментных систем как НАД, НАДФ, КоА, которым принадлежит важная роль в процессах фотосинтеза и дыхания, энергетическом обмене клетки. Важная роль принадлежит фосфору в цветении, плодоношении и семяношении растений. Воспринимается растением в форме высшего окисла – иона ортофосфорной кислоты – PO_4^{3-} . К хорошо усвояемым органическим соединениям относятся фосфорные эфиры различных сахаров.

Калий. Встречается в растениях в форме ионов, регулирует состояние цитоплазмы клеток растений, повышая её проницаемость и уменьшая вязкость. Основная масса его находится в вакуолярном соке. Калий принимает активное участие в осмотических явлениях клеток, тканей и целого растения, движениях устьиц. Усиливает отток ассимилятов и биосинтез крахмала, улучшает поступление и использование азота, фосфора, железа. Калий легко усваивается из подвижных солей – хлоридов, сульфатов, карбонатов, нитратов.

Сера. Входит в состав белков, аминокислот – метионина, цистина и цистеина. Сера содержится также в некоторых витаминах В₁ (тиамине) и Н (биотине), КоА, глутатионе, чесночных и горчичных маслах и ряде других веществ. Растения, содержащие чесночные и горчичные масла, иммунны ко многим бактериальным и грибным заболеваниям. Сера усваивается растениями в основном из сульфатов.

Кальций. В виде пектата кальция входит в состав срединной пластинки клеточных стенок растений, стабилизирует мембрану; при недостатке кальция появляются разрывы в мембране, нарушаются процессы мембранного транспорта. Кальций принимает участие в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня, активизирует активность ферментов дегидрогеназ, амилаз, киназ, липаз, протеиназ. Поддерживает активную жизнедеятельность меристематических тканей корневых окончаний. Обеспечивает кислотно-щелочное равновесие в клетке. Является антагонистом калия, натрия, магния. Кальций увеличивает вязкость и уменьшает оводненность протоплазмы. Ему принадлежит универсальная роль в создании физиологически уравновешенной среды. Поступает в растение в виде ионов Са.

Магний. Находится в составе молекулы хлорофилла, стабилизирует структуру рибосом, выступая синергистом кальция и усиливает его регуляторную роль, повышая вязкость и понижая проницаемость цитоплазмы. Магний является кофактором многих ферментов цикла Кребса.

Железо. В качестве кофактора входит в состав ферментов, участвующих в синтезе хлорофилла. Этот элемент содержится также в молекулах цитохромов, ферредоксина, выполняя роль переносчика электронов. Он входит в состав молекул ряда оксидоредуктаз (пероксидазы, каталазы, цитохромоксидазы), играющих важную роль в дыхании и энергообмене клеток. Ферментный комплекс нитрогеназы, в состав которого входит железо, участвует в процессе азотфиксации.

Медь. Встречается в составе ферментов, участвующих в биосинтезе хлорофилла, а также некоторых оксидоредуктаз, таких как полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы.

Цинк. Играет активную роль в белковом обмене, входя в состав пептидгидролаз – ферментов, действующих на пептидную связь в молекулах белков. Принимает участие в биосинтезе гормона растений - индолилуксусной кислоты.

Бор. Способствует оттоку углеводов из хлоропластов, повышает эластичность клеточной стенки и устойчивость растений к засухе.

Марганец. Участвует в процессе восстановления нитратов, обмене железа, активирует ферменты, участвующие в метаболизме ауксина – одного из важнейших гормонов растений. В качестве кофактора некоторых ферментов катализирует отдельные реакции фотосинтеза (фотолиз воды) и дыхания (цикл Кребса).

Молибден. Участвует в азотном обмене и входит в состав нитратредуктазы – фермента, катализирующего восстановление нитратов до нитритов. В комплексе нитрогеназы принимает участие в процессе азотфиксации, перенося электроны на N_2 . Способствует улучшению усвоения растением кальция, усиливает рост корневой системы.

9.2. Корень как орган поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и транспорта. Механизмы поступления ионов в СП и значение этого этапа поглощения. Модели поступления ионов в корень, транспорт минеральных веществ в ксилему. Апопластный и симпластный путь.

Специализированным органом минерального питания у растений является корень. Доступная растениям минеральная пища находится в почве в двух состояниях – жидком и твердом. Корни растений обладают способностью поглощать минеральные вещества из почвенного раствора и твердой фазы, активно воздействуют на питательный субстрат и переводят недоступные соединения в доступные. Корни растений обладают тонкой хемотропической чувствительностью. Активное воздействие корней на питательный субстрат осуществляется несколькими путями:

- 1) происходит выделение во внешнюю среду различных органических и минеральных соединений, обладающих растворяющей способностью;
- 2) происходит выделение во внешнюю среду ферментов, расщепляющих органические вещества;
- 3) осуществляются поверхностные взаимодействия в результате тесного слипания корневых волосков с почвенными частицами;
- 4) биохимическим путем происходит привлечение микроорганизмов, которые улучшают взаимодействие корней с почвенным субстратом.

Внесение фосфора в начале вегетации пшеницы способствует образованию густо ветвящейся, глубоко проникающей системы, внесение же азота способствует удлинению корней, но ослабляет боковое ветвление. Поглощению рассеянных по почвенным горизонтам элементов минеральной пищи способствует большая поглощающая поверхность корней.

Общая адсорбирующая поверхность – это суммарная поверхность всех корней. Рабочая поглощающая поверхность – это поверхность корней, которая не только адсорбирует, но и осуществляет процессы перемещения поглощенных веществ внутрь корня. Значительная часть всей поверхности корней приходится на рабочую поглощающую поверхность. Развитие большой поглощающей поверхности есть приспособительная функция корней к условиям почвенного питания.

Наибольшая доля в поглощении минеральных веществ корнем принадлежит зоне всасывания, где располагаются корневые волоски.

Различают несколько механизмов, обеспечивающих подход элементов питания к поглощающим корням:

1. *корневой перехват*: движение корней в процессе роста через массу почвы и захват ими посредством контакта некоторой части питательных веществ;

2. *массовый поток*: корни поглощают из почвы воду, что вызывает движение почвенного раствора через толщу почвы к корням; питательные вещества переносятся массовым потоком к поверхности корня и становятся доступными для поглощения;

3. *диффузия*: возникает градиент концентрации у поверхности корня, в направлении которого питательные вещества диффундируют к корням.

Значение каждого из этих механизмов зависит как от интенсивности поглощения корнем, так и от обеспеченности почвы питательными веществами. Корневой перехват является существенным только для питательных веществ, имеющих в почве избыток, например кальция. Азот, фосфор и калий являются элементами питания, которые в больших количествах поступают к корням путем диффузии и массового потока.

Чтобы корень мог поглотить ион нитрата, последний может находиться от него на расстоянии до 1 см и более, калий – на расстоянии не далее 0,5 см, в то время как ион фосфата не должен быть дальше 0,1 см от корня. Обычно сельскохозяйственные растения используют менее 10% фосфата, 20-40% калия и 40-80% нитрата, которые были внесены в почву. Эффективность использования этих питательных веществ из почвы коррелирует с расстояниями, на которые они могут диффундировать в почве.

Для повышения эффективности использования растениями фосфора применяют гранулированные формы суперфосфата. При внесении суперфосфата в рядки в гранулированном виде обеспечивается его постепенное растворение, а фосфор его не переходит в недоступную для растений форму. При этом молодые растения, имеющие слабую корневую систему, лучше снабжаются фосфором.

В поглощении корнями макро- и микроэлементов можно выделить две фазы. *Первая фаза* – адсорбция ионов поверхностью плазмалеммы и стенкой клетки поглощающих корней. *Вторая фаза* – транспорт ионов через плазмалемму в цитоплазму. Адсорбция ионов на поверхности плазмалеммы носит обменный характер. Выделенная при дыхании корней CO_2 на внешней стороне плазмалеммы взаимодействует с водой. Образовавшаяся при этом угольная кислота H_2CO_3 распадается на катион водорода H^+ и анион HCO_3^- , на которые и обмениваются ионы почвенного раствора того же знака.

Адсорбция ионов – это физико-химический процесс, в сильной степени зависящий от обменной емкости клеток корня.

Поступление ионов в клетки корня происходит избирательно и зависит от скорости активного транспорта и скорости усвоения минерального элемента. Чем больше связывается в растении, например, фосфора, тем быстрее этот элемент проникает через мембрану в цитоплазму клетки корня, а из почвенного раствора поступают новые его порции.

9.3. Взаимодействие и регуляция систем транспорта ионов из среды в корень и загрузки ксилемы. Специфика радиального транспорта минеральных элементов. Синтетическая функция корня.

Передвижение поглощенных веществ и снабжение ими всех органов растения – важная составляющая физиологии растений. Поглощенные вещества по растению в

основном перемещаются в поперечном направлении через ряд корневых тканей (ризодерму, коровую паренхиму, эндодерму, перицикл) к проводящим пучкам. Такой транспорт веществ называется *радиальным*.

Перемещение веществ проходит через *апопласт* или *симпласт*. В состав апопласта входят влажные стенки всех клеток корня и межклеточные пространства. Они образуют непрерывную зону, через которую вода и ионы могут диффундировать свободно. Такие клеточные стенки называют *свободным пространством*. Перемещение ионов по апопласту происходит как за счёт диффузии, так и за счёт обменной адсорбции по градиенту концентрации и ускоряется током воды.

Движение минеральных веществ по симпласту, под которым понимается совокупность протопластов клеток, соединённых плазмодесмами, осуществляется благодаря движению цитоплазмы, по каналам ЭПС, а между клетками по плазмодесмам. Направленному движению по симпласту способствуют градиенты концентрации веществ. Эти градиенты возникают вследствие того, что поступающие в клетку вещества включаются в процессы метаболизма и концентрация их снижается. Большое значение для радиального транспорта минеральных веществ имеет неравномерное развитие тканей корня. Последними дифференцируются ткани, лежащие в глубине корня – это внутренние зоны корневой паренхимы и проводящие ткани. Процессы метаболизма в них наиболее активны, чем в закончивших свое развитие наружных тканях.

Диффузия ионов и молекул по свободному пространству клеток прерывается на уровне эндодермы. Пояски Каспари служат барьером для передвижения веществ по апопласту, так как содержат суберин – вещество обладающее гидрофобными свойствами. Единственный путь дальнейшего передвижения веществ через эндодерму – это транспорт по симпласту. Существование в эндодерме пропускных клеток, позволяет части поглощенных веществ избежать метаболического контроля.

Симпластный транспорт является основным для многих ионов. Активным превращениям подвергаются соединения, содержащие азот, углерод, фосфор, в меньшей степени – серу, кальций, хлор. Часть веществ накапливается в вакуолях, в них же накапливается значительное количество солей. Накопление солей в вакуолях является полезной реакцией организма. Вакуоли играют существенную роль в симпластном транспорте веществ: поглощение ионов вакуолями снижает концентрацию их в симпласте и обеспечивает создание градиента концентрации, необходимого для транспорта веществ.

Загрузка сосудов ксилемы ионами происходит благодаря функционированию ионных насосов. В результате минеральные соли поступают в сосуды и трахеиды. Вслед за ними по законам осмоса входит вода и развивается корневое давление. Транспирация и корневое давление способствуют передвижению элементов минерального питания по ксилеме в другие части растения.

К числу внешних факторов, влияющих на поглотительную деятельность корней, относятся: температурный и водный режим почвы, аэрация и pH почвенного раствора, а также его концентрация. На поглощение минеральных элементов оказывает влияние комплекс взаимодействующих факторов.

Оптимальная температура почвы для поглощения ионов корнями для большинства растений составляет от 20 до 25°C, максимальная – около 40°C и минимальная – около 0°C.

Азот и фосфор активно поглощаются корнями растений и при температуре ниже 20°C, а калий в незначительном количестве может усваиваться даже при отрицательных

температурах. Причины снижения активности поглощения минеральных элементов при пониженной температуре почвы сводятся, прежде всего, к резкому уменьшению интенсивности дыхания корней, сильному повышению вязкости цитоплазмы клеток поглощающих корневых окончаний и уменьшению проницаемости мембран для ионов солей.

Низкие температуры оказывают на поступление элементов питания, например, в корни пшеницы прямое и косвенное действие. Прямое действие связано со снижением интенсивности дыхания. При этом максимально подавляется активное поглощение, а пассивное – изменяется в меньшей степени. Косвенное действие связано с тем, что низкая температура в зоне узла кушения угнетает рост пшеницы, снижает потребность надземных органов в пище, ведет к переполнению их минеральными веществами, что и приводит к торможению пассивного поглощения.

В зависимости от вида растений оптимальные температуры для физиологической деятельности корней неодинаковы. Для злаковых культур оптимальные температуры составляют от 18° до 22°С, для теплолюбивых растений (томаты, огурцы) – от 25° до 27°С. Различны температурные оптимумы и для разных ярусов корней. Зародышевые корни пшеницы нормально функционируют при температуре 10°С и ниже, колеоптильные корни – при температуре от 14° до 18°С, а узловые от 20° до 25°С.

Наиболее благоприятной влажностью почвы для нормального протекания процессов поглощения элементов минерального питания является содержание воды равное 60-70 % от полной влагоемкости. Корни не в состоянии усваивать элементы питания при влажности почвы близкой к коэффициенту завядания. При понижении влажности почвы подвижность почвенного раствора снижается, изменяется его качественный состав в связи с различной растворимостью солей. Сильнее всего эти изменения отражаются на усвоении корнями элементов, находящихся в почве в виде труднорастворимых солей (фосфор), в меньшей степени – на усвоении хорошо растворимых нитратов. При засухе падает интенсивность роста, а с нею и потребность в элементах питания, задерживается их поступление из корней в побеги, снижаются темпы роста самих корней, нарушается нормальное течение процессов метаболизма, что и приводит к снижению поглотительной активности корней.

На поглощение элементов минерального питания оказывает влияние аэрация почвы. Рыхлая, структурная, оптимальной влажности почва содержит достаточное для жизнедеятельности корневых систем количество кислорода, равное 8-10%. Основной причиной снижения интенсивности поглощения минеральных элементов при недостатке кислорода является подавление аэробного дыхания корневых систем и нарушение энергообмена. В сильно уплотненной или затопленной водой почве содержание кислорода может падать почти до нуля. В этом случае поглощение минеральных элементов максимально ингибируется и может полностью прекратиться.

Резкое снижение поглощения минеральных элементов наблюдается при уменьшении содержания кислорода до 3% и ниже. При недостатке или полном отсутствии кислорода в почве происходит накопление токсических веществ и угнетение аэробных микроорганизмов. Деятельность корневых систем зависит от концентрации почвенного раствора. Оптимальная концентрация почвенного раствора различна не только для разных видов растений, но и для одного и того же растения на разных этапах его жизнедеятельности.

Оптимальные концентрации питательных веществ в почве для томатов – 6,2-14,8 ммоль/кг, моркови – 4 ммоль/кг, лука – 5-6 ммоль/кг, а для огурцов и капусты – более 6 ммоль/кг. С возрастом растения способны выносить все более и более высокие

концентрации. В молодом же возрасте высокие концентрации почвенного раствора действуют на растения угнетающе.

Усиление интенсивности транспирации при понижении относительной влажности воздуха в условиях нормального водоснабжения и питания положительно влияют на поглощение минеральной пищи, а хорошие условия освещения благоприятствуют поглотительной деятельности корней.

Вопросы для самоконтроля

1. Потребность растений в элементах минерального питания.
2. Функциональная классификация элементов минерального питания.
3. Корень как орган поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и транспорта.
4. Механизмы поступления ионов в СП и значение этого этапа поглощения.
5. Модели поступления ионов в корень, транспорт минеральных веществ в ксилему.
6. Апопластный и симпластный путь.
7. Взаимодействие и регуляция систем транспорта ионов из среды в корень и загрузки ксилемы.
8. Специфика радиального транспорта минеральных элементов.
9. Синтетическая функция корня.
10. Связь поступления и превращения ионов с процессами дыхания.
11. Дальний транспорт ионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М. : Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 10

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

10.1. Определение понятий «рост» и «развитие» растений. Общие закономерности роста.

Рост – это важнейший интегральный процесс в жизни растений. Он объединяет в единое целое все многообразие физиолого-биохимических процессов – фотосинтез, дыхание, питание, превращение веществ. Рост – это необратимое увеличение размеров растения, связанное с новообразованием элементов структуры организма. Под элементами структуры понимаются органы, ткани, клетки, органеллы и субмикроскопические компоненты клетки – мембраны и макромолекулы. Под термином «рост» понимается не только увеличение размеров растения, но и явление формообразования новых органов и их дифференциация. Качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза называется *развитием*. Онтогенезом называют индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти.

Рост и развитие теснейшим образом связаны друг с другом и лежат в основе продуктивности растений. Продукты фотосинтеза, с одной стороны, откладываются в запас, с другой – используются на ростовые процессы. Чем интенсивнее ростовые процессы, тем больше объем и масса растений и выше урожай.

10.2. Показатели роста, S-образный характер кривой роста, его фазы. Типы роста у растений.

В природе у растений наблюдается чередование периодов интенсивного роста, замедления или полной остановки роста. Это явление носит название *периодичности роста*. Периодичность роста растений можно изобразить в виде S-образной кривой (рис. 1) и условно разделить на три отрезка, что соответствует трем ростовым периодам. На первом отрезке кривой рост медленный (период начального роста), затем он ускоряется и достигает максимальных величин (период большого роста), потом замедляется и прекращается (период затухания и остановки роста).

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



I – период начального роста; II – период большого роста; III – период затухания и остановки роста

Различают суточную и сезонную периодичность роста. Установлено, что в течение суток растения растут с разной скоростью. Суточная периодичность роста часто зависит от комплекса экологических факторов, особенно температуры. Если

температура воздуха ночью достаточно высока, то растения быстрее растут ночью, если же ночная температура существенно ниже дневной, что обычно наблюдается в условиях севера, то растения дают большие приросты днем.

Растения умеренных широт сбрасывают осенью свои листья, приостанавливают рост и впадают в состояние покоя. Линейный рост побегов у однолетних сеянцев древесных пород продолжается до середины лета. С замедлением линейного роста побегов ускоряется рост в толщину. Размеры листьев увеличиваются приблизительно в течение месяца. В росте корней обычно наблюдают два максимума (весна и осень) и два минимума (лето и зима). В этом случае говорят о сезонной периодичности роста.

В зонах умеренного климата смена теплого сезона холодным обуславливает переход зимующих растений в состояние покоя. Покой характеризуется тем, что видимый рост полностью прекращается и в течение определенного времени не возобновляется даже при перенесении растений в благоприятные условия. Такой покой называется *глубоким* (органическим). Различают также покой *вынужденный*, когда растения способны тронуться в рост, но условия среды неблагоприятны для ростовых процессов. Разновидностью вынужденного покоя является летний покой, свойственный пустынным и полупустынным растениям. При наступлении засухи они сбрасывают листья и вступают в состояние оцепенения. Даже у растущего растения часть органов находится в покое, что свойственно спящим почкам, адвентивным зачаткам корней. Определенный период времени в покое находятся луковицы, клубни. Покой следует рассматривать как биологическое приспособление к перенесению неблагоприятных условий. В период покоя значительно возрастает устойчивость к низким температурам и обезвоживанию.

Наступление покоя – это реакция растений на комплекс факторов: снижение температуры, сокращение длины дня, изменение спектрального состава света и другие внешние факторы среды. Изменение длины дня воспринимают листья, а в отсутствие их – почки. Когда дни становятся короче, в растениях изменяется соотношение между фитогормонами, стимулирующими и ингибирующими процессы роста. В листьях увеличивается содержание природного ингибитора роста – абсцизовой кислоты, которая тормозит синтез гидролитических ферментов (амилазы, протеиназы и др.) необходимых для распускания почек и других процессов роста. Из листьев АБК транспортируется в почки и «усыпляет» их. Одновременно в тканях растений уменьшается содержание естественных стимуляторов роста, например ИУК.

Осенние осадки и азотные удобрения задерживают наступление покоя, а засуха, высокая температура и фосфорно-калийные удобрения ускоряют вступление в покой. Старые деревья вступают в покой раньше молодых. Вступление в покой связано с целым рядом физиологических изменений. Сначала замедляются, затем полностью затухают ростовые процессы. Линейный рост заканчивается раньше, чем рост в толщину. Оформляется верхушечная почка. С этого момента прекращается деятельность камбия в базипетальном направлении. В связи с этим верхние части побегов заканчивают утолщение раньше, чем нижние.

С ослаблением деятельности камбия ускоряется отложение запасных веществ. Например, у древесных растений происходит массовое отложение крахмала (крахмалистые породы), крахмала и жира (жировые породы) сначала в тканях с ясно выраженными запасными функциями, затем – со смешанными. Синтез крахмала сопровождается снижением количества растворимых сахаров. Уменьшается содержание свободных аминокислот вследствие интенсивного использования их в

синтезе запасных и защитных белков. Ускоряются процессы лигнификации клеточных стенок, инактивируются ростовые вещества.

При вступлении в покой содержание связанной воды повышается, а свободной – уменьшается. Ткани несколько обезвоживаются, что отражается на окислительно-восстановительном режиме клеток. Становятся менее активными пероксидаза, дегидрогеназы, что приводит к падению интенсивности дыхания. Повышается вязкость протоплазмы, снижается ее проницаемость, поверхностные слои протоплазмы обогащаются жирами и липоидами. Накопившийся в течение вегетации крахмал с понижением температуры переходит в сахара и жиры, что повышает устойчивость растений к морозу. В глубоком покое интенсивность всех физиологических процессов наименьшая, но полностью они не приостанавливаются.

Разные виды растений отличаются по глубине и продолжительности покоя. Глубокий и продолжительный покой характерен для таких древесных пород, как лиственница сибирская, сосна обыкновенная, дуб черешчатый, ясень ланцетный и вяз обыкновенный. Неглубокий покой наблюдается у яблони сливолистной. Отсутствует глубокий покой у миндаля, абрикоса и других растений тропического и субтропического климата. С глубиной и продолжительностью покоя у отдельных видов растений коррелирует устойчивость к низким температурам. Породы с глубоким покоем обычно отличаются повышенной морозостойкостью.

10.3. Организация меристем корня и стебля. Рост и деятельность меристем. Клеточные основы роста.

Рост растений непосредственно связан с функционированием образовательных тканей – меристем. В меристемах происходит новообразование структурных элементов и активное деление клеток. Меристематические ткани специализированы на определенном типе роста. Различают апикальные (верхушечные), латеральные (боковые), интеркалярные (вставочные) меристемы. Апикальные меристемы обеспечивают линейный рост побегов и корней, боковые – рост в толщину, вставочные – промежуточный рост.

Меристемы подразделяют на первичные и вторичные. К первичным относятся верхушечные и вставочные меристемы. Они обуславливают образование первичных тканей. Ко вторым относятся боковые меристемы (камбий, феллоген). Они обуславливают образование вторичных тканей.

Способность меристематических клеток к делению связана с их морфологическим строением, химическим составом и специфическими биохимическими отправлениями. Клетки меристематических тканей, чаще всего мелкие, располагаются плотно, не образуют межклетников. Оболочка тонкая, первичного строения. Цитоплазма характеризуется высокой концентрацией белков, липоидов, РНК. В типичных меристематических клетках нет центральной вакуоли, а жидкость рассеяна по цитоплазме в виде мелких капелек.

Митохондрии меристематических клеток разнообразны по величине и развитости внутренних мембран. Степень развития митохондрий указывает на их ограниченные возможности в отношении дыхательного процесса.

В молодых меристематических клетках пластиды представлены инициальными частицами. Во взрослых меристематических клетках они приобретают эллипсоидную форму. В них начинают формироваться ламеллярные структуры. Обычно же в меристематических клетках пластиды находятся в состоянии протопластид.

Эндоплазматическая сеть умеренно развитая. Перед делением клеток она сильно разрастается. В цитоплазме молодых меристематических клеток свободно лежат рибосомы, но по мере разрастания эндоплазматической сети они располагаются вдоль ее мембран в пограничном слое плазмы.

10.4. Механизмы морфогенеза растений. Полярность. Индукция генетических программ, морфогенетические градиенты и ориентация клеток в пространстве. Целостность и коррелятивное взаимодействие органов.

Органы растений растут согласованно и во взаимной связи. Если какой – либо орган поврежден или недоразвит, это компенсируется усилением роста аналогичного органа или возникновением новых органов. Взаимное влияние частей, органов, тканей на характер их роста и развития называют корреляцией.

Различают корреляции двух типов: трофические, которые регулируются метаболитами общего типа, и гормональные – которые регулируются фитогормонами.

Ярким примером взаимосвязи и взаимообусловленности ростовых процессов у растений является влияние растущей верхушки на почки, расположенные ниже. Например, у сосны и ели верхушка ствола обычно заканчивается верхушечной почкой, возле основания которой располагается мутовка из 4 – 5 боковых почек. При распускании последних весной из них развиваются побеги – главный вертикальный и под определенным углом – боковые. Если повредить верхушечную почку, то часть побегов начинает расти строго вертикально, как главный побег, появляется многовершинность.

Явления корреляции широко применяется при формировании крон у плодовых деревьев, в озеленительных посадках для создания густой кроны, подрезке корней и надземных частей у сеянцев и саженцев перед посадкой, выращивание декоративных растений и т.д.

Итак, удаление верхушки побега или кончика корня приводит к развитию боковых ветвей (побегов) и боковых корней. Природа этого явления объясняется притоком и содержанием пластических веществ, стимуляторов и ингибиторов физиологических процессов. Так, почки, находящиеся в покое вследствие коррелятивного торможения при сильно выраженном апикальном доминировании и ингибировании боковых пазушных почек (сосна, ель, у подстригаемых растений живой изгороди), по-видимому недостаточно получают питательных веществ и фитогормонов.

По В.В.Полевому (1989), важнейшим эндогенным механизмом роста и морфогенеза в целом растении является гормональное взаимодействие двух доминирующих центров: верхушки побега (ИУК) и верхушки корня (цитокинин). Благодаря ИУК в апикальной почке создается мощный аттрагирующий центр и в результате питательные вещества и цитокинин, синтезированный в корнях, поступают преимущественно в апикальную почку. По этому приток цитокинина к пазушным почкам после устранения апикальной стимулирует в них клеточные деления

Примером трофических корреляций может служить соотношение роста корней и надземных частей в зависимости от снабжения их пищей. При ослабленном притоке ассимилятов в корни рост их замедляется. Замедляется и рост побегов при снижении поглотительной активности корней. С корреляциями тесно связано другое свойство растений — полярность. Типичное высшее растение представляет собой ось, на одном конце ее располагается побег, на другом — корень. Вдоль оси в определенном порядке располагаются ветви, листья, цветы, боковые корни. Рост вдоль оси идет быстрее, чем

перпендикулярно или под углом к ней. Осевая ориентация растений и осевое проявление физиологических различий получили название полярности.

Физиологическая природа полярности обусловлена наличием структурных и функциональных градиентов. Она проявляется уже в том, что определенные вещества передвигаются по преимуществу в одном направлении. К примеру, ауксины двигаются базипетально (в низ), а цитокинины акропитально (вверх) от корней к побегам.

Полярны не только органы и ткани, но и отдельные клетки. Полярность клеток проявляется в плоскости их деления, разном характере материнских и дочерних клеток. Уже при первом делении яйцеклетки выделяются полюса. Полярное расположение органов возникает очень рано при формировании зародыша: на одном конце развивается корешок, а на другом зачаток стебля. Полярность проявляется в образовании на морфологически верхнем конце стеблевого черенка побега, а на морфологически нижнем – корней независимо от того, в прямом или перевернутом положении находится черенок (см.рис.).

С полярностью связано образование каллюсов. На базальном конце черенков наплывы образуются раньше и они мощнее, чем на апикальном.

Явление полярности широко используется при черенковании растений, при прививках и других видах вегетативного размножения.

С явлениями роста связаны движения органов растения и изменения их положения в пространстве. Движения играют весьма важную роль, так как, изменяя ориентацию растений в пространстве, позволяют добывать им доступную воду и минеральную пищу, осуществлять фотосинтез, использовать рационально площадь питания в травостое, древостое.

Под тропизмами понимают изгибы органов под влиянием односторонне действующих факторов.

Выделяют геотропизм — направление роста в зависимости от силы земного притяжения. Положительный геотропизм у главного корня. Он растет в направлении к центру земли. Отрицательный геотропизм у главного побега. Он растет в противоположном направлении.

Движения, вызванные действием света, называют фототропизмом, химических веществ — хемотропизмом, воды — гидротропизмом, температурой — термотропизмом, магнитным полем — магнитотропизмом.

Под настиями понимают движения органов под влиянием всесторонне (диффузно) действующих факторов, обусловленные изменениями их физиологического состояния. Выделяют эпинастии (изгиб органа книзу) и гипонастии (изгиб органа кверху). Настии свойственны дорсивентральным органам, у которых дорсальная и вентральная стороны обладают разной чувствительностью к раздражающим факторам.

К особым видам движения относятся нутации — круговые движения и движения вьющихся растений.

Тропизмы. Тропизмы относятся к основным видам ростовых движений. Независимо от вызывающей причины, местом восприятия раздражения обычно являются меристематические зоны. С прекращением роста тропическая реакция не проявляется. Так, главный корень воспринимает геотропическое воздействие своим кончиком. По мере удаления от кончика восприимчивость снижается. При удалении кончика корень, не реагирует на силу земного притяжения до образования корня заменителя.

У проростков злаков фототропическое воздействие воспринимает верхушка coleoptиле, у взрослых широколистных растений — лист. Лист передает его черешку. После прекращения роста черешка лист принимает окончательное положение. Весьма

интересны в этом отношении компасные растения (латук). Пластинки их листьев располагаются вертикально в плоскости север — юг.

Геотропической чувствительностью обладают междоузлия злаков, точнее, их интеркалярные меристемы. На этом свойстве основано выпрямление соломины при полегании.

Изгибание при положительной или отрицательной тропической реакции происходит вследствие неравномерного роста на разных сторонах органа. Изгиб происходит в сторону замедленного роста в зоне растяжения.

Настии. Настии, как и тропизмы, бывают различных типов. Выделяют фотонастии, термонастии, никтинастии и сеймонастии.

Фотонастии — различное расположение органов в зависимости от освещенности. Например, у прикорневых розеток подорожника в тени листа располагаются косо вверх, на солнце — прижимаются к земле. Цветы многих растений при перемене света закрываются и открываются, что используется при построении цветочных часов.

Термонастические движения связаны с переменной температур. К примеру, цветы тюльпана и крокуса открываются при повышении температуры и закрываются от холода. Для крокуса нужна небольшая разница температур, для тюльпана — значительная.

Никтинастии — движения сна известны у перистых листьев. Такие листовые пластинки ночью принимают вертикальное положение, а днем — горизонтальное. Встречаются растения, которые в темноте опускают черешки или, напротив, поднимают, у одних парные листья поворачиваются друг к другу верхними сторонами, у других — нижними. Никтинастические движения свойственны и цветам.

Сеймонастии — движения, вызванные сотрясениями. Они не относятся к ростовым, а обусловлены изменениями тургора в местах сочленения листа со стеблем. Сеймонастические движения лучше всего изучены на примере мимозы стыдливой (*Mimosa pudica*). Мимоза — южноамериканское растение, имеет длинные черешки с хорошо развитыми подушечками сочленений, листья перистые. При сотрясении главный черешок опускается, а листики ложатся друг на друга.

Сеймонастические движения осуществляют пестики и тычинки некоторых цветов, что способствует перекрестному опылению. С этим же явлением связано разбрасывание семян у ряда растений, хватательные движения у насекомоядных растительных организмов.

Нутации. Под ними понимаются круговые движения. Название дано Ч. Дарвином. С помощью стеклянной нити, укрепленной на верхушке побега, было установлено, что верхушка побега постоянно отклоняется, от отвесной линии и описывает круг.

Физиологическая природа ростовых движений. Различную скорость роста на разных сторонах изгибающегося органа чаще всего связывают с градиентом содержания ауксина. Его больше на стороне с повышенной интенсивностью роста.

Различия в содержании ауксинов объясняли боковым перемещением. Однако прямых доказательств этого нет. Вероятнее всего непосредственной причиной изменений в содержании являются метаболические факторы, вызывающие появление электрических градиентов, поляризации. В этом отношении ведущее место, видимо, принадлежит колебаниям в активности ферментов, интенсивности дыхания, замедлению или ускорению потока пластических веществ. Ясно, что ростовые движения обусловлены комплексом физиологических изменений, вызывающих усиление или замедление роста. Их глубокое изучение позволит создать теорию механизма неравномерного роста.

Вопросы для самоконтроля

1. Определение понятий «рост» и «развитие» растений. Общие закономерности роста.
2. Показатели роста, S-образный характер кривой роста, его фазы.
3. Типы роста у растений. Организация меристем корня и стебля.
4. Рост и деятельность меристем.
5. Клеточные основы роста.
6. Механизмы морфогенеза растений. Полярность.
7. Индукция генетических программ, морфогенетические градиенты и ориентация клеток в пространстве.
8. Целостность и коррелятивное взаимодействие органов. Регенерация.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 11

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ.

11.1. Ауксины.

Ауксины синтезируются в растениях разными путями. Ранее считалось, что ИУК образуется единственным путем — из триптофана. Синтез ИУК идет как минимум в три стадии: декарбоксилирование (удаления CO_2); дезаминирование (удаление NH_2 -группы); окисление.

Для исследования метаболических путей, ведущих от триптофана к ИУК, получены мутанты, не способные к синтезу триптофана, тем не менее у мутантов синтез ауксина не менялся. Очевидно, есть и другие пути синтеза ИУК, в которых триптофан не участвует. В некоторых растениях таких путей несколько: триптофановый и «нетриптофановые». После образования ИУК может связываться с сахарами, аминокислотами или небольшими белками, образуя неактивные (запасные) формы. При необходимости ИУК освобождается из конъюгатов.

ИУК образуется в период роста зародыша, а при созревании накапливаются ИУК-гликозиды. В проростках они транспортируются в апекс coleoptilya, где активный ауксин высвобождается и перераспределяется по coleoptilyu в зависимости от освещенности. Coleoptиль — временный орган проростка злаков, необходимый для пробивания почвы. Внутри него заключена апикальная меристема побега, образующая стебель и листья. Именно в апикальной меристеме, а не в верхушке coleoptilya сосредоточен синтез ауксинов. ИУК может необратимо разрушаться. Это происходит либо специфически (с помощью ИУК-оксидазы), либо неспецифически (полифенолоксидазой).

Таким образом, по мере удаления от точки синтеза концентрация ауксинов падает за счет необратимого окисления и связывания в неактивные формы.

В цитоплазме, среда более щелочная, чем снаружи, поэтому ИУК диссоциирует и становится ИУК-анионом. Выход ИУК из клетки активный — с помощью трансмембранных переносчиков, работающих с затратой энергии. «Насосы» (efflux carrier) расположены в нижней части клетки, что обеспечивает полярный транспорт. Переносящий белок конкурентно ингибируется триидбензоатом (ТИБК). Получены мутанты, не чувствительные к ТИБК, у которых изменены белки-переносчики ИУК. Таким белком оказался PIN. При мутации pin полярный транспорт ауксина сильно снижается, что приводит к изменениям в морфологии растений, связанным с нарушением пространственного распределения ауксина. С белком PIN, выносящим ИУК из клетки, ассоциирована регуляторная субъединица, которая связывается с нафтилфталаминовой кислотой (НФК) — еще одним блокатором транспорта ИУК.

На роль рецептора ауксина претендует белок АВР 1 (auxin binding protein). В больших количествах он обнаруживается в эндоплазматическом ретикулуме, откуда путем встраивания мембран ЭПР попадает в плазмалемму. Присутствие АВР 1 в плазмалемме показано с помощью специфических антител. При обработке протопластов эти антитела экранируют сайт связывания ауксина на АВР 1, ответы на ауксины блокируются. Через 60—120 с после связывания ауксина с рецепторами (АВР 1) и включения системы вторичных мессенджеров регистрируются токи Ca^{2+} через мембрану, а через 5 — 7 мин активируется H^+ -помпа и заметен эффект закисления апопласта (H^+ выходят из клетки). После первичной реакции на ауксин дальнейший

ответ зависит от положения клетки в целом растении. Ауксины — гормоны, вырабатываемые в апикальных меристемах побегов. Для растения в целом ауксиновый сигнал означает, что побег интенсивно растет и нужно обеспечивать его потребности. Образно ауксин можно назвать «гормоном благополучия апекса побега».

11.2. Цитокинины.

В клетке цитокинины образуются из аденина: к нему присоединяется боковая изопентильная группа и это приводит к образованию цитокининового скелета. Далее происходит дефосфорилирование и отщепляется рибоза. Самый простой из цитокининов — изопентениладенин, который проявляет большую физиологическую активность, чем изопентениладенинрибозид, или изопентенил-АМФ. Другие цитокинины образуются при модификации изопентильного фрагмента (гидроксилирование, окисление, восстановление).

Цитокинины в клетке присутствуют в активной и неактивной форме. Неактивные формы цитокининов — N9-гликозиды и гликозиды по гидроксилам изопентенильного фрагмента. Присоединяя или отсоединяя сахара, клетка регулирует концентрацию активных цитокининов. Возможно необратимое разрушение цитокининов, поэтому по мере удаления от точки синтеза их концентрация падает.

Выделены гены растений, белковые продукты которых связываются с цитокинином и имеют характерную для рецепторов структуру. Так, у белка CRE 1 (от cytokine receptor) есть фрагмент, выступающий на наружную поверхность плазмалеммы и связывающийся с молекулой цитокинина. Ближе к С-концу в белке расположены гистидинкиназный домен и два домена, участвующие в переносе фосфатной группы (REC — Receiver domains). Предполагают, что рецептор цитокинина взаимодействует с MAP-киназной системой трансдукции сигнала.

Цитокинины способствуют синтезу ДНК в клетке, контролируют S-фазу клеточного цикла у растений. Аденин с заместителями, похожими на радикал цитокининов, входит в состав тРНК. Если брать синтетические аналоги цитокининов (бензиламинопурин — БАЛ), то радикал-бензил появляется в тех же тРНК в характерном положении. Повидимому, цитокинин не встраивается в тРНК, происходит лишь «переброска» радикала с молекулы цитокинина на аденин тРНК.

Цитокинины оказались во многом похожими на ауксины, но между ними есть и существенные различия. Главное отличие — у цитокининов иная точка синтеза. Если ауксины синтезируются в апексе побега, то цитокинины — биохимический маркер апекса корня. Ауксин транспортируется по растению сверху вниз и активно, а цитокинин — снизу вверх и пассивно.

Цитокинины образно можно назвать «гормонами благополучия апекса корня».

С открытием цитокининов началось культивирование растительных клеток *in vitro*. Первым типом ткани, полученным из паренхимы табака, был каллус. В природе каллусы образуются в местах повреждения: растению необходимо быстро зарастить шрам, заполняя его бесформенной массой клеток. Поврежденная проводящая система (сосуды), покровные и механические ткани восстанавливаются позже. Клетки каллуса быстро делятся, веретено деления располагается в случайном направлении. При этом получается рыхлая клеточная масса.

Для стимуляции деления клеток *in vitro* в среду добавляют и ауксины, и цитокинины. Показано, что ауксины активируют CDK-протеинкиназы клеточного цикла (cyclin dependent kinases), а цитокинины — соответствующие циклины.

Комплекс CDK-циклин необходим для запуска клеточного деления. Изменение соотношения ауксин/цитокинин приводит к морфогенезу *in vitro*. При преобладании ауксинов начинается ризогенез (от греч. *rhiza* — корень; *genesis* — рождение). Если же преобладают цитокинины, то образуются меристемы побегов, т.е. начинается геммагенез (от греч. *gemma* — почка).

Такое поведение культуры клеток хорошо согласуется с функцией ауксинов и цитокининов как «гормонов благополучия» побегов и корней соответственно. Недостаток ауксинов воспринимается клетками как недостаточное развитие побегов и служит сигналом для их образования. В дифференцированных побегах синтезируется ауксин и баланс гормонов восстанавливается. Аналогичный механизм работает при недостатке цитокининов, тогда формируются корни. При удалении из среды и ауксинов, и цитокининов в культуре клеток иногда образуются биполярные структуры — эмбриоиды (*embryo* — зародыш; *eidos* — похожий). У каждого эмбриоида есть свой источник цитокининов (корневой полюс) и ауксинов (побеговый полюс). Культуру клеток используют в технологиях ускоренного размножения растений.

11.3. Гиббереллины.

Биосинтез гиббереллинов начинается в пластидах: из дезоксисилулозо-5-фосфата образуются изопентенилпирофосфат, геранилпирофосфат и геранилгераниолпирофосфат. Ключевая стадия биосинтеза — циклизация последнего продукта с образованием энт-копалилдифосфата и энт-каурена, предшественника гиббереллинов. Энт-каурен покидает пластиду, и дальнейший синтез идет в ЭПР и цитозоле: он последовательно окисляется до энт-кауреновой кислоты, энтгидроксикауреновой кислоты, ГК12 -альдегида и ГК12 -кислоты. Далее биосинтез гиббереллинов разделяется на параллельные ветви, которые путем модификации радикалов и замыканием дополнительных циклов внутри молекул приводят ко всему разнообразию гиббереллинов. Физиологически активны далеко не все гиббереллины. Активны, в частности, ГК1, ГК3, ГК4, ГК7 и др. Физиологическая активность зависит от вида растения: один и тот же гиббереллин может быть активен у одного вида, но не вызывает физиологического эффекта других.

Биосинтез гиббереллинов контролируется многими факторами. Начальные стадии находятся под контролем развития (т.е. включаются на определенных этапах развития и дифференцировки). Переходы $\text{ГК12} \rightarrow \text{ГК9}$ и $\text{ГК53} \rightarrow \text{ГК20}$ зависят от продолжительности светового дня и уровня ауксинов. В этой точке метаболизма регулируется переход к цветению под действием гиббереллинов. На переход от ГК9/20 к активным ГК4/1 влияют как ауксины, так и красный свет. Эта стадия биосинтеза находится под контролем при прорастании семян. Рецепция гиббереллинового сигнала приводит к замедлению синтеза активных ГК, усиливает превращение активных ГК4/1 в неактивные ГК34/8 .

Как и большинство растительных гормонов, гиббереллины образуют с сахарами неактивные гликозиды (запасные формы гиббереллинов). Кроме того, в растениях есть специфические оксидазы, необратимо разрушающие гиббереллины до неактивных соединений. Пути передачи гиббереллинового сигнала изучены мало. Рецепторы, связывающиеся с гиббереллинами, еще не охарактеризованы. Показано, что в трансдукции сигнала участвует цГМФ.

Был выделен мутант арабидопсис *spy* (*spindly*) с конститутивным ответом на гиббереллин: мутанты сильно вытягиваются, семена преждевременно прорастают и т.

п. Вероятно, белок SPY работает как N-ацетилглюкозаминтрансфераза, и гликозилирование является важным для репрессии ответа на гиббереллин. У мутантов *spy* репрессия снимается, и наблюдается постоянный ответ на гиббереллин, не зависящий от добавления ГК. Еще один белок гиббереллинового ответа был выделен благодаря мутации *gai* (GA-insensitive). Он оказался транскрипционным регулятором. Мутанты *gai* не чувствительны к гиббереллинам.

Гиббереллины вызывают синтез специфических факторов транскрипции, которые обозначены как GAMyb. GAMyb-белки узнают последовательности в промоторах многих генов, например узнают промотор α -амилазы.

Образно гиббереллины можно назвать «гормонами благополучия зеленого листа». Гиббереллины вырабатываются в основном в фотосинтезирующих листьях, но могут синтезироваться и в корнях. Действуют гиббереллины прежде всего на интеркалярные меристемы, расположенные в непосредственной близости от узлов, к которым прикреплены листья. Это можно наблюдать при обработке гиббереллинами злаков: растения сильно вытягиваются, механическая прочность соломины понижается, стебель полегает. Кроме того, при действии ГК у риса и кукурузы не образуется фертильная пыльца, поэтому при болезни баканоз рис не дает урожая.

Если наблюдать за ростом побегов деревьев, выяснится, что апикальная меристема активна только во второй половине лета (при закладке почки). Видимый рост побега идет весной: из почки образуется длинный побег. Весенний рост целиком происходит за счет интеркалярных меристем. Почки растений не одинаковы. Так, почки конского каштана (*Aesculus hippocastanea*), тополя (*Populus tremula*), яблони (*Malus domestica*), березы (*Betula pendula*) покрыты почечными чешуями (катафиллами). Это видоизмененные листья, в которых идет фотосинтез. Междоузлия между почечными чешуями сохраняются короткими, а в основании побега остается почечное кольцо (близко расположенные рубцы катафиллов). Выше лежат фотосинтезирующие листья, и чем больше их площадь, тем длиннее междоузлие под ними. Видимо, крупный лист производит гиббереллина больше и дает более мощный сигнал в интеркалярную меристему. Клетки активнее делятся и растягиваются там, где больше гиббереллина. Междоузлие оказывается длиннее. Чешуевидные катафиллы почти не вырабатывают ГК, интеркалярная меристема не работает, образуется почечное кольцо.

У крушины (*Frangula alnus*), дёрена (*Cornus albus*), облепихи (*Hippophae rhamnoides*) почечных колец нет. Их почки прикрыты листьями, которые весной становятся хорошо развитыми и зелеными. Они подают ГК-сигнал вставочным меристемам, междоузлия растягиваются, возникает листовая мозаика. У ясеня (*Fraxinus excelsa*) весной катафиллы зеленеют, но они меньше типичных фотосинтезирующих листьев. Вставочные меристемы получают слабый сигнал, расстояния между катафиллами несколько увеличивается.

Сложнее реагируют на гиббереллины розеточные растения. В начале сезона они образуют прикорневую розетку крупных листьев, однако междоузлия не увеличиваются. Гиббереллиновый сигнал направляется к апексу побега, и, когда уровень ГК превышает некоторый порог, меристема образует соцветия. Междоузлия в соцветии гораздо длиннее, чем между листьями розетки. Таким образом, ГК-сигналы могут поступать в интеркалярные меристемы из нижележащих листьев.

Биосинтез ГК ингибируется паклобутразолом (промышленный ретардант). Его используют в растениеводстве, когда высокие стебли нежелательны (многие цветки на коротких цветоножках эффективнее, чем на длинных). При обработке паклобутразолом получают «искусственные карлики». Из Голландии, например, экспортируют

«карликовые» хризантемы (*Chrysanthemum*), каланхоэ (*Kalanchoe*) и другие растения. Они пользуются большим спросом, но после продажи ретардант перестает действовать, синтезируется ГК и рост нормализуется.

11.4. Абсцизовая кислота.

АБК является изопреноидом с 15 атомами углерода, соединенными в изопреновые C_5 -звенья. Обычно изопреноиды синтезируются в пластидах из общего предшественника — изопентенилпирофосфата. В ранних работах было высказано предположение, что АБК синтезируется сразу после конденсации трех C_5 -звеньев, т.е. эта гипотеза предполагает прямой синтез АБК из более простых предшественников. В дальнейшем прямой синтез АБК был показан только для фитопатогенных грибов (для возбудителя серой гнили *Botrytis*).

Гипотеза прямого синтеза доминировала до 1990-х гг., пока не выяснилось, что у мутантов по биосинтезу каротиноидов нарушен и биосинтез АБК. На сегодня получены мутации по ферментам почти всех этапов биосинтеза АБК. Таким образом, АБК синтезируется через более сложные предшественники, можно рассматривать ее как продукт специфической деградации каротиноидов.

Первые этапы биосинтеза АБК связаны с ксантофилловым циклом. Зеаксантин через промежуточный продукт антраксантин превращается в трансвиолаксантин. Дальнейшие превращения включают *9-цис*-изомеризацию каротиноидного предшественника (на эту роль претендуют виолаксантин и неоксантин). В конечном итоге *9-цис*-предшественник расщепляется на два неравных фрагмента: C_{15} (ксантоксин) и C_{25} . C_{25} -фрагмент быстро деградирует, а ксантоксин превращается в абсцизовый альдегид. Для последнего этапа биосинтеза необходим молибденсодержащий белок, катализирующий окисление АБ-альдегида до АБК. Молибденовый кофактор этого фермента общий с нитратредуктазой и ксантиндегидрогеназой. При мутациях по синтезу молибденового кофактора растение не может восстанавливать нитрат и окислять АБ-альдегид.

Белки-рецепторы АБК еще недостаточно охарактеризованы. Один из них — белок RPK 1 (receptor-like protein kinase) — является трансмембранным, связывается с АБК и содержит протеинкиназный цитоплазматический домен.

Известны некоторые компоненты системы трансдукции АБК-сигнала. Так, сразу после действия АБК в замыкающих клетках устьиц из $НАД^+$ синтезируется циклическая АДФ-рибоза, которая может активизировать Ca^{2+} -каналы. Ca^{2+} поступает в цитоплазму из внутриклеточных депо, цитозоль подщелачивается. Высокий pH активизирует протеинфосфатазы ABI 1 и ABI 2, дефосфорилирующие гипотетический белок-репрессор АБК-сигнала. Пока репрессор фосфорилирован, он не дает проявляться ответам на АБК. Потеря фосфата инактивирует репрессор, и клетка отвечает на АБК. Если протеинфосфатазы не активны, репрессор постоянно подавляет ответ на АБК, растение теряет чувствительность (ABA-insensitive — *abi*). Мутации *Arabidopsis* по этим фосфатазам идентифицированы как нечувствительные к АБК, а соответствующие гены названы ABI 1 и ABI 2.

Предполагают, что в развитии ответа на АБК играют роль Ca^{2+} -волны, распространяющиеся с интервалом около 1 — 2 мин. В ответ на АБК у замыкающих клеток устьиц на плазмалемме открываются быстрые K^+ -каналы и медленные анионные каналы, через которые K^+ , Cl^- и малат выходят из клетки. Осмотическое давление

понижается, выходит вода и теряется тургор, устьичная щель закрывается. Закрывание устьиц — очень быстрый ответ на АБК, и геномная регуляция не успевает включиться.

Для активизации/инактивации генов в ядре важен белок ABI 3 у *Arabidopsis* (VP 1 у кукурузы), содержащий домены, характерные для активаторов транскрипции. Без ABI 3 или VP 1 не экспрессируются EM-гены (от англ. *embryo maturation*), не идет синтез антоцианов, не накапливаются запасные белки в семенах и т. д. В соответствующих промоторах найден достаточно консервативный мотив — АБК-регулируемый консенсус (ABRC). Впрочем, одного белка ABI 3 или VP 1 недостаточно для активации транскрипции через ABRC-мотив. Необходим довольно сложный транскрипционный комплекс, в который могут входить EMВ-белки (димерные транскрипционные факторы типа «лейциновой застежки»). Повреждение белков ABI 3 или VP 1 в результате мутации ведет к нарушению процессов формирования зрелого семени и преждевременному прорастанию.

Абсцизовая кислота появляется в клетке в ответ на изменение состояния воды, вызванный тремя факторами: подсушиванием, повышением концентрации веществ в клетке, охлаждением. В этих случаях вода для клетки менее доступна, т. е. наблюдается водный дефицит.

Для нормальной жизнедеятельности все молекулы должны находиться в определенных условиях оводнения. Белки и нуклиновые кислоты удерживают воду с помощью водородных связей. В клетке поддерживается также определенная ионная сила, что не менее важно для поддержания конформации биополимеров. Нехватка воды и повышение ионной силы приводят к денатурации биологически активных молекул. При повторном увлажнении вернуть им активность сложно. При стрессе клетка должна «принять меры» по сохранению конформации ДНК, РНК и белков. Этим и обусловлены эффекты АБК. В ответ на АБК в клетке повышается уровень оксипролина, сахарозы и других *осмотически активных* веществ. Осмотическое давление увеличивается, что препятствует потере воды. Кроме этого в клетках появляется небольшой крайне гидрофильный белок *осмотин*, повышающий матричный потенциал воды. В клетках можно увидеть даже появление гранул, состоящих из осмотина.

АБК усиливает синтез *полиаминов* (спермидина, путресцина). Полиамины несут положительный заряд (азот аминогрупп протонирован). Молекулы ДНК и РНК заряжены отрицательно, они легко ассоциируются с молекулами полиаминов, а в комплексах с полиаминами ДНК и РНК более устойчивы и к изменению ионной силы, и к обезвоживанию. Синтез новых ДНК и РНК под действием АБК прекращается, клетка переходит в состояние покоя.

При холодовом стрессе главная задача клетки — не допустить кристаллизации воды, так как кристаллы льда нарушают структуру мембран. Опасен также эффект «вымораживания»: растворенные в воде вещества не включаются в кристаллы льда и в незамерзшем растворе их концентрация повышается, т. е. увеличивается ионная сила. При охлаждении АБК останавливает синтез белков, ДНК и РНК, накапливаются полиамины, оксипролин, сахара и осмотин. Осмотически активные вещества препятствуют кристаллизации воды: вода становится аморфной и не повреждает мембраны. От АБК зависит биосинтез антоцианов, т.е. при понижении температуры растения становятся красными (фиолетовыми), но физиологический смысл этой реакции пока не ясен. Мутанты по синтезу АБК гибнут при легкой засухе и слабых заморозках. Хотя все защитные механизмы имеются, они не включаются без

абсцизовой кислоты. Если перед стрессом такие мутанты обработать АБК, их устойчивость повышается.

Для предотвращения водного дефицита нужно закрыть устьица. Действительно, в ответ на АБК устьичные щели закрываются за 10—15 мин. При почвенной засухе корень синтезирует АБК, передает этот сигнал листьям, и устьица закрываются. В сильную засуху растение сбрасывает часть листьев, чтобы избавиться от лишней испаряющей поверхности. *АБК отвечает за листопад только при засухе.* При водном дефиците должны остановиться процессы роста (на 95—98 % органы растений состоят из воды): АБК ингибирует транспорт ауксина и растяжение клеток.

Абсцизины синтезируются при увеличении концентрации осмотически активных веществ, например Сахаров, образующихся в листьях активно растущих веток. В молодых ветках яблони содержание АБК повышается, и деревья в середине лета впадают в состояние *физиологического покоя*. Мы не наблюдаем видимого роста, но меристемы продолжают работать. На насыщенном АБК побеге развиваются почки. Из физиологического покоя растение сложно вывести внешними факторами. Высокий уровень АБК не дает транспортироваться ауксинам из апекса побега, т.е. нет апикального доминирования и боковые почки развиваются в пазухах всех листьев.

АБК действует на почки все лето, но заканчивается ее действие в разное время. У большинства деревьев умеренной зоны действие АБК прекращается зимой, а у конского каштана — осенью (в теплую осень почки, освободившиеся от АБК, открываются, каштан цветет повторно). У других растений высокое содержание АБК держится до заморозков, и даже до января — февраля. Только тогда АБК может начать разрушаться.

Разрушению АБК препятствует низкая температура воздуха. Это — фаза *вынужденного покоя*, вызванного неблагоприятными факторами (низкая температура, дефицит воды). Как только стресс закончится, АБК разрушается и начинается *видимый рост*.

Когда зародыш семени достигнет окончательного размера, синтезируется АБК. У кукурузы синтез АБК стимулирует сахароза, которую зародыш аттрагирует в большом количестве. АБК через белки VP 1 (ABI 3) активизирует синтез EM-белков или белка LEC 1 (leafy cotyledon), которые регулируют дальнейший переход в состояние глубокого физиологического покоя.

Абсцизовая кислота вызывает синтез крахмала в эндосперме и белков в алейроновом слое. Запасной белок алейроновых гранул функционирует как осмотин. ДНК и РНК упаковываются белками-шаперонами и полиаминами, рост прекращается и начинается обезвоживание. Зародыш теряет воду, ее концентрация падает от 95—97 до 14 % и ниже. Сухой плод (как у хлопчатника) теряет воду вместе с зародышем. В створках вскрывающихся плодов есть механически ослабленные слои клеток, при усыхании эти слои лопаются и плод вскрывается. Если плод сочный, а семена уже прошли стадию обезвоживания, дальнейшее созревание регулирует этилен.

11.5. Этилен.

Синтез этилена в растениях начинается с метионина, который, взаимодействуя с АТФ, образует S-аденозилметионин. (Этот интермедиат используется также в синтезе полиаминов и других соединений как донор метильных группировок.) S-аденозилметионин превращается в 1-аминоциклопропан-1-карбоновую кислоту (АЦК)

с помощью АЦК-синтазы. АПК рассматривают как неактивную транспортную форму этилена. Образование этилена зависит от экспрессии гена АЦК-синтазы.

Циклопропановая группировка напряжена (между атомами углерода нехарактерный угол в 60°), тем не менее, разрушение АЦК с образованием этилена — ферментативный процесс, нуждающийся в O_2 . При аноксии (например, при затоплении) АЦК, синтезированная в корнях, транспортируется в стебель и там превращается в этилен. В итоге надземная часть страдает от избытка этилена. После образования этилен может окисляться в растительных клетках, что, вероятно, нужно для модуляции физиологического эффекта. Процесс окисления этилена изучен слабо.

У *Arabidopsis* есть небольшое генное семейство белков-рецепторов этилена. По фенотипическому проявлению гены были названы ETR1, ETR2 (ethylene-resistant), EIN4 (ethylene-insensitive), ERS1 и ERS2. Белки-рецепторы высокогидрофобны, т. е. входят в состав мембран. Для связывания этилена необходим атом меди, который входит в состав рецепторного комплекса. Рецепторы этилена похожи на двухкомпонентные гистидинкиназы, они участвуют в автофосфорилировании и фосфорилируют другие белки. Рецепторный белок образует комплекс с серин/треонинкиназой CTR1. Ближайшим мессенджером является мембранный белок EIN2 с еще не выясненной функцией. В каскаде усиления участвуют MAP-киназы и некоторые транскрипционные факторы (например, EIN3).

Пути восприятия этилена в растении продублированы несколькими рецепторами, поэтому получить полностью нечувствительные к нему растения достаточно трудно. Для этого необходимо, чтобы растение оказалось мутантным по 4—5 генным локусам одновременно.

Выделение этилена связано с механическим воздействием на клетки растений. Рассмотрим это на примере тройного ответа. Пока росток не достиг поверхности, нужно защищать нежные клетки верхушечной меристемы от повреждения. Поэтому происходит изгиб и образуется апикальная петелька. Сквозь почву растет не меристема, а более прочный нижележащий участок.

При появлении на пути проростка механического препятствия (камень) растение выделяет больше этилена, рост в длину приостанавливается и начинается утолщение. Проросток стремится преодолеть препятствие, усилив давление. Если это удалось, концентрация этилена падает и рост в длину восстанавливается, но если препятствие слишком крупное, продукция этилена усиливается. Проросток отклоняется от вертикали и огибает камешек. В воздушной среде концентрация этилена падает и апикальная петелька проростка разгибается.

До 1991 г. у физиологов были отрывочные сведения о механизмах ответа растений на прикосновение. Методом вычитания кДНК-библиотек было установлено, что при опрыскивании водой *Arabidopsis* синтезируются новые мРНК. Опрыскивание действует как комплексный фактор: меняется влажность, создается тень водяных брызг, листья подвергаются механической нагрузке. Каждый из факторов был исследован отдельно. Выяснилось, что влажность не играет роли, но если растение потереть палочкой, оно почувствует это и через 10—15 мин ответит экспрессией новых генов (уровень мРНК возрастает на 2 порядка). Эти гены были обозначены ТСН (от англ. touch — прикосновение).

Если, не касаясь растения, внезапно накрыть его черным колпаком, уровень ТСН-матриц также повышается. Мощные звуковые эффекты не привели к желаемому результату: мРНК ТСН-генов не появились. Гены ТСН1, ТСН2 и ТСН3 похожи на связывающие кальций белки — кальмодулины. Вместе с Ca^{2+} эти белки активизируют

цитоскелет, способствуют переходу из золя в гель и т.д. Растения при частом механическом беспокойстве отстают в росте от тех, к которым не прикасались, но становятся механически более прочными. Белковый продукт гена ТСН4 оказался ксилоглюкан-эндотрансгликозилазой. Ее синтез можно вызвать и brassinостероидами (см. подразд. 7.2.8.1). Похожие эффекты вызывает этилен. При этом также происходит синтез Ca²⁺-связывающих ТСН-белков.

11.6. Брассиностероиды: биосинтез, многообразие. Физиологические эффекты: растяжение клеток, роль в дифференцировке мезофилла.

Еще в 1930 — 1940 гг. была высказана догадка о том, что у растений есть стероидные регуляторы роста (по аналогии с животными). В многочисленных биотестах растения подвергали обработке тестостероном или эстрогеном, которые оказывали физиологическое действие. Так, эстрогены вызывали деление клеток в зародышах гороха, а тестостерон изменял пол у шпината (с женского на мужской) и стимулировал дифференцировку архегониев на заростках хвоща. Однако животные гормоны приходилось использовать в слишком высоких концентрациях (до 0,1 %), и вряд ли их действие было специфичным.

Попытки выделить фитогормоны стероидной природы не прекращались. В 1979 г. М.Д. Гроув с соавт. обнаружили, что масляный экстракт из пыльцы рапса стимулировал рост проростков в длину. Из 10 кг пыльцы удалось выделить всего 4 мг действующего вещества! Это оказалось стероидное соединение. Вещество было названо брассинолидом (от лат. *Brassica napus* — рапс), а все похожие на него вещества с физиологической активностью называют брассиностероидами. Вскоре из настоящего каштана (*Castanea sativa*) был выделен кастастерон, из рогоза (*Typha*) — тифастерол, из чая (*Thea*) — теастерон, из катарантуса (*Catharanthus*) — катастерон и т.д. В настоящее время известно более 60 брассиностероидов.

Биосинтез брассиностероидов включает общие для других терпеновых соединений стадии: изопентенилпирофосфат, геранилпирофосфат, фарнезилпирофосфат, сквален. Первым специфическим продуктом, из которого синтезируются остальные брассиностероиды, является 24-метилхлестерол, превращающийся в кампестерин и кампестанол (рис. 7.22). От кампестанола расходятся две параллельные ветви биосинтеза, часто одновременно сосуществующие в растениях: с ранним и с поздним окислением в С-6-положении. В итоге обе ветви биосинтеза заканчиваются брассинолидом — физиологически активным брассиностероидом.

Ферменты биосинтеза брассиностероидов были выделены и охарактеризованы благодаря мутациям, приводящим к карликовости, которая восстанавливается брассинолидом. Так, у арабидопсис мутации *dwf 1* (от *dwarf* — карлик) и *dwf 6* нарушают ранние этапы биосинтеза (до разделения на «раннее» и «позднее» окисление) и наиболее сильно проявляются фенотипически — мутанты достигают не более 1/30 высоты растений дикого типа. Мутация *dwf 4* затрагивает более поздние этапы (после развилки в метаболизме), поэтому проявление карликовости мягче.

Брассиностероиды — гидрофобные молекулы, но зарегистрировано образование гидрофильных гликозидов, сульфатов и ацилпроизводных брассиностероидов. Только гидрофильные формы могут быть транспортными. Хотя ферменты биосинтеза брассиностероидов обнаружены почти во всех тканях растения, концентрация этих гормонов более высока в молодых тканях: этиолированных проростках, меристемах, флоральных примordiaх, развивающейся пыльце. По-видимому, неравномерное

распределение brassinостероидов вызвано процессами дальнего и ближнего транспорта.

Реакции на brassinостероиды отсутствуют у мутанта *bri 1* (*brassinosteroid insensitive*). Анализ аминокислотной последовательности белка BRI 1 показал ее гомологию с трансмембранными рецепторными киназами (у белка BRI 1 есть лигандный, трансмембранный и протеинкиназный домены). Однако до сих пор не показано, что brassinостероиды непосредственно связываются с BRI 1, т.е. проблема рецептора brassinостероидов не решена окончательно.

Brassinостероиды (как и ауксины) действуют на проростки, усиливая растяжение. Однако если для ауксинов характерно быстрое растяжение с активацией H⁺-помпы через 10 мин и максимумом растяжения через 30 — 45 мин, то для brassinостероидов типична более замедленная реакция, которая начинается через 30 мин после воздействия и продолжается 1,5 — 2 ч. Если добавлять brassinостероиды вместе с ауксинами, то они вызывают гораздо больший эффект, чем при разделенном применении.

На молекулярном уровне эффект растяжения по-видимому обусловлен активацией генов ксилоглюканэндотрансгликозилаз (КсЭТ) — это ген TCH 4 ара-бидопсис, ген BRU 1 сои и др. Активация таких генов обнаружена в разных растительных объектах. Белки КсЭТ после биосинтеза направляются в апопласт и при взаимодействии с ксилоглюканами размягчают матрикс клеточной стенки. Таким образом, ауксины запускают процесс растяжения, а brassinостероиды важны для его длительного поддержания. Brassinостероиды взаимодействуют и с гиббереллинами, усиливая растяжение клеток.

При недостаточном синтезе brassinостероидов наблюдается частичная и полная мужская стерильность. У мутантов по генам биосинтеза brassinостероидов тычиночные нити не достигают длины, достаточной для самоопыления. Даже если пыльцевые зерна попадают на рыльца, рост пыльцевой трубки существенно замедлен. Проростки мутантов в темноте не удерживают апикальную петельку в согнутом состоянии, семядоли преждевременно раскрываются и начинается биосинтез хлорофилла. Все эти реакции не характерны для растений, выращенных без света. Поэтому обсуждают участие brassinостероидов при передаче световых сигналов и «перекрестный разговор» путей фоторецепции и brassinостероидов.

Brassinостероиды регулируют процессы клеточной дифференцировки. У мутантов *bri 1* нарушено формирование столбчатого мезофилла и уменьшено количество проводящих элементов ксилемы. Как и в случае растяжения, ауксины запускают процесс дифференцировки, а brassinостероиды поддерживают его. В дифференцировке ксилемных элементов можно выделить три стадии: 1) первичная экспрессия генов, приводящая к накоплению фенилаланинаммикали-азы (ФАЛ) и гидроскилазы коричной кислоты (ГКК); 2) остановка экспрессии этих генов и переориентация актиновых филаментов; 3) вторичный запуск синтеза ФАЛ и ГКК с сильной лигнификацией и программированной гибелью клеток. Переход от стадии 2 к стадии 3 контролируют brassinостероиды.

Действие brassinостероидов и ауксинов на корневую систему противоположно: ауксины стимулируют ризогенез, а brassinостероиды ингибируют образование корней.

В больших дозах brassinостероиды сдерживают рост и повышают устойчивость к неблагоприятным внешним факторам: перегреву, заморозкам, засухе, инфекции. Препарат «Эпин» (сельскохозяйственный эпибрасинолид) помогает вырастить более крепкие и здоровые растения.

11.7. Жасминовая кислота. Биосинтез и физиологические эффекты. Место жасмонатов в регуляции ответа. Сходство ответов на жасмонат и на АБК.

Впервые жасминовая кислота (жасмонат) была выделена в 1962 г. из эфирного масла жасмина крупноцветкового (*Jasminum grandiflorum*), где она присутствует в виде летучего эфира метилжасмоната. Это достижение фитохимии осталось бы незамеченным, если бы в 1980-х гг. не было обнаружено физиологическое действие этого вещества на растения. Жасмонат и метилжасмонат ингибировали рост проростков, прорастание пыльцевых трубок, образование каллуса, способствовали закрытию устьиц, стимулировали образование клубней и луковиц, влияли на цитоскелет, переориентируя его.

Синтез жасминовой кислоты начинается с гидролиза фосфолипидов фосфолипазой А. Освободившаяся из липидов линоленовая кислота под действием липоксигеназы превращается в перекисное производное и далее формирует пятичленный цикл, служащий основой для жасмоната. После синтеза жасминовая кислота может метилироваться, переходя в физиологически активный метилжасмонат, но возможно и глико-зилирование, и тогда жасмонат переходит в неактивную (запасную) форму.

У *Arabidopsis* обнаружены два гена, ответственные за синтез липоксигеназы: один из них (ATLOX 1) экспрессируется в листьях, корнях, проростках при нормальном развитии и не зависит от внешних условий, тогда как экспрессия ATLOX2 повышается в ответ на механическое повреждение и патогенез. Интересно, что жасмонаты повышают активность липоксигеназы, стимулируя свой собственный биосинтез.

Кроме жасминовой кислоты найдены другие вещества этого класса, выполняющие те же функции: кукурбиновая кислота из тыквы и тубероновая кислота из картофеля. У животных близкими по структуре и биосинтезу являются простагландины.

Очевидно, жасмонаты участвуют в двух принципиально различных регуляторных процессах: 1) сдерживают вегетативный рост и способствуют переходу в состояние покоя; 2) усиливают иммунный ответ.

Во многих тестах АБК и жасмонаты вели себя как синергисты. Так, при воздействии жасмонатами до суток подавляется синтез РБФК и разрушается хлорофилл. За подавление биосинтеза белка отвечает Jip60 (Jasmonate-induced protein, мол. масса 60 кДа). Появление Jip60 в клетках вызывает разрушение полисом и общее подавление трансляции. Обработка клеток 10⁻⁵ М жасминовой кислотой в течение 48 ч и более вызывает их гибель.

Жасмонаты вызывают в зародышах синтез белков позднего эмбрионального развития — Lea (Late embryogenesis abundant proteins). К уникальной физиологической реакции, запускаемой жасмонатами, относится синтез вегетативных запасных белков — VSP (Vegetative storage proteins). У некоторых растений эти белки совпадают по структуре с запасными белками семян, но у других заметно отличаются. Синтез VSP наблюдается только при хорошем снабжении азотом, а при голодании VSP не откладываются. Очевидно, жасмонаты регулируют депонирование нерастворимых азотных соединений и донорно-акцепторные отношения. Параллельно с VSP и Lea синтезируются белки, характерные для водного дефицита (перекрывающаяся реакция с АБК). Появление этих белков сопровождается ослаблением флоэмного тока и закрытием устьиц.

Если в растениях ингибировать работу липоксигеназы, жасминовая кислота не образуется и теряется иммунитет к фитопатогенам. В иммунном ответе жасминовая

кислота вызывает синтез экстензинов (происходит упрочнение клеточной стенки и замедление роста, что неблагоприятно для патогенов), синтез белков тионинов (небольшие богатые цистеином белки, связывающиеся с мембранными структурами патогена с токсическим эффектом), синтез фитоалексинов (индуцибельных защитных соединений), салициловой кислоты и короткого пептида системина.

Этерификация жасминовой кислоты придает ей летучесть. Предполагают, что метилжасмонат (как и этилен) через воздух действует на соседние растения, «информируя» их о «нападении» патогенов. Растительное сообщество «заранее узнает» об инфекции и «принимает защитные меры».

11.8. Салицилат и другие фенольные соединения. Возможная роль в регуляции термогенеза, ответа на вирусную инфекцию, цветении. Взаимодействие с другими гормонами.

Салициловая кислота, выделенная из ивы (*Salix*) еще в XIX в., нашла широкое применение в медицине. Самое известное производное — ацетилсалициловая кислота (аспирин).

Биосинтез салицилата начинается с активизации фенилаланинаммиаклиазы (ФАЛ): она превращает фенилаланин в транс-коричную кислоту, которая при дальнейшем окислении дает бензоат. Бензоатгидроксилаза окисляет его до салицилата. Салицилат может депонироваться в виде неактивного гликозида.

Физиологический эффект салицилатов в растениях открыт в 1980-х г. при изучении термогенеза у ароидных. *Sauromatum guttatum* — субтропическое растение с типичной для ароидных стратегией опыления. Женские цветки собраны на початке у основания в камере, образованной покрывалом. Выше расположены щетинки, прилегающие к покрывалу, а также тычинки. Початок венчает утолщенный стерильный придаток. Покрывало отогнуто и образует посадочную площадку для опылителей.

Первый термогенный эпизод начинается в середине ночи с нагревания стерильного придатка и длится около 7 ч. Разница температур (Δt°) между початком и окружающей средой достигает 12°C . При этом испаряются вещества, имитирующие запах гниющего мяса. На запах слетаются насекомые-опылители и забираются по покрывалу в нижнюю камеру. Их обратному выходу препятствуют щетинки. Насекомые остаются на день в камере, а вечером их ожидает второй (14-часовой) термогенный эпизод: разогревается нижняя часть початка (перепад температур $\Delta t^\circ = 10^\circ\text{C}$). Пыльники раскрываются и осыпают насекомых пылью. Щетинки к этому времени усыхают, и опылители свободно покидают камеру.

Термогенные эпизоды распределены в течение суток так, что начало первого эпизода у одних растений в данной популяции совпадает с освобождением насекомых после второго эпизода у других. В верхнем придатке за день до цветения салициловая кислота накапливается с 12.00 и достигает максимума в 17.00 часов. Концентрация салицилата повышается в 100 раз. В середине ночи уровень салицилата повышается в нижней части початка. После термогенеза уровень салицилата возвращается к исходному (около 10—15 ммоль).

В вырезанном из растения початке термогенез можно вызвать экзогенным салицилатом, причем в темноте салицилата нужно добавить больше, чем на свету. Очевидно, *Sauromatum* не склонен к термогенезу, если соцветие находится в почве и не доступно для опылителей. По-видимому, салициловая кислота индуцирует синтез

мРНК альтернативной оксидазы. Под действием салицилата в придатке повышается содержание летучих веществ, привлекающих насекомых.

Вряд ли салициловая кислота является непосредственным триггером потока электронов в ЭТЦ митохондрий, так как повышение ее уровня наблюдается не у всех термогенных видов. Так, при развитии стробила саговников (*Cycas*), цветка виктории королевской (*Victoria regia*) или соцветия у пальм температура повышается, но термогенез не связан с салицилатом. Уровень салицилата в листьях риса повышен, но рис почти не способен к термогенезу. Таким образом, регуляция термогенеза салициловой кислотой характерна для ароидных и некоторых других растений. У ряски (*Lemna gibba*) добавление салицилата стимулирует цветение.

Салициловая кислота регулирует ответ при действии патогенов. Например, при обработке салицилатом повышается устойчивость табака к вирусу табачной мозаики. При механическом повреждении активизируется начальный фермент биосинтеза салицилата — фенилаланинаммиакилаза (ФАЛ). Если растение не может синтезировать салицилат (блокированы гены ФАЛ или бензоатгидроксилазы), его иммунная реакция снижается.

При обработке салициловой кислотой синтезируются PR-белки (pathogenesis related) различных классов. PR-1-класс отвечает за системную устойчивость (т. е. устойчивость всего растения, далеко от непосредственного места контакта с патогеном). Белки PR-1 токсичны для грибов.

Белки PR-2 — β -1,3-глюканазы, расщепляющие глюканы клеточной стенки. Фрагменты глюканов также способны вызывать иммунную реакцию растительных клеток. Класс белков

PR-3 — хитиназы, они расщепляют хитин клеточных стенок грибов. К классу PR-4 относят гевеинподобные белки, отвечающие за застывание латекса. Эти физиологические ответы частично перекрываются с ответами на этилен и жасминовую кислоту.

Салициловая кислота вызывает синтез ФАЛ, усиливая собственный био-синтез. Кроме того, салициловая кислота может связываться с некоторыми Fe-содержащими белками (например, с каталазой). При взаимодействии с салицилатом активность каталазы падает, концентрация перекиси водорода и других активных форм кислорода растет. К этому же эффекту приводит взаимодействие салицилата с аскорбатоксидазой. Повышение концентрации активных форм кислорода стимулирует образование новых порций салициловой кислоты, что также усиливает эффект. Высокие дозы салицилата вызывают гибель клеток (запускается реакция сверхчувствительности).

Таким образом, салицилат не только регулирует процессы через рецептор-ные системы, но и непосредственно участвует в аллостерической регуляции работы ряда ферментов, т. е. для развития физиологического ответа необходима сравнительно высокая концентрация салицилата (до 10^{-3} — 10^{-5} моль/л). Это не характерно для «типичных» гормонов, поэтому включение салицилата в список фитогормонов дискуссионно.

11.9. Олигосахарины.

В регуляции физиологических процессов у растений участвуют короткие углеводы — олигосахариды. В 1980-х гг. обнаружено, что продукты деградации клеточной стенки *Phytophthora* вызывают специфичную иммунную реакцию. Даже небольших

перестроек углеводного скелета было достаточно, чтобы этот эффект исчез, т. е. большинство олигосахаридов не обладает активностью. Олигосахариды, вызывающие физиологический эффект, называют олигосахаридами. (Каждый олигосахарин — олигосахарид, но не каждый олигосахарид — олигосахарин!)

Они образуются как продукты расщепления полисахаридов клеточной стенки. Расщепление вызывают как собственные ферменты, так и ферменты грибов/бактерий. В состав олигосахаридов могут входить ксилоза, рамноза, галактоза и остатки уроновых кислот. Из гликолипидов, входящих в состав мембран, образуются олигосахариды, содержащие инозитол. Короткие фрагменты хитина, образующиеся под действием растительных хитиназ, также относят к олигосахаридам, хотя они происходят из чужеродного объекта.

Обнаружено, что олигосахариды суспензионной культуры клена стимулируют деление клеток в культуре *in vitro*. Это говорит о том, что в экстрактах есть и олигосахариды.

В физиологической регуляции созревания плодов также участвуют олигосахариды. Ферменты, разрушающие гликаны клеточной стенки, высвобождают активные олигосахариды, стимулирующие дальнейшее созревание. Важную роль играют пектолитические ферменты и образующиеся фрагменты пектина. Специфические олигосахариды являются сигналами при узнавании симбионтов в системе *Rhizobium*—растение—хозяин. Без обмена олигосахаридами клубеньки у бобовых не образуются.

Вопросы для самоконтроля

1. Ауксины.
2. Цитокинины.
3. Гиббереллины.
4. Абсцизовая кислота.
5. Этилен.
6. Брассиностероиды: биосинтез, многообразие. Физиологические эффекты: растяжение клеток, роль в дифференцировке мезофилла.
7. Жасмоновая кислота. Биосинтез. и физиологические эффекты. Место жасмонатов в регуляции ответа. Сходство ответов на жасмонат и на АБК.
8. Салицилат и другие фенольные соединения. Возможная роль в регуляции термогенеза, ответа на вирусную инфекцию, цветения. Взаимодействие с другими гормонами.
9. Олигосахариды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1

4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9

2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 12

ФОТОРЕГУЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ.

12.1. Основные принципы фоторецепции. Отличие фоторецепторных комплексов от энергопреобразующих.

Чтобы растение «почувствовало» квант света, необходимы пигмент-белковые комплексы (фоторецепторы), поглощающие в данной части спектра и преобразующие квант в биохимический сигнал, т. е. должна произойти *фотохимическая реакция*. Энергия поглощенного кванта преобразуется двумя путями (в зависимости от фоторецептора): 1) изменяется конформация белка и запускается каскад фосфорилирования (рецептор красного света); 2) идут реакции восстановления вторичных мессенджеров (рецептор синего света). Далее активизируется система вторичных мессенджеров, передающих световой сигнал.

Как в световой фазе фотосинтеза, так и при сигнальной фоторецепции энергия квантов света преобразуется в энергию химических связей. Но при этом в фотосистемах хлоропластов конформация белковых комплексов изменяется мало, низкая чувствительность к свету и высокий КПД энергопреобразования. В отличие от фотосистем фоторецепторы сильно изменяют конформацию белковых комплексов, очень чувствительны к свету, имеют низкий КПД энергопреобразования, локализованы в ядре и в цитоплазме.

Физиологически важные области спектра. Поскольку жизнь растений зависит от фотосинтеза, они должны оценивать количество и качество света. Согласно физическим принципам, есть предел энергии кванта для преобразования в световых реакциях фотосинтеза: фотосистема I поглощает и преобразует кванты из красной области спектра при $\lambda \leq 700$ нм, а фотосистема II — при $\lambda \leq 680$ нм. Если зеленые растения освещать более длинноволновыми квантами ($\lambda > 700$ нм), растение погибнет: энергии этих квантов недостаточно для световой стадии фотосинтеза (см. подразд. 3.4 и 3.5). Таким образом, красные лучи можно разбить на две резко отличающиеся области — собственно *красную*, пригодную для фотосинтеза ($\lambda \leq 700$ нм)*, и *дальнюю красную*, для фотосинтеза не пригодную ($\lambda > 700$ нм). Дальний красный свет и темнота должны приводить к похожим ответам — это сигнал, что условий для фотосинтеза нет.

12.2. Фитохром и криптохром.

Для оценки качества и количества квантов в красной области у растений есть фоторецептор фитохром, состоящий из фитохромобилина (пигмент, аналогичный фикобилинам) в комплексе с белком.

Фитохром может находиться в двух основных формах: красной Фкр(660) и дальней красной Фдкр(730).

«Красные кванты» ($\lambda = 660$) поглощаются красной формой фитохрома, и происходит переход

Фкр→Фдкр. Появление Фдкр под действием света с $\lambda = 660$ нм — сигнал о том, что свет пригоден для фотосинтеза. Дальняя красная форма фитохрома Фдкр переходит в Фкр (1) при действии света с $\lambda = 730$ нм, и (2) самопроизвольно в темноте (этот переход медленнее).

Появление Фкр под действием света с $\lambda = 730$ нм или в темноте — сигнал о том, что условий для фотосинтеза нет. Фитохромная система похожа на переключатель: если есть кванты с $\lambda = 660$ нм, то система ожидает сигнала от $\lambda = 730$ нм, и наоборот. В полной темноте чувствительность растений к свету возрастает: содержание фитохрома увеличивается. Как только растения переносят на свет, концентрация фитохрома уменьшается.

На основании сигналов фитохромной системы растение изменяет стратегию роста: готовится к фотосинтезу или все силы расходует на рост; приступает к цветению или к листопаду; семена прорастают или дожидаются более благоприятного освещения и т.д.

Максимумы поглощения каротиноидов, флавинов, хлорофиллов и др. пигментов находятся в синей области спектра, она также физиологически важна. У растений синий свет воспринимают криптохромы, фототропин. Фоторецепторы синего света работают иначе: происходят окислительно-восстановительные реакции. Поступающие сигналы «помогают принять локальные решения»: определить направление максимальной освещенности при фототропизме, открыть устьица и т.д. Рецепторы красного и синего света функционируют взаимодействуя друг с другом. У растений есть системы, «чувствующие» ультрафиолет и активирующие защитные механизмы, но фоторецепция в УФ-части спектра изучена недостаточно.

12.3. Ответы на синий свет: разгибание апикальной петельки проростков, фототропизмы, устьичные движения.

В 1881г. Ч.Дарвин в опытах с фототропизмом у канареечной травы (*Phalaris*) показал, что экран из раствора бихромата калия, не пропускающий синий свет, полностью снимает эффект фототропизма. В 1883 г. немецкий физиолог растений Ю. Сакс провел опыты с применением цветных стекол и различных растворов, чтобы более полно оценить спектральные характеристики света, вызывающего реакцию фототропизма. В итоге стало понятным, что растение «чувствует» синий свет (красный не вызывал фототропизма).

В дальнейшем эта часть спектра была сужена до 400 — 500 нм. Было показано, что от синего света зависят и другие физиологические ответы: синтез каротиноидов, антоцианов, устьичные движения. Вызванный синим светом ответ невозможно было обратить квантами света с другой длиной волны. Значит, у растений есть еще один фоторецептор, отвечающий за восприятие синей части спектра. Методы, которые применяли для изучения фитохрома, оказались почти неприемлемыми для нового рецептора, выделить и охарактеризовать его не удавалось вплоть до конца XX в. Гипотетический фоторецептор был назван *криптохромом* (от греч. *cryptos* — скрытый).

Наложение физиологического спектра действия при фототропизме на спектры поглощения пигментов давало расплывчатые результаты: на роль криптохромов претендовали флавины, птерины и производные каротиноидов. Более того, в синей части спектра есть максимумы поглощения и у фитохромобилина, и у хлорофиллов. По объективным причинам изучение восприятия синего света оказалось сложной проблемой.

В 1993 г. проблему криптохрома смогли решить А. Р. Кашмор и М.Ахмад. Они отобрали среди мутантных растений арабидопсис те, которые давали удлиненный гипокотиль как в темноте, так и на свету. Оказалось, что часть мутантов не реагирует на синий свет (гипокотиль длинный), а на красном свету гипокотили этих мутантов

короткие. Очевидно, что фитохромная система работает нормально, а мутанты имеют нарушения в криптохромной системе. Удалось выделить мутации как по биосинтезу хромофора, так и по белковой части криптохрома, клонировать эти гены и получить их полную последовательность.

12.4. Фотопериодизм

В каждой точке планеты существуют сезонные колебания влажности и температуры, определяющие климат той или иной местности. Виды растений должны быть адаптированы к климату.

Многообразие климатов достаточно высоко. На территории России один из самых важных климатических факторов — зимнее снижение температур. В Средней и Центральной Азии к этому добавляется летняя засуха. Растения «вынуждены рассчитывать» время развития так, чтобы цветение, образование плодов и семян приходилось на благоприятный сезон. Наступление неблагоприятных факторов обычно коррелирует с изменением длины дня. Самые заметные колебания длительности светлого времени суток наблюдаются в высоких широтах: за полярным кругом бывают полярный день (24 ч света/сут) и полярная ночь (0 ч света/сут). Чем ближе к тропическим областям, тем незначительнее изменение длины суток. И, наконец, на экваторе день всегда равен ночи (12 ч света/сут), т. е. на экваторе растения не могут оценить изменение длины дня. В тропических районах длина дня меняется незначительно, и отсюда происходят растения, наиболее чувствительные к изменениям длины дня. Этим растениям приходится «оценивать» время с точностью до 1 — 3%! Растения умеренных широт оценивают длину дня менее точно, но она играет более заметную регуляторную роль в развитии.

Закономерное изменение длины дня в течение года называют *фотопериодизмом*. Физиологический ответ на этот внешний стимул — это фотопериодическая реакция растений. Так, в умеренных широтах уменьшение длины дня говорит о надвигающемся похолодании. Растения готовятся к состоянию покоя: происходит листопад, питательные вещества перемещаются из надземной части в подземную, рост останавливается. В Средиземноморье сокращение длины дня говорит о наступлении зимы — самого влажного сезона года с приемлемыми для роста температурами. Растения дают противоположный физиологический ответ: усиливают рост. Кроме того, существуют климатические зоны, где влажный период приходится на осень или весну. Растениям приходится «оценивать» не общую тенденцию, а точно «измерять» длину дня. Если день соответствует «внутреннему эталону», то сезон благоприятный, а если дни длиннее или короче «эталона», условия неблагоприятны и растение готовится к покою. Бывает и «симметричная» ситуация, когда климат в целом благоприятен, но весной или осенью наблюдается засуха. Тогда измеренная «эталонная» длина дня говорит об условиях, неблагоприятных для роста.

По отношению к длине дня выделяют несколько групп растений.

Нейтральные растения (НР) — длина дня не оказывает заметного влияния, растения цветут по достижении определенного возраста или размера. Обычно нейтральные растения происходят из экваториальных областей.

Длиннодневные растения (ДДР) — зацветают только в том случае, если длина дня больше некоторой критической величины. ДДР происходят из умеренных областей с равномерным увлажнением по сезонам.

Короткодневные растения (КДР) — зацветают только при длине дня, меньшей некоторой критической величины. Они происходят из субтропических и тропических областей с зимним максимумом увлажнения.

Длиннокороткодневные растения (ДКДР) — для цветения необходима определенная последовательность: сначала длинные дни, а затем короткие. Эти растения «настроены» на благоприятный осенний период.

Короткодлиннодневные растения (КДДР) — для цветения необходима смена коротких дней на длинные (но не наоборот). Благоприятный период у этой группы «ассоциируется» с весенним сезоном.

Среднедневные растения (СДР) — для цветения необходим определенный интервал длины дня: ни при увеличенной, ни при уменьшенной длине дня эти растения не цветут. Это — сравнительно редкий тип регуляции цветения.

Амфифотопериодичные растения (АФПР) — для цветения неблагоприятен узкий интервал, а при большей или меньшей длине дня цветение наступает. Этот тип физиологических ответов также достаточно редок.

Под контролем фотопериодизма находятся многие процессы. Так, от длины дня зависит перестройка работы меристемы: образование цветков, летний покой и формирование почек у деревьев. Земляника (*Fragaria vesca*) образует *расселительные побеги* (усы) при наступлении длинных дней. *Сбрасывание листьев* у репчатого лука и тюльпанов происходит на длинном дне, а у березы и осины — на коротком. Образование *запасяющих органов* (кочанов у капусты (*Brassica oleracea*), клубней у диких видов картофеля (*Solanum*) и топинамбура (*Helianthus tuberosus*)) также зависит от длины дня. Растения пустынь могут изменять листья C_3 типа на C_4 и наоборот, а водные растения сменяют подводные листья на надводные, получая из внешней среды фотопериодический сигнал.

Фотопериодические ответы бывают не только у растений. У птиц и крупных млекопитающих с фотопериодизмом связана сезонная миграция. Не менее важна сезонная половая активность. Фотопериод влияет на пищевое поведение: под влиянием коротких дней животные умеренных широт начинают искать более калорийную пищу. Человек также подвержен фотопериодическому воздействию, которое часто не осознается, а действует на уровне инстинктов. Фотопериодом регулируются сезонные эмоциональные состояния, изменения пищевых предпочтений и связанные с ними летне-зимние колебания веса.

12. 5. Гормональная теория цветения Чайлахяна

Гипотетический стимул, вызывающий цветение, М.Х.Чайлахян назвал *флоригеном* (*flore* — цветки, *genesis* — рождение). По теории М.Х.Чайлахяна, у нейтральных растений флориген образуется постоянно и не зависит от длины дня, у ДДР флориген образуется на длинном, у КДР — на коротком дне.

В конце 1950-х гг. А.Ланг (бывший аспирант М. Х.Чайлахяна, который уехал в США) прислал в Москву только что открытые гормоны — гиббереллины. Чайлахян исследовал влияние гиббереллинов на цветение. Оказалось, что у рудбекии, укропа (*Anethum graveolens*), салата-латука (*Lactuca sativa*) и других ДДР гиббереллин ускоряет образование цветков даже на коротком дне. К гиб-береллину оказались отзывчивыми и КДДР (каланхоэ и др.). Таким образом, гиббереллин мог заменить длинный день для ДДР. Измерение уровня гиббереллинов в листьях показало, что на длинном дне содержание гиббереллина выше, чем на коротком. М.Х.Чайлахян сделал

вывод, что для цветения необходим гиббереллин. Однако обработка гиббереллинами КДР в условиях длинного дня не вызывала цветения: растения сильно вытягивались, но продолжали вегетировать.

На основании полученных результатов М. Х. Чайлахян разработал *гормональную теорию цветения* растения. Флориген (стимул, вызывающий образование цветков) он «разбил» на два компонента: *гиббереллины* и гипотетические *антезины*. Для цветения необходимо одновременное присутствие обоих компонентов. У НР и гиббереллин, и антезин синтезируются конститутивно. У ДДР антезин все время присутствует в растении, а уровень гиббереллина повышается на длинном дне и происходит цветение. У КДР, наоборот, гиббереллина всегда достаточно для цветения, а антезин синтезируется только на коротком дне. Более сложное объяснение было предложено для переходных групп растений: у них гиббереллин синтезируется на длинном дне, а антезин — на коротком. Различия между группами состоят в способности длительно депонировать гиббереллины и антезины. ДКДР образуют гиббереллины на длинном дне и могут их долго хранить. Антезины у них синтезируются на коротком дне, и быстро разрушаются. КДДР, в отличие от ДКДР, запасают антезины, но быстро разрушают гиббереллины.

Предложенная М.Х.Чайлахяном гормональная теория цветения не охватывает амфифотопериодичные и среднедневные растения. Усилия ученых по выделению антезинов до сих пор не увенчались успехом. В последние годы, тем не менее, интерес к гормональной теории цветения Чайлахяна возрос в связи с открытием процессов транспорта высокомолекулярных веществ в растениях (мРНК, белков, включая транскрипционные факторы, факторы сайленсинга и т.д.). Возможно, попытки найти антезин не привели к успеху потому, что поиск был направлен на низко молекулярное вещество.

Отметим, что гиббереллины не играют универсальной роли стимуляторов цветения, какая отводится им в гормональной теории Чайлахяна. Так, при цветении ДДР сурепки (*Raphanus*) решающим является накопление ауксинов на длинном дне. Многие озимые и двулетние ДДР (пшеница, колокольчик средний) нельзя заставить цвести с помощью гиббереллинов. Отсюда следует, что вопрос о числе компонентов флорального стимула и о том, насколько эти компоненты похожи у разных растений, остается открытым.

«Эффект прерывания ночи» позволил Г. А. Бортвику, С. Б.Хендриксу и М.У.Паркеру (см. подразд. 7.3.2.1) получить физиологический спектр действия света. Для этого была построена установка, в которой яркий белый свет разлагался с помощью призмы, а спектр был спроецирован на полосу 14 м длиной! Вдоль линии спектра были выставлены вазоны с короткодневным табаком. Длинную ночь прерывали световой вспышкой через призму. Оказалось, что зависимость процента растений, у которых цветение стимулируется соответственно длине волны λ , совпадает с физиологическим спектром прорастания семян салата-латука. Последовательное освещение красным и дальним красным светом показало типичную К/ДК-обратимость. При прерывании ночи важна последняя вспышка: если она была «красной», ночь «прерывается», если «дальней красной», то эффект отсутствует. Из этих данных следует, что эффект прерывания ночи обусловлен *фитохромом*.

Вывод о том, что длительность светлого времени суток не имеет значения для цветения, оказался преждевременным. Если поместить КДР в условия длинного дня и длинной ночи (при этом суммарная длина суток заметно больше 24 ч), растения не цветут. Это означает, что длинной ночи недостаточно для цветения.

В опытах с фарбитис показано, что у растений существуют внутренние часы — осциллятор с 24-часовой периодичностью — позволяющие «различать» две фазы: фотофильную и скотофильную. Длина дня оценивается при сравнении фазы осциллятора и сигналов от фоторецепторов. При прерывании ночи сигнал фитохрома попадает на скотофильную фазу осциллятора, растению «кажется», что оно находится в условиях длинного дня. При увеличении суток (более 24 ч) внутренний и внешний ритм не совпадают, растения не цветут.

12.6. Внутренние ритмы развития растений.

Периодические явления в ритмах органогенеза и роста растений. Циркадные ритмы, механизм их образования.

В растениях важную роль играют *циркадные процессы*, связанные со сменой дня и ночи (от лат. *circa* — вокруг, *dies* — день). У растений существуют «внутренние часы», которые отмеряют время. Чтобы обнаружить их, использовали растение *Pharbitis nil* (сем. Вьюнковые). Цветение фарбитис зависит от длины светового дня: если день короче определенного интервала, то растение цветет, если длиннее — вегетирует. Уникальность физиологических свойств фарбитис в том, что цветение можно вызвать единственным днем «удачного» освещения. Проростки фарбитис, растущие в темноте, обрабатывали вспышками красного света. Если вторая вспышка света следовала через короткий промежуток после первой, то растения переходили к цветению. Как только интервал между двумя вспышками превышал критическую величину, растение не давало цветков. Однако если дать вторую вспышку более чем через 24 ч, оно снова цвело.

Вероятно, у фарбитис есть «эндогенные часы», которые «запускаются» первой вспышкой света. С этого момента растение «отмеряет сутки». «Внутренние сутки» разбиты на фотофильный (*photos* — свет) и скотофильный (*skotos* — темнота) периоды. Если вторая вспышка приходится на фотофильный период, фарбитис цветет, а если на скотофильный — вегетирует. Фитохромная система взаимодействует с внутренними часами растения. Растение «подстраивает» циркадные ритмы по сигналам фитохромной и криптохромной систем. Эндогенный ритм часов и внешний ритм освещения интегрируются в единый сигнал, на который растение должно ответить адекватно (в частности, фарбитис запускает программу цветения или вегетативного развития).

В течение суток условия освещения меняются из-за того, что солнце находится под разными углами к горизонту. Когда оно в зените (угол, близкий к 90°), спектр падающих лучей искажается незначительно. Однако при малых углах (раннее утро или поздний вечер) спектр оказывается обогащенным К- и ДК-квантами. Утром и Ф(А), и Ф(В) активизируются, растение «просыпается». Вечером растения получают большую дозу дальних красных лучей, активизируется только Ф(А), тем самым фитохромная система «говорит» растению о времени суток. Часто ночью температура воздуха заметно ниже, чем днем, поэтому, получив фитохромный сигнал и «сверив» его с часами, растение «предпринимает превентивные меры» (о механизмах защиты от холода см. в гл. 8). Если растения вовремя не получают сигнал о наступлении ночи, они не успевают адаптироваться к суточным колебаниям температуры и хуже растут. Важность фитохромов для циркадной температурной адаптации выяснили случайно. В целях повышения продуктивности лесных насаждений были получены трансгенные осины (*Populus tremula*), в геном которых был встроен ген фитохрома А под сильным

промотором. Это привело к снижению эффекта «избегания тени» (растениям «казалось», что они постоянно получают ДК-свет высокой интенсивности). Ученые предложили высаживать осину более плотно, чтобы получить больше древесины с той же площади. При посадке в грунт осины с измененной активностью фитохрома A не могут адаптироваться к суточным колебаниям температуры, страдают от ночных заморозков.

Таким образом, фитохромная система важна для восприятия растениями чередования дня и ночи. «Сверкая» фитохромные сигналы с «внутренними часами», растения «определяют» длительность дня и ночи (иногда с точностью до 10 минут!).

12.7. Пластохрон

Апикальная меристема побега растет неравномерно. Один из периодических процессов, который можно наблюдать, — это закладка листовых примордиев. Промежуток времени от закладки одного примордия до закладки следующего называют *пластохроном*. Каждый пластохрон обозначен определенными событиями. Например, синтез ауксинов в апексе побега осциллирует во времени, что вызывает волны транспорта ауксинов. При анализе содержания ауксинов вдоль побегов сосны участки с повышенным и пониженным содержанием ауксина чередуются. Место закладки примордия листа определяется вектором транспорта ауксина, причем у зон будущих примордиев наблюдается явление доминирования: на соседних участках закладка примордиев не происходит, листья максимально удалены друг от друга.

Нарушение транспорта ауксинов химическими агентами (НФК, ТИБК) или генетическими методами приводит к нарушениям как в расположении листьев, так и в закладке проводящей системы. В одном узле может закладываться несколько слившихся листьев, обеспеченных несколькими главными жилками, или образуется единый кольцевой примордий. В этом случае осцилляции в биосинтезе ауксинов происходят, а положение примордиев определяется простой диффузией.

После поступления ауксинов в зоне будущего примордия изменяется экспрессия генов. Главную роль в «разбиении» пространства на примордий и междоузлия играют гены, содержащие гомеобокс (транскрипционные регуляторы, часто используемые при эмбриогенезе животных). Первым геном из этой серии был ген *KNOTTED 1 (KN 1)* кукурузы, наиболее активный в меристеме, в будущих примордиях он «выключается». Полосы экспрессии гена *KN 1* обнаруживаются до того, как начались первые периклиналильные деления, обозначающие примордий. Аналогичные гены были выделены из арабидопсис (*STM*— shootmeristemless) и других растений. Гены с гомеобоксом позволяют контролировать различия между развивающимся листом и боковой осью. У томатов нарушения в работе гомеобоксодержащих генов приводят к тому, что листья теряют дорсовентральное строение и приобретают черты боковой оси. Активность промотора гена *KN1* зарегистрирована только во внутренних слоях (клетках L2), а белковый продукт и мРНК обнаруживаются в слое L1. Клетки обмениваются по плазмодесмам крупными информационными молекулами (белками, мРНК). Транспорт этих молекул — еще одна возможность регуляции роста и развития. Некоторые гены, наоборот, экспрессируются в будущих примордиях листьев, но не в меристеме. Так, ген *NFL 1* табака появляется в примордиях листьев до начала морфологической дифференцировки.

Более позднее событие, приводящее к морфологическим эффектам, — биосинтез белков *экспансинов* (от англ. *expansion* — расширение). Экспансины выделяются в

апопласт и размягчают клеточную стенку, нарушая водородные связи в гликанах (при созревании плодов, листопаде, прорастании пыльцы и т.д.). Размягчение клеточной стенки изменяет механические свойства апекса, давление слоя L1 ослабевает, и в слое L2 начинаются *периклиналильные деления*, т.е. изменяется направление веретена деления, образуется новый «вектор роста». Агаровый блок с экспансином можно поместить рядом с заложенным примордием, что вызовет аномально близкое расположение нового листа.

При изменении положения веретена деления меняется и общая *поляризация клеток*, элементы цитоскелета располагаются вдоль новых осей. Это приводит к таким изменениям направления целлюлозных фибрилл, что растяжение и рост примордия оказываются возможными только в одном направлении. Направление фибрилл целлюлозы определяет форму будущего листа.

Далее лист становится дорсовентральным. Этот процесс контролируют гены *FANTASTICA* (львиный зев (*Antirrhinum mays*)) и *FILAMENTOUS FLOWER* (арабидопсис). На начальных стадиях эти гены экспрессируются во всем объеме примордия. Вероятно, апикальная меристема посылает «дорсовентральный» сигнал (природа его еще не выяснена), и в верхней части примордия экспрессия генов *FANTASTICA* и *FILAMENTOUS FLOWER* ослабевает. Зона их экспрессии определяет будущую нижнюю (абаксиальную) поверхность листа. При мутациях *fantastica* и *filamentous flower* лист становится цилиндрическим и вся поверхность приобретает свойства адаксиальной.

12.8. Корректировка внутренних ритмов развития внешними климатическими факторами: засухой, понижениями температуры

В мягком субтропическом климате зима не бывает холодной, и осень плавно переходит в весну. Растения вегетируют с осенних дождей до летней засухи. Из-за генетической неоднородности среди одного вида попадают растения, начинающие вегетацию позже или раньше.

По мере продвижения растений в более высокие широты в середине влажного периода появляется сезон низких температур. Начинается специализация: одни растения прорастают весной (после холодов) и цветут в том же теплом сезоне (т. е. сроки вегетации сокращаются), другие растения прорастают осенью и приспособляются к вынужденному покою в течение зимы. У них сроки вегетации более растянуты, влажное время года используется более полно. Но за это приходится «платить» новой адаптацией: пока не окончились холода, цветение не наступает.

В мягком умеренном климате специализация не заходит глубоко, расы растений, взятые из этих мест, физиологически пластичны. В начале XX в. их называли «*двуручками*». Они могут цвести и в теплые, и в холодные зимы. В более суровом умеренном климате механизмы адаптации более устойчивы. Выделяют

две расы: *озимую* (вегетация начинается осенью, а для цветения нужно охлаждение) и *яровую* (растения не нуждаются в холоде для цветения). У злаков морфологические различия между озимыми и яровыми расами невелики. Среди рас капусты имеется большое разнообразие форм: кочанная, брюссельская, кольраби — это «озимые» капусты (для цветения нужен холод), а цветная капуста и брокколи — это «яровые» капусты. В последние годы получены озимые формы цветной капусты и брокколи, образующие съедобные соцветия только после периода зимнего охлаждения (растут в мягком умеренном климате). В более сухих континентальных районах, где за летней

засухой следует длительная зима, озимые формы не могут существовать, и остаются только яровые (более приспособленные). На территории Якутии или в горном Памире растут только скороспелые яровые сорта хлебных злаков.

Параллельные изменения происходят по мере географического распространения родов растений из Средиземноморья в более суровые районы. Средиземноморские виды крокусов, галантусов, безвременников цветут и вегетируют с осени до весны. На Кавказе, т.е. в зоне с более суровым климатом, часть видов осваивают нишу *осеннего цветения* (вегетация и созревание семян приходятся на следующую весну), а другие сдвигают ритм развития на весеннее время. В Средней Азии с сухой осенью осеннецветущие виды не выживают, распространяться могут только *весеннецветущие* виды. Интересно, что безвременники (*Colchicum*), цветущие осенью (родина — Кавказ), при пересадке на Кольский полуостров «сдвигают» цветение на весну: листья и цветки развиваются одновременно, что говорит о физиологической пластичности ритмов цветения. Чем больше селективное давление климата, тем жестче физиологические механизмы, позволяющие выжить в этих обстоятельствах.

12.9. Явления стратификации и яровизации как экологическая адаптация. Гормональная теория вернализации растений

У многих растений есть механизмы, позволяющие оценить, миновала ли угроза длительного понижения температур. Температурные явления закономерно меняются в течение года и называются *термопериодизмом*. Для весеннего прорастания семена растений умеренной зоны нуждаются в воздействии низких температур (*стратификация*). Температурный диапазон стратификации от 0° до 10 °С, причем интервал от 2 до 5 °С оказывается наиболее эффективным. Для восприятия температурного стимула семена должны получать достаточно влаги, иначе их чувствительность к стратификации резко падает. Аналогичное явление было отмечено для образования цветков у двулетних растений (без понижения температур они не цветут). Стимуляцию цветения низкими положительными температурами называют *вернализацией*, или *яровизацией*. Яровизация была открыта в 1918 г. Г. Гасснером.

Растяжение междоузлий у подснежников, нарциссов (*Narcissus*), тюльпанов приводит к появлению над почвой цветоносов. Растяжение, как и рост листьев, можно вызвать низкими положительными температурами. Таким образом, прерывание покоя клубней и луковиц некоторых растений контролируется термопериодизмом. Это явление было изучено голландскими исследователями под руководством проф. А. Х. Блау в 1930-х гг. и положило начало промышленной *выгонке луковичных* растений в зимнее время.

Естественная вернализация происходит в конце зимы — начале весны. Длительность низкотемпературной обработки зависит от привычных (естественных) для растения экологических условий. При продолжительной суровой зиме растения нуждаются в обработке в течение 1 — 2 месяцев (например, озимые сорта пшеницы, районированные в Нечерноземье). Если период низких положительных температур короткий (оттепель среди зимы), активизации роста не происходит. В зонах с мягкой короткой зимой для вернализации достаточно 1 — 2 недель (например, ирис голландский (*Iris hollandica*), альстремерия (*Alstroemeria*) и др.).

К яровизации растения чувствительны в разном возрасте: у пшеницы пониженную температуру воспринимает уже зародыш в зерне, а у двухлетних растений должна развиваться крупная розетка листьев или корнеплод (до этого яровизация не эффективна).

Двухлетники — крайнее выражение озимой стратегии роста: вегетация начинается в начале лета, к осени накапливается запас питательных веществ, а для цветения нужна вернализация. Обычно необходимость в вернализации коррелирует с фотопериодической реакцией: в вернализации нуждаются ДДР и КДДР, что совпадает со световым режимом весны и начала лета умеренных широт.

Вопросы для самоконтроля

1. Основные принципы фоторецепции.
2. Отличие фоторецепторных комплексов от энергопреобразующих.
3. Фитохром и криптохром. Ответы на синий свет: разгибание апикальной петельки проростков, фототропизмы, устьичные движения.
4. Фотопериодизм.
5. Гормональная теория цветения Чайлахяна.
6. Внутренние ритмы развития растений.
7. Периодические явления в ритмах органогенеза и роста растений.
8. Циркадные ритмы, механизм их образования.
9. Пластохрон.
10. Корректировка внутренних ритмов развития внешними климатическими факторами: засухой, понижениями температуры.
11. Явления стратификации и яровизации как экологическая адаптация.
12. Гормональная теория вернализации растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 13

РЕГУЛЯЦИЯ ГЕНЕРАТИВНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ.

13.1. Индукция и эвокация цветения.

Развитие соцветий. Раннее генеративное развитие, позднее генеративное развитие, развитие цветков. Нормальное развитие цветка.

Апикальная меристема побега участвует в более сложных ритмах, связанных с образованием *листовых серий*, или *цветением*. Ярче всего ритмические процессы выражены у растений тропического климата. Так, гевея бразильская (*Hevea brasiliensis*) за один ритм роста образует листовую серию, состоящую из почечных чешуи и зеленых листьев. Далее следуют период покоя и закладка новой почки. За 1 год меристема гевеи образует до 7 листовых серий, причем покой и активный рост не связаны с внешними условиями! Итак, у растений есть эндогенные ритмы развития. В примере с гевеей чередуются ритмы вегетативного роста.

Не менее примечательно явление «подсчета» листьев. Так, гиппеаструм (*Hippeastrum X hybridum*) закладывает соцветие ровно через 4 вегетативных листа (закладка листьев у гиппеаструма не зависит от внешних обстоятельств: примерно 1 лист в месяц). Подснежник-галантус (*Galanthus nivalis*) «отсчитывает» ровно 3 листа, хотя многие другие растения довольствуются лишь приблизительной их оценкой. Растению «важно знать», сколько листьев имеется, чтобы «приступить к цветению».

Были предложены две модели «расчета»: 1) меристема не способна образовать другое количество листьев (детерминирована); 2) меристема получает сигнал от листьев и по нему «оценивает» их число. До образования верхушечной метелки меристему кукурузы отделяли и укореняли. Оказалось, что меристема «восстанавливает» необходимое число листьев и только после этого формирует цветки. Если меристему лишь надрезать, но оставить связь с листьями, то происходит укоренение, однако листья «сверх нормы» не образуются. Таким образом, меристема у кукурузы компетентна к образованию большего числа листьев, а в «подсчете» опирается на сигналы от листьев.

Мутант *id 1 (indeterminate)* кукурузы обладает длительным вегетативным ростом, образует аномальные соцветия с вегетативными чертами. Очевидно, мутация затрагивает ген системы «подсчета» листьев. Продукт гена *ID 1* сосредоточен в кончиках листовых примордиев. Предполагают, что сам продукт не является сигнальным, но важен для «отправки» сигнала в меристему.

Другой механизм «подсчета» у *Arabidopsis*: переход к цветению зависит от экспрессии гена *LEAFY (LFY)*. При мутации соцветие несет многочисленные листья, а цветки обладают вегетативными чертами. (У мутанта львиного зева по гомологичному гену *FLO* цветков нет вообще.) В норме экспрессия гена *LFY* начинается у молодых растений и постепенно усиливается. При определенном уровне экспрессии меристема закладывает соцветие. Белковый продукт *LFY* — транскрипционный фактор, содержащий *MADS*-бокс, его гомологи найдены у многих растений.

При повреждении системы оценки числа листьев все же наблюдается переход к цветению. Это означает, что сигнал к цветению — не единственный, он дублирован другими генами. Для *Arabidopsis* это ген *AP 1 (APETALA 1)*, «запускающий» программу образования цветков. *AP 1* — транскрипционный фактор того же типа, что и *LFY*.

Итак, меристема получает сигнал, что «накопилось» достаточное количество листьев, и после этого начинается переход к цветению. Покоящийся центр, характерный для вегетативных меристем, исчезает, все клетки вступают в клеточный цикл. Меристематические клетки вакуолизируются, происходят биохимические перестройки, которые М.Х.Чайлахян называл «эвокацией цветения» (т. е. скрытой, самой ранней стадией развития цветков). Изменяется и расположение примордиев на меристеме. У гиппеаструма и галантуса происходит поворот листовой серии на 90°, у лилии — переход от филлотаксиса 3/8 к филлотаксису 2/5, а у львиного зева — смена супротивного листорасположения на очередное. У растений с терминальным цветком должна произойти перестройка листорасположения вегетативной оси на мутовчатое (круговое), характерное для цветка.

При эвокации цветения меристема на время «замирает»; образуется зона, отделяющая соцветие от вегетативной части; снимается апикальное доминирование.

13.2. Модель «войны позиций» (ABC). Генетические функции А, В и С. Семейства генов, содержащих MADS-домен. Проявления пола у растений. Самонесовместимость. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость. Спорофитный и гаметофитный контроль самонесовместимости. Регуляция пола.

На ранних этапах в меристеме цветка происходит экспрессия специфических генов. Повреждение этих генов в результате мутации приводит к замене одних органов цветка на другие и (часто) к нарушению в расположении органов. При закладке цветка можно выделить два взаимовлияющих процесса: 1) пространственную разметку флорального примордия на отдельные органы цветка; 2) определение судьбы заложенных органов (developmental fate). Хотя эти процессы находятся в тесной корреляции, иногда возникает несогласованность, и тогда из примордия развиваются органы мозаичного строения (с тканями, характерными для органов двух соседних кругов).

Наиболее подробно исследованы гены, *определяющие судьбу органов* в развитии. Условно эти гены делят на три группы: А, В и С. Поэтому существующую модель развития цветка называют *ABC-моделью* (рис. 7.33). У *Arabidopsis* к генам с функцией А относится *APETALA 2 (AP 2)*, продукт которого является транскрипционным фактором. В зоне экспрессии этого гена развиваются *чашелистики* и *лепестки* (при мутации лепестки исчезают: *apetala* — безлепестковый). *Функцией В* «заведуют» гены *APETALA 3 (AP 3)* и *PISTILLATA (PI)*. Их продукты образуют гетеродимер, связывающийся с промоторами других генов. У *AP 3* и *PI* обнаружен MADS-бокс. Эти гены экспрессируются в зоне закладки *лепестков* и *тычинок*. При мутациях *ap 3* или *pi* лепестки превращаются в чашелистики, а тычинки приобретают черты пестиков. *Функция С* контролируется геном *AGAMOUS (AG)* — транскрипционным фактором с MADS-боксом. Ген *AG* определяет судьбу *тычинок* и *плодолистиков*, а также отвечает за остановку роста во флоральном примордии. При мутации *ag* тычинки заменяются на лепестки, плодолистики — на чашелистики и далее процесс образования цветка повторяется несколько раз.

По ABC-модели исходным состоянием является вегетативный лист, а гены из групп А, В и С только модифицируют его развитие. Это подтверждается тем, что у тройных мутантов, где затронуты все три группы генов, вместо цветка образуется укороченный побег со спиральным листорасположением. Для образования чашелистиков достаточно генов группы А. Двойной мутант *ag pi* образует «бесконечный» цветок из одних чашелистиков. У растений повреждаются функции В и С, активными остаются только

гены группы А. Чтобы в цветке осуществилась закладка плодолистиков, нужна активность генов только С-класса. У соответствующих мутантов *ap 2 pi*, где повреждены функции А и В, цветок состоит из одних плодолистиков. Гены А и С являются антагонистами (взаимно ингибируют экспрессию друг друга). При повреждении генов группы А во всем примордии цветка образуются продукты генов С и наоборот. Генов группы В недостаточно для строгого определения типа органов, они работают в комбинации с другими классами. Во флоральном примордии в зоне, где перекрывается экспрессия А и В, образуются лепестки. Там, где одновременно экспрессируются гены В и С, образуются тычинки.

Модель АВС получила подтверждение на большом экспериментальном материале. Гены, гомологичные *AP2*, *AP3*, *Pin AG*, обнаруживают у все большего числа растений. Анализ экспрессии показывает то же пространственное распределение продуктов этих генов в примордии цветка, что и у арабидопсис. Более того, перенос генов из арабидопсис в табак или петунию (*Petunia hybrida*) методами генетической инженерии вызывает изменения в строении цветка, предсказанные АВС-моделью. Таким образом, генетическая регуляция закладки органов цветка консервативна у цветковых растений.

Меньше известно о **разметке флорального примордия** на отдельные органы. С одной стороны, гены АВС-модели заметно влияют на количество и положение органов в цветке. Мутации с сильным выражением по этим генам изменяют структуру цветка. Специфических генов, изменяющих только *структуру цветка*, обнаружено сравнительно немного: у арабидопсиса это ген *PENTAMEROUS ANTHER (PAN)*. У мутанта *pan* цветок пентамерный: 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок (в норме цветок с типичной для крестоцветных симметрией: 4 чашелистика, 4 лепестка, 6 тычинок и 2 плодолистика).

За образование зигоморфного цветка у львиного зева отвечает ген *CYCLOIDEA^{RADIALIS} (CYC)*. Ген влияет на верхнюю (ближнюю к главной оси) тычинку, превращая ее в стаминодий, модифицирует развитие лепестков. При мутации по генам А-класса лепестки превращаются в тычинки. Они оказываются под действием гена *CYC*, и вместо одного стаминодия возникает три. При мутации *sus* цветок радиально-симметричен, все тычинки одинаково хорошо развиты.

Еще одним фактором разметки является *объем флоральной меристемы*. Если он увеличивается, то в цветке закладываются дополнительные органы. У мутантов арабидопсиса из серии *clavata* меристема более крупная, что приводит к закладке плода с 4 гнездами вместо типичного двухгнездного стручка. Аналогичное явление приводит к закладке дополнительных кругов плодолистиков у апельсинов (*Citrus sinensis*). Мутации, уменьшающие объем меристемы, приводят к потере органов (обычно тычинок и лепестков).

Развитие растения можно представить как последовательный каскад внутренних регуляторных стимулов. Некоторые регуляторные события происходят на протяжении всего морфогенеза: неоднородный синтез и транспорт ауксинов, «включение» и «выключение» генов, содержащих гомеобокс, выделение экспансинов, периклинальные деления в L2, определение «верхней» и «нижней» поверхности примордия.

Другие события в регуляторном каскаде приводят к образованию цветков. Меристема побега, образующая примордии, «оценивает» число образовавшихся листьев по концентрации фотоассимилятов, гиббереллинов, других низкомолекулярных веществ и по экспрессии генов (*LFY*). По достижении порогового значения наступает эвокация цветения. В меристеме исчезает покоящийся центр, меняется листорасположение, появляются продукты новых генов. Для образования

цветка необходимы гены с функциями А, В и С и гены, определяющие расположение органов внутри цветка (отвечающие за позиционную информацию).

Повреждение регуляции ранних этапов отражается на структуре цветка: при нарушении транспорта ауксинов боковые цветки не развиваются, а верхушечный состоит из слившихся органов; повреждение «системы определения дорсовентральной симметрии» (мутация *filamentous flower*) приводит к превращению всех органов цветка в цилиндрические структуры; с помощью агарового блока с экспансином можно создать «лишний» лепесток или тычинку и т.д. Нарушение поздних этапов в этом каскаде затронет только цветок.

13.3. Условия минерального питания, возраст, гормональный статус как факторы, влияющие на пол растений.

Прежде чем приступить к цветению, растение «оценивает» доступность минеральных веществ, в первую очередь азота. Когда азота много, все силы растения расходуется на вегетативный рост и накопление азотных соединений, а цветение наступает позже, чем при умеренном питании. Это явление было замечено достаточно давно. В конце XIX в. возникло предположение, что для вегетации необходимо высокое содержание азота в растениях, а для цветения — много Сахаров (продуктов фотосинтеза). Экспериментальную проверку этой гипотезы в 1904 г. провел немецкий физиолог растений Г. Клебс. Часть растений лобелии (*Lobelia*), будры (*Glechoma*) и молодила (*Sempervivum*) обильно удобряли нитратами и поливали, другие высаживали в почву, бедную азотом. Чтобы повлиять на процесс фотосинтеза, листья затеняли или освещали ярким светом. Оказалось, что цветение ускоряется на ярком свету. Это коррелирует с высоким содержанием Сахаров в растениях и низким содержанием азота. При затенении или удобрении нитратами накапливается больше азота и меньше углеводов, что коррелирует с быстрым вегетативным ростом и задержкой цветения.

Г. Клебс выдвинул *азотно-углеродную (трофическую) теорию* регуляции цветения. Если в растении много соединений азота и мало соединений углерода, оно будет расти, а если углеводы преобладают над азотом, то растение цветет. По концентрации азота растение «оценивает работу» корневой системы, а по сахарам — «работу» листового аппарата. Если листовой аппарат «работает хорошо», то возможно плодоношение, а если работа корня слишком интенсивна, то нужно восстановить баланс между активностью корневой системы и площадью листового аппарата. Растение образует много листьев (вегетирует), а когда баланс восстановится, образует цветки и плоды.

Теория Клебса нашла отклик в сельском хозяйстве. Были разработаны методы интенсивного плодоводства, основанные на обрезке. Для ускорения цветения на молодые ветви деревьев накладывали плодовый пояс: ветку перетягивали проволокой так, чтобы сосуды флоэмы оказались сжатыми, или часть флоэмы удаляли. Это замедляло отток Сахаров из кроны и ускоряло закладку цветков. Теория Клебса стимулировала изучение потребностей растений в элементах минерального питания, был накоплен материал по частной физиологии

растений. Выяснилось, что избыток азота препятствует переходу в состояние покоя, запас крахмала снижается, покой менее глубокий, растение менее устойчиво к инфекции и к климатическим факторам.

Вопросы для самоконтроля

1. Индукция и эвокация цветения.
2. Развитие соцветий.
3. Раннее генеративное развитие, позднее генеративное развитие, развитие цветков. Нормальное развитие цветка. Модель «войны позиций» (ABC).
4. Генетические функции А, В и С. Семейства генов, содержащих MADS-домен.
5. Проявления пола у растений. Самонесовместимость. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость.
6. Спорофитный и гаметофитный контроль самонесовместимости. Регуляция пола.
7. Условия минерального питания, возраст, гормональный статус как факторы, влияющие на пол растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 14

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

14.1. Стресс и адаптация — общая характеристика явлений. Неблагоприятные факторы биотической и абиотической природы.

Стресс и адаптация — общая характеристика явлений. Неблагоприятные факторы биотической и абиотической природы. Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции. Природа неспецифических реакций. Стрессовые белки и их функции. Водный дефицит. Механизмы засухоустойчивости мезофитов. Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей. Способы поддержания оводнённости. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе. Аноксия и гипоксия. Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях. Фиторемедиация.

Растения часто подвергаются действию *стрессоров* — неблагоприятных факторов окружающей среды. Состояние, в котором находится растение под действием того или иного стрессора, называется *стрессом*. Стрессоры бывают биотического и абиотического происхождения. К биотическим стрессорам относятся патогены — болезнетворные грибы, бактерии и вирусы, а также растительноядные насекомые. Стрессоры абиотической природы — это недостаток влаги (засуха), экстремальные температуры (высокие и низкие), высокое содержание в почве ионов (почвенное засоление), гипоксия (недостаток кислорода), очень высокая или очень низкая освещенность, ультрафиолетовая радиация, повышенное содержание токсичных газов (SO₂, NO₂, O₃) в атмосфере и ряд других. В этой главе рассматриваются механизмы устойчивости растений к действию некоторых, наиболее распространенных стрессоров абиотической природы. Под *устойчивостью* понимают *способность растений сохранять постоянство внутренней среды (поддерживать гомеостаз) и осуществлять жизненный цикл в условиях действия стрессоров*.

14.2. Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции. Природа неспецифических реакций. Стрессовые белки и их функции.

Наиболее общим проявлением действия стрессоров является подавление роста и развития растений, а на уровне фитоценозов — снижение продуктивности. Стрессоры приводят к уменьшению скорости роста до уровня более низкого, чем уровень, обусловленный генетическим потенциалом растения. Силу вредного действия различных стрессоров можно оценить, если сравнить рекордные урожаи сельскохозяйственных культур со средними урожаями, рассчитанными за много лет. Если рекордный урожай принять как продуктивность культуры в идеальных условиях (100 %), то потери от стрессоров в мире составят от 65 до 87 % в зависимости от культуры. Случается, что несколько стрессоров действуют в комбинации друг с другом, и тогда их вредное действие усиливается. Например, действие засухи часто сочетается с действием высоких температур.

Явления, которые наблюдаются в растениях при действии стрессоров, могут быть разделены на две категории: 1) *повреждения*, проявляющиеся на различных уровнях структурной и функциональной организации растения, например денатурация

белковых молекул, нарушения метаболизма и торможение роста растяжением при обезвоживании клеток в условиях засухи или почвенного засоления; 2) *ответные реакции, позволяющие растениям приспосабливаться к новым стрессовым условиям*; они затрагивают изменения в экспрессии генов, метаболизме, физиологических функциях и гомеостазе. Совокупность такого рода реакций называется *акклимацией*. В процессе акклимации растение приобретает устойчивость к действию стрессора. Акклимация происходит при жизни организма и не наследуется. Вместе с тем она осуществляется на основе тех возможностей, которые заложены в генотипе, т. е. в пределах нормы реакции — наследственно обусловленной амплитуды возможных изменений в реализации генотипа. Примером акклимации растений является закаливание. Некоторые растения, в частности озимые злаки, приобретают способность переживать низкие отрицательные температуры в зимний период, так как осенью подвергаются закаливанию — действию низких положительных и близких к 0 °C отрицательных температур. Биохимические изменения в тканях, происходящие осенью, придают озимым злакам способность переживать морозы. Если же осень была теплой, то озимые злаки зимой вымерзают.

Важную роль в устойчивости растений к действию стрессоров играют *адаптации*. В отличие от акклимации адаптация — наследственно закрепленный конститутивный признак, присутствующий в растении независимо от того, находится оно или нет в стрессовых условиях. Адаптации делают популяцию организмов приспособленной к соответствующим условиям окружающей среды. Пример адаптации растений к засухе — морфологические особенности суккулентов, в частности кактусов. Мясистый стебель, листья, превращенные в иголки, незначительное число устьиц, глубоко погруженных в ткань, толстая кутикула и ряд других признаков позволяют кактусам осуществлять жизненный цикл в режиме экономии влаги и таким образом выживать в условиях засушливого климата. Адаптации проявляются также на биохимическом уровне — это, например, биосинтез стероидных псевдоалкалоидов

(гликоалкалоидов) у некоторых видов пасленовых, в частности у картофеля (*Solanum tuberosum*), токсичных для травоядных животных и насекомых-фитофагов. Биосинтез гликоалкалоидов — конститутивный признак этих растений, сформировавшийся в процессе эволюции как защита от поедания.

Защитные механизмы как конститутивные (адаптации), так и формирующиеся в ходе акклимации, могут быть разделены на две основные категории.

1. Механизмы избегания. Они дают возможность растениям избегать действия стрессоров. Ярким примером таких механизмов служит поглощение воды глубоко проникающей в грунт корневой системой растений. У некоторых ксерофитов (растений засушливых мест обитания), например у черного саксаула (*Haloxylon ammodendron*), длина корневой системы достигает нескольких десятков метров, что позволяет растению использовать грунтовую воду и не испытывать недостатка влаги в условиях почвенной и атмосферной засухи. К этой же категории относятся механизмы ионного гомеостатирования цитоплазмы у растений, устойчивых к почвенному засолению. Способность поддерживать низкие концентрации Na^+ и Cl^- в цитоплазме при почвенном засолении дает возможность этим растениям избегать токсического действия ионов на цитоплазматические биополимеры.

2. Механизмы резистентности (выносливости). Посредством этих механизмов растения, не избегая действия стрессора, переживают стрессовые условия. К таким механизмам относится, в частности, биосинтез нескольких изоферментов, осуществляющих катализ одной и той же реакции, при этом каждая изоформа обладает

необходимыми каталитическими свойствами в относительно узком диапазоне некоторого параметра окружающей среды, например температуры. Весь набор изоферментов в целом позволяет растению осуществлять реакцию в значительно более широком температурном диапазоне, чем это делал бы только один изофермент, и, следовательно, приспосабливаться к изменяющимся температурным условиям.

Изменения в метаболизме, физиологических функциях и ростовых процессах при стрессах связаны с изменениями в экспрессии генов. Ответ на действие стрессора происходит, если растение «распознает» стрессор на клеточном уровне. Распознавание стрессора, т.е. рецепция сигнала, приводит к активации пути передачи сигнала. Последний поступает в геном, индуцируя или подавляя синтез тех или иных белков. Связанные с экспрессией генов ответные реакции клеток на действие стрессора интегрируются в ответ целого растения, выражающийся в наиболее общем случае в ингибировании роста и развития растения и одновременно в повышении его устойчивости к действию стрессора.

Подавляющая часть клеточных механизмов устойчивости сформировалась на ранних этапах эволюции, поэтому защитные системы, проявляющиеся на клеточном уровне у высших растений, и защитные системы более примитивных организмов имеют общую основу. В связи с этим исследование механизмов устойчивости к действию стрессоров у бактерий, дрожжей и одноклеточных водорослей проливает свет и на клеточные механизмы устойчивости у высших растений. Значительная часть знаний о рецепции сигнала и путях его передачи, так же как и о клеточных механизмах устойчивости в целом, исследователи получили, опираясь на базовые работы, выполненные на бактериях *Esherichia coli* и дрожжах *Saccharomyces cerevisiae*. Механизмы рецепции и пути передачи сигнала непосредственно у растений начинают изучаться только сейчас. Показано, что в регуляцию ответа растения на стрессорные воздействия вовлечены гормоны, особенно абсцизовая кислота (АБК), этилен и жасмоновая кислота. В ответ на действие стрессоров экспрессия некоторых генов усиливается, тогда как экспрессия других генов подавляется. Часто образуются новые белки, которые не обнаруживаются в клетках в нестрессовых условиях. Хотя значительная часть исследований сфокусирована на активации транскрипции генов, данные, полученные в последнее время, показывают, что образование продуктов стрессовых генов, а также активность этих продуктов в клетках регулируется и на посттранскрипционном уровне. К таким механизмам относятся: *активация трансляции, посттрансляционная стабилизация, изменение ферментативной активности уже синтезированных белков* и др.

14.3. Водный дефицит

Растения испытывают водный дефицит, когда скорость транспирации превосходит скорость поглощения воды корневой системой. Такая ситуация возникает не только при засухе, но и в условиях почвенного засоления, а также при низких температурах. В двух последних случаях дегидратация является компонентом стрессов «неводной» природы и развивается в растениях, когда количество воды в почве чаще всего не ограничено, однако эта вода недоступна для растения. Например, при почвенном засолении вода не поглощается корневой системой из-за высокого осмотического давления (низкого водного потенциала) почвенного раствора.

Снижение содержания воды в клетках при водном дефиците и сопутствующее обезвоживанию увеличение концентрации ионов в цитоплазме вызывают различного

рода нарушения в структуре и функциях биополимеров, в частности происходит денатурация белков и подавляется их ферментативная активность, изменяется структура липидного бислоя мембран и нарушается их целостность. Деструктивные изменения в мембранах в свою очередь приводят к нарушению внутриклеточной компартментации веществ и подавлению электрогенеза. На клеточном уровне водный дефицит выражается в потере тургора. На уровне целого растения водный дефицит часто проявляется в обращении градиента водного потенциала в системе почва — корень — побег и ингибировании роста. Способность растения адекватно отвечать на водный дефицит и выживать в условиях водного дефицита зависит от эффективности защитных механизмов растения. Некоторые ответные реакции растения на водный дефицит могут наблюдаться уже через несколько секунд после начала действия стрессора. К ним относятся, например, изменения в фосфорилировании белков. Другие ответы требуют более длительного времени — от нескольких минут до нескольких часов, как в случае изменений в экспрессии генов.

В результате индукции механизмов устойчивости к водному дефициту растение становится способным пережить действие стрессора. Развитие устойчивости может быть результатом индукции как механизмов избегания, так и механизмов резистентности. Обе категории реакций, вовлеченные в процесс акклимации растений к водному дефициту, более детально рассмотрены ниже.

14.4. Механизмы засухоустойчивости мезофитов.

Вода движется пассивно по градиенту водного потенциала $\Delta\psi$ из области, где водный потенциал выше, в прилегающую область, где он ниже (см. подразд. 5.7 и 5.8).

Растение не может извлекать воду из почвы, если водный потенциал клеток корня $\psi^{кл}$ выше водного потенциала почвы $\psi^{ср}$. Для того чтобы вода передвигалась из почвы в клетки корня, $\psi^{кл}$ должен быть доведен до более низкого уровня, чем $\psi^{ср}$. Некоторые растения высокочувствительны к водному дефициту и завядают (теряют тургор), когда $\psi^{ср}$ становится слишком низким. Другие могут переносить засуху или высокие концентрации соли в почвенном растворе без очевидной потери тургора. Клетки засухоустойчивых и солеустойчивых растений способны снижать свой водный потенциал за счет повышения внутриклеточного осмотического давления $\pi^{кл}$ — процесса, получившего название *осморегуляции*. Повышение $\pi^{кл}$ осуществляется за счет увеличения суммарной концентрации осмотически активных веществ в клетках (рис. 8.1). Достижимые при этом внутриклеточные осмолярности превосходят те, которые получаются в результате пассивного концентрирования веществ при дегидратации. Благодаря повышению $\pi^{кл}$ вода поступает в корни по градиенту водного потенциала. Процесс осморегуляции играет важнейшую роль в акклимации растений к засухе и почвенному засолению.

Так как осмотическое давление является функцией общего числа частиц, растворенных в данном объеме, в повышении $\pi^{кл}$ участвуют как низкомолекулярные органические соединения, так и неорганические ионы. Регуляция осмотического давления в цитоплазме клеток при водном и солевом стрессах осуществляется преимущественно за счет биосинтеза низкомолекулярных органических соединений, которые получили название *осмолитов*, тогда как в вакуолярном компартменте главную роль в регуляции осмотического давления играет аккумуляция неорганических ионов.

14.5. Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей.

Согласно современным оценкам, одна пятнадцатая часть земной суши, включая территории, используемые в сельскохозяйственном производстве, занята засоленными почвами. Приблизительно 5 % земель мировых сельскохозяйственных угодий и почти 20 % орошаемых земель в той или иной степени засолены.

Если содержание суммы неорганических ионов в почве в расчете на ее сухую массу не превышает 0,2 %, то такие почвы считаются незасоленными, от 0,2 до 0,4 % — слабозасоленными, от 0,4 до 0,7 % — средnezасоленными и от 0,7 до 1,0% — сильнозасоленными. При содержании неорганических ионов свыше 1,0 % почвы называют *солончаками*. В засоленных почвах из катионов преобладает по массе, как правило, Na^+ , однако встречаются почвы с высоким содержанием Mg^{2+} и Ca^{2+} . Из анионов наибольший вклад в почвенное засоление чаще всего вносят Cl^- и SO_4^{2-} , но встречается также засоление карбонатного типа.

Растения, эволюционно сформировавшиеся на засоленных почвах и адаптированные к высоким концентрациям солей в почвенном растворе, называют *галофитами* (от греч. *galos* — соль, *phyton* — растение), а сформировавшиеся на незасоленных почвах — *гликофитами* (греч. *glycos* — сладкий, *phyton* — растение). Подавляющее большинство видов сельскохозяйственных культур относится к гликофитам. Гликофиты выдерживают лишь слабое засоление и только

некоторые из них, такие как хлопчатник (*Gossypium hirsutum*), овес (*Ovena cativa*), рожь (*Secale sereale*) и пшеница, — среднее. При высоком содержании солей в почве снижается продуктивность посевов. Галофиты в отличие от гликофитов способны осуществлять жизненный цикл на сильнозасоленных почвах и солончаках. К типичным галофитам относятся растения семейства маревые (*Chenopodiaceae*), такие, как солерос европейский (*Salicornia europaea*), кохия распростертая (*Kochia prostrata*), петросимония трехтычинковая (*Petrosimonia triandrd*) и др. Высокое содержание солей в почве не только не подавляет, но даже стимулирует их рост.

При повышенном содержании солей в почве у гликофитов нарушается водный и ионный гомеостаз как на клеточном уровне, так и на уровне, целого растения. В свою очередь это ведет к различным токсическим эффектам, которые выражаются в повреждениях биополимеров цитоплазмы. В целом почвенное засоление затормаживает рост и может вызвать гибель растений.

14.6. Способы поддержание оводнённости. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе.

В условиях солевого стресса токсическое действие ионов наблюдается при их накоплении в цитоплазме. У растений, различающихся по устойчивости к солям, эффективность механизмов, поддерживающих ионный гомеостаз, различна. В норме концентрации Na^+ и Cl^- в цитоплазме клеток гликофитов и галофитов поддерживаются приблизительно на одинаковом уровне. Этот уровень, как правило, не превышает нескольких ммоль/кг сырой биомассы. У галофитов способность поддерживать такие низкие концентрации Na^+ и Cl^- в цитоплазме выработалась при росте на засоленных почвах. В отличие от галофитов гликофиты не в состоянии справиться с задачей поддержания низких концентраций ионов в цитоплазме в

условиях засоления. Способность солеустойчивых растений поддерживать при засолении цитоплазматические концентрации ионов на низком уровне подтверждается, в частности, высокой чувствительностью к Na^+ и Cl^- биополимеров цитоплазмы их клеток. Показано, например, что *in vitro* гомологичные ферменты, выделенные из пресноводных и галотолерантных (солеустойчивых) водорослей, а также их органеллы проявляют практически одинаково высокую чувствительность к NaCl .

Стратегия избегания токсического действия солей, основанная на ионном гомеостатировании цитоплазмы, сформировалась на ранних этапах эволюционного развития органического мира. Из организмов, обитающих в наше время на засоленных субстратах, только у галофильных (солелюбивых) бактерий адаптация к токсическому действию солей строится не на основе регуляции цитоплазматических концентраций ионов, а на основе специфической структуры их белков, позволяющей белкам функционировать в микроокружении с высокой концентрацией Na^+ . Примером таких бактерий является *Halobacterium halobium*. Водорастворимые белки цитозоля, а также мембраносвязанные и рибосомальные белки клеток галофильных бактерий характеризуются повышенным содержанием дикарбоновых аминокислот (глутаминовой и аспарагиновой), вследствие чего изоэлектрические точки этих белков смещены в кислую область.

В нейтральной среде цитоплазмы кислые белки несут отрицательные заряды, которые должны быть нейтрализованы катионами. Наличие ионов в высоких концентрациях в цитоплазме не только допустимо, но даже необходимо для таких белков. В противном случае за счет электростатического отталкивания неизбежна денатурация. В клетках галофильных бактерий суммарная концентрация Na^+ и K^+ измеряется молями. По-видимому, столь высокие концентрации ионов в клетках галобактерий нужны также для стабилизации гидрофобных взаимодействий в белках. Клетки всех прочих современных организмов, включая остальные прокариоты, клетки животных, растений и грибов, поддерживают низкие концентрации Na^+ (и Cl^-) в цитоплазме.

Поддержание цитоплазматических концентраций того или иного иона на определенном уровне основывается на балансе входящих и выходящих потоков этого иона. В частности, цитоплазматические концентрации Na^+ определяются балансом скоростей пассивного поступления Na^+ в цитоплазму и его активного выведения (экспорта) из цитоплазмы.

Для простоты рассмотрим сначала клетку без крупной центральной вакуоли. Такое строение типично для меристематических клеток высших растений, а также для многих морских и пресноводных одноклеточных водорослей. Наличием компартмента, образованного микровакуолями, можно пренебречь, так как они занимают незначительную часть клеточного объема. Поступающие в цитоплазму такой клетки

ионы Na^+ по градиенту электрохимического потенциала $\Delta \bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ т.е. пассивно, откачиваются обратно в окружающий клетку раствор. Ионные насосы, экспортирующие Na^+ , локализованы в этом случае в ПМ.

Клетки высших растений (за исключением меристематических), многоклеточных морских водорослей (макрофитов) и некоторых одноклеточных водорослей имеют крупную центральную вакуоль. Помимо экспорта Na^+ из цитоплазмы в наружную среду они могут осуществлять активный транспорт этого иона в вакуоль, что приводит к генерации $\Delta \bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ также и на тонопласте (рис. 8.16, Б). Необходимо отметить, что

физиологическая роль Na^+ -насоса тонопласта и осуществляемого им активного переноса Na^+ в вакуоль не сводится к поддержанию низких концентраций Na^+ в цитоплазме. Натриевый насос тонопласта обеспечивает также накопление Na^+ в вакуоли, благодаря чему повышается осмотическое давление вакуолярного сока. Это в свою очередь вносит вклад в формирование градиента водного потенциала между окружающим клетку раствором и клеткой и обеспечивает таким образом ток воды, направленный внутрь клетки. Особенно ярко выражена двойная физиологическая роль активного транспорта Na^+ через тонопласт у соленакапливающих галофитов. Примерами могут служить *S. europaea*, сведа высокая (*Suaeda altissima*), *K. prostrata* и др. Этим растениям в условиях экстремально высоких концентраций Na^+ в почвенном растворе приходится не только поддерживать цитоплазматические концентрации Na^+ на нетоксическом уровне, но и решать задачу поглощения корнями воды из почвенного раствора, водный потенциал которого за счет растворенных солей может достигать -5 МПа и меньше. Эти растения для поддержания водного потенциала в клетках на более низком уровне, чем в почвенном растворе, аккумулируют Na^+ и Cl^- в вакуолях до концентраций 1,0-1,5 М.

14.7. Аноксия и гипоксия у растений.

Растения, как облигатные аэробы, используют молекулярный кислород в качестве терминального акцептора электронов в митохондриальной электрон-транспортной цепи (ЭТЦ). При нормальных аэробных условиях окисление 1 моля гексозы в реакциях лимоннокислого цикла приводит к образованию 30 — 32 молей АТФ. В отсутствие кислорода окислительный распад гексозы ограничен реакциями гликолиза, а количество образующегося при этом АТФ составляет лишь 2 моля.

Концентрация кислорода в газовой фазе хорошо дренированной пористой почвы почти равна его концентрации в атмосфере и составляет 20,6 %, что соответствует парциальному давлению кислорода 0,0206 МПа. Концентрация кислорода в почве снижается чаще всего из-за избыточного содержания в ней воды. Затопление водой существенно снижает скорость кислородного обмена

между почвой и воздухом, так как коэффициент диффузии O_2 в воде на 4 порядка ниже, чем в воздухе. Снабжение кислородом корней зависит не только от содержания в почве воды, но и от таких факторов, как пористость почвы, температура, густота корней и глубина, на которую они проникают в почву, от метаболической активности корней, а также присутствия в почве конкурирующих за кислород микроорганизмов. Дефицит кислорода испытывают также озимые культуры, которые часто оказываются под ледяной коркой. Такая ситуация возникает, когда период зимней оттепели сменяется морозами. Дефицит O_2 в среде приводит к кислородной недостаточности растений.

В зависимости от степени кислородной недостаточности различают *гипоксию* и *аноксию*. Гипоксия наблюдается при неполном удалении O_2 из среды, так что аэробное дыхание сохраняется, хотя и с пониженной скоростью. По мере снижения концентрации O_2 в почве и подавления аэробного дыхания отношение АТФ/АДФ в цитоплазме становится меньше, доля участия окислительного фосфорилирования в синтезе АТФ снижается, а доля участия в этом процессе гликолиза возрастает. При гипоксии процессы, приводящие к акклимации растений к дефициту O_2 , стимулируются. Условия аноксии создаются при практически полном отсутствии O_2 в почве. Такая ситуация возникает чаще всего при затоплении почвы и растений водой.

При аноксии АТФ синтезируется лишь гликолитическим путем, аэробное дыхание полностью выключается. Концентрация АТФ и отношение АТФ/АДФ в цитоплазме снижаются в большей степени, чем при гипоксии. Синтез белка, рост и развитие растений подавляются.

Чтобы выжить в условиях дефицита кислорода, растения должны не только поддерживать концентрацию АТФ в клетках на достаточном для жизнеобеспечения уровне, но и регенерировать НАД⁺ и НАДФ⁺, поскольку при кислородной недостаточности равновесия НАД⁺/НАДН и НАДФ⁺/НАДФН смещаются в сторону восстановленных форм. Необходимо устранять также накапливающиеся в клетках токсические соединения.

В зависимости от способности выдерживать временное затопление водой растения подразделяют на *чувствительные* и *резистентные к O₂-дефициту*. К первым относятся, в частности соя, горох и томаты (*Lycopersicon esculentum*), ко вторым — арабидопсис, овес, картофель, пшеница, кукуруза (*Zea mays*). В третью группу включают самые устойчивые к кислородному дефициту растения водных и влажных (заболоченных) мест обитания. К ним относятся, например, рис, кубышка (*Nuphar luteum*), стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) и валлиснерия (*Vallisneria spiralis*). У растений второй и третьей групп в процессе эволюции сформировались биохимические механизмы, а также разнообразные морфологические и анатомические приспособления, позволяющие противостоять дефициту кислорода в среде.

14.8. Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях. Фиторемедиация.

К тяжёлым металлам относится медь, цинк, марганец, железо, никель и другие металлы, в небольших количествах необходимые растениям. Среди тяжёлых металлов, неотносящихся к необходимым питательным элементам, наиболее распространены кадмий и свинец. Загрязнение ими среды происходит в результате:

- 1) сжигания жидкого и твёрдого топлива;
- 2) выбросов металлоплавильного производства;
- 3) сбросов сточных вод, содержащих свинец и кадмий в повышенных количествах;
- 4) внесения в почву удобрений и химикатов.

Проникая в клетки, тяжёлые металлы взаимодействуют с функциональными группами белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов. В результате возникают различные нарушения обмена веществ.

Тяжёлые металлы поступают в растения главным образом из почвы через корневую систему. Кадмий и свинец могут поступать в растения через листья, и тем интенсивнее, чем сильнее опушенность листьев. У целого ряда видов выявлена относительно высокая концентрация кадмия и свинца в клеточных стенках. Причём свинец прочнее связывается с клеточными стенками, чем кадмий, и медленнее передвигается по апопласту.

Внутри клеток большая часть кадмия и свинца находится в вакуолях. Отложение металлов в вакуолях приводит к выведению их из цитоплазмы и может рассматриваться одним из механизмов детоксикации. Однако основное количество тяжёлых металлов связывается с полигалактуроновыми кислотами и различными соединениями в вакуолях. Благодаря этому концентрация металлов в цитоплазме уменьшается во много раз. Предполагается, что устойчивость растений к тяжёлым

металлам может быть в значительной степени обусловлена именно эффективным исключением их из цитоплазмы.

Растения по способности накапливать металлы (Е.И. Кошкин, 2010)

разделены на три группы:

1) аккумуляторы, накапливающие металлы главным образом в наземной сфере при низкой и высокой концентрации их в почве;

2) индикаторы, концентрация металла в которых отражает его концентрацию в окружающей среде;

3) исключители, несмотря на высокую концентрацию металлов в окружающей среде, поддерживают низкую концентрацию их в побегах. Растения большинства видов полевых культур относятся к исключителям, накапливающим тяжёлые металлы в подземной сфере.

Токсическое действие тяжёлых металлов проявляется прежде всего в инактивации большинства ферментов. Устойчивость отдельных ферментов и активация ферментных систем, может быть одной из возможных причин нечувствительности растений к избытку тяжёлых металлов. Тяжёлые металлы существенно нарушают водный обмен растения:

1) уменьшается площадь листьев;

2) уменьшаются размеры устьичных клеток;

3) уменьшается содержание тургорогенов и пластичность клеточных стенок;

4) увеличивается содержание АБК, индуцирующая закрытия устьиц.

Под действием тяжёлых металлов изменяются структурно-функциональные параметры фотосинтеза: уменьшается содержание хлорофилла в листьях ряда зерновых культур при действии высоких концентраций свинца и кадмия. Главной причиной снижения содержания зелёных пигментов в присутствии тяжёлых металлов является подавление биосинтеза хлорофилла, связанное в первую очередь с непосредственным действием металлов на активность ферментов биосинтеза.

Тяжёлые металлы вызывают разнообразные изменения метаболизма. В ответ на поступление металлов происходит активация различных систем защиты, направленных на поддержание гомеостаза. К таким системам относятся (Е.И. Кошкин, 2010):

1) активация ферментов стресса – каталазы, пероксидазы;

2) суперпродукция осмолитов в ответ на металл – индуцированный водный стресс;

3) изменение физико-химических свойств клеточных стенок;

4) изменение гормонального баланса;

5) синтез металлсвязывающих соединений и стрессовых белков.

Все эти защитные механизмы обеспечивают выживание организма и его адаптацию в изменившихся условиях окружающей среды. Многие из этих механизмов (1 – 4) являются не специфическими и характерны для действия различных стресс-факторов.

Восстановление экосистем при помощи растений – фиторемедиация используется на практике для очистки окружающей среды от тяжёлых металлов. Считается, что очистка при помощи растений экономичнее и наносит меньше ущерб окружающей среде по сравнению с существующими физическими и химическими методами мелеорации почвы. Например, в США на практике применяется фитоэкстракция свинца, при этом стоимость очистки при помощи растений может составлять всего 5 % затрат необходимых для других способов восстановления экосистем загрязненными металлами.

Следует подчеркнуть, что в ближайшей перспективе тенденция к ухудшению состояния окружающей среды сохранится. В связи с этим нарастает необходимость совершенствования механизмов адаптации растений к этим условиям.

Вопросы для самоконтроля

1. Стресс и адаптация — общая характеристика явлений.
2. Неблагоприятные факторы биотической и абиотической природы.
3. Ответные реакции растений на действие стрессоров.
4. Специфические и неспецифические реакции.
5. Природа неспецифических реакций.
6. Стрессовые белки и их функции.
7. Водный дефицит.
8. Механизмы засухоустойчивости мезофитов.
9. Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей.
10. Способы поддержания оводнённости. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе.
11. Аноксия и гипоксия у растений.
12. Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях. Фиторемедиация.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гунькин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

Лекция 15

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ.

15.1. Обмен углеводов.

Углеводы (моносахариды) синтезируются в процессе фотосинтеза, в темновой его фазе, или иначе во вторичных реакциях. При синтезе углеводов используются продукты световой фазы, или первичных реакций, — АТФ и NADPH. Цикл реакций восстановления CO_2 до уровня углеводов, как известно, называется циклом Кальвина, или восстановительным пентозофосфатным циклом.

Цикл Кальвина возник на основе более древнего цикла реакций превращения моносахаридов — окислительного пентозофосфатного цикла (ПФЦ), который протекает в процессе дыхания. В цикле Кальвина реакции происходят в обратном направлении к реакциям ПФЦ. В нем появились две реакции, которые в других метаболических путях не встречаются, они характерны только для процесса фотосинтеза. Это реакция карбоксилирования и реакция фосфорилирования рибулозо-5-фосфата.

Ключевая реакция цикла Кальвина — карбоксилирование, в которой CO_2 реагирует с акцептором — рибулозо-1,5-бисфосфатом (РБФ).

CO_2 присоединяется к РБФ и образуется промежуточное соединение из шести углеродных атомов — сахар 2-карбокси-3-кето-рибитол-1,5-бисфосфат. Это соединение нестойкое и под действием воды распадается на две триозы — 2 молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

Эту сложную первую реакцию цикла катализирует фермент рибулозобисфосфат-карбоксилаза (РБФК). Он составляет около 50% растворимых белков листьев, и количество его в природе превышает содержание всех остальных белков-ферментов вместе взятых. Молекулярная масса РБФК 550 000. Молекула ее состоит из 16 субъединиц: 8 больших (мол. масса 51 000-58 000) и 8 малых (мол. масса 12 000-18 000). В больших субъединицах присутствует реакционный центр фермента, малые выполняют регуляторную роль.

Для протекания 1-й реакции необходимы ионы Mg^{2+} . Они активируют РБФК и стабилизируют промежуточное соединение — 2-карбокси-3-кето-рибитол-1,5-бисфосфат.

Во 2-й реакции 3-ФГК под действием фермента фосфоглицераткиназы фосфорилируется при участии АТФ с образованием 1,3-ФГК.

Далее 1,3-ФГК восстанавливается при участии NADPH до 3-фосфоглицеринового альдегида

Фосфоглицериновый альдегид изомеризуется в фосфодигидроксиацетон (ФДА). Эту реакцию катализирует фермент триозофосфатизомераза. ФГА и ФДА соединяются под действием фермента альдолазы. Он катализирует подобную реакцию в ПФЦ и обратную в гликолизе. Этот фермент широко распространен в растениях.

В результате альдолазной реакции ФГА и ФДА, соединяясь, образуют гексозу — фруктозо-1,6-бис-фосфат. Далее в 6-й реакции от фруктозо-1,6-бис-фосфата гидролитически под действием фосфата-азы отщепляется один остаток неорганического фосфата и получается фруктозо-6-фосфат. Часть молекул этого сахарофосфата выходит из цикла Кальвина в качестве его продукта, а часть остается в цикле и участвует в реакциях регенерации акцептора CO_2 — РБФ. Установлено, что на 1 молекулу

фруктозо-6-фосфата, выходящего из цикла, приходится 6 молекул, принимающих участие в регенерации акцептора CO_2 .

Далее в цикле Кальвина (7-я реакция) фруктозо-6-фосфат взаимодействует с ФГА.

Реакцию катализирует фермент транскетолаза, коферментом которого является тиаминпирофосфат (ТПФ). Транскетолаза при участии ТПФ переносит двууглеродный остаток с кетогруппой с молекулы фруктозо-6-фосфата на ФГА. В результате получаются эритрозо-4-фосфат и ксилулозо-5-фосфат. Реакция активируется ионами Mg^{2+} .

В следующей (8-й) реакции эритрозо-4-фосфат и ФДА образуют семиуглеродный сахарофосфат — седогептулозо-1,7-бисфосфат. Реакцию катализирует альдолаза.

От седогептулозо-1,7-бисфосфата под действием фосфатазы отщепляется неорганический фосфат и образуется седогептулозо-7-фосфат.

В следующей реакции (10-й) опять участвует транскетолаза, которая переносит двууглеродный остаток с молекулы седогептулозо-7-фосфата на молекулу ФГА с образованием двух пентоз — ксилулозо-5-фосфата и рибозо-5-фосфата.

В следующих двух реакциях (11-й и 12-й) происходит превращение образовавшихся в цикле пентоз в рибулозо-5-фосфат. Сначала рибозо-5-фосфат изомеризуется под действием рибулозофосфат-изомеразы в рибулозо-5-фосфат, а затем ксилулозо-5-фосфат тоже превращается в рибулозо-5-фосфат при участии фермента рибулозофосфат-эпимеразы, который меняет положение Н и ОН у третьего углеродного атома.

Замыкается цикл Кальвина реакцией фосфори-лирования рибулозо-5-фосфата в РВФ, т. е. окончательной регенерацией акцептора CO_2 . Реакцию катализирует фермент фосфорibuлокиназа при участии АТФ.

Как сказано выше, первая и последняя реакции характерны только для цикла Кальвина. Остальные же реакции встречаются и в других процессах превращения Сахаров (гликолизе, ПФЦ и т. д.).

Из фосфорных эфиров Сахаров, образующихся при фотосинтезе, получают все остальные углеводы в растениях. Из хлоропластов в цитоплазму выходят различные моносахариды, синтезирующиеся в цикле Кальвина. Однако в наибольшем количестве из хлоропластов выходит ФДА, который уже в цитоплазме изомеризуется в ФГА, а затем они соединяются под действием альдолазы, образуя фруктозо-1,6-бисфосфат. Последний, отщепляя H_3PO_4 , образует фруктозо-6-фосфа.

Изомераза превращает фруктозо-6-фосфат в глю-козо-6-фосфат, а соответствующая мутаза переносит фосфатный остаток в положение — 1, образуя глюкозо-1-фосфат. Соответствующая фосфатаза гидролитически отщепляет фосфатный остаток, в результате образуется свободный сахар.

Важную роль во взаимопревращении Сахаров и в биосинтезе полисахаридов играют нуклеозид-дифосфатмоносахариды (NDP-сахара), в которых сахар соединен гликозидной связью с концевым фосфатным остатком: уридин-, цитозин-, аденозин- или гуанозиндифосфата (UDP, CDP, ADP, GDP).

С NDP связываются различные моносахариды и их уроновые кислоты.

Фермент, катализирующий такую реакцию, обычно называют просто пирофосфорилазой. Реакция образования NDP-сахаров обратима, но в растениях она направлена, как правило, в сторону синтеза, т. к. происходит непрерывное удаление пирофосфата под действием пирофосфатазы:

Расщепляются NDP-сахара фосфоролитически на NDP и сахар-1-P NDP-сахара обладают большим запасом свободной энергии и участвуют в синтезе полисахаридов, выступая донорами гликозильных остатков.

В растениях присутствуют два фермента, катализирующие образование сахарозы: сахарозосинтаза и сахарозофосфатсинтаза. Считают, что этот фермент катализирует преимущественно распад сахарозы, а не ее синтез. Синтезируется же сахароза в основном при участии сахарозофосфат-синтазы.

При этом синтез сахарозы происходит в два этапа. Сначала из UDP-глюкозы и фруктозо-6-фосфата образуется сахарозо-6-P и освобождается UDP. Во 2-й реакции под действием фосфатазы от сахара-6-P гидролитически отщепляется H_3PO_4 и получается свободная сахароза.

Сахароза синтезируется в цитоплазме растительных клеток, образование ее в хлоропластах еще окончательно не доказано.

Подобно сахарозе образуются другие дисахариды. Например, трегалоза синтезируется под действием трегалозофосфатсинтазы. Расщепляется сахароза гидролитически с помощью сахаразы, а также при обращении реакции с участием сахарозо-синтазы.

Синтез олигосахаридов (рафинозы, стахиозы, вербаскозы) происходит в результате последовательного присоединения остатков галактозы. Донором галактозы является галактинол. Галактинол образуется из UDP-галактозы и миоинозита. Мио-инозит — это циклический шестиатомный спирт.

Далее остаток галактозы переносится от галактинола сначала на сахарозу с образованием рафинозы, затем на рафинозу с образованием стахиозы и на стахиозу с образованием вербаскозы. Во всех этих реакциях выделяется свободный мио-инозит.

Высшие полисахариды в растениях синтезируются путем реакций трансгликозилирования, т. е. переноса гликозильных остатков (остатков моносахаридов). Перенос осуществляется от многочисленных молекул-доноров к одному концу молекулы-акцептора, которую еще называют затравкой и которая при этом удлиняется.

При этом гликозильный остаток присоединяется гликозидным гидроксильным к одному из гидроксильных затравки. Многочисленные реакции переноса катализирует один фермент, определяющий идентичность гликозильных остатков и природу гликозидной связи в данном полисахариде. Донорами гликозильных остатков чаще всего выступают NDP-сахара, а акцептором — часть молекулы полисахарида, иногда очень небольшая, но имеющая связи, характерные для макромолекулы.

Крахмал, как известно, состоит из двух полисахаридов — амилозы и амилопектина. Поэтому его биосинтез происходит в два этапа. Сначала образуется цепочка амилозы, а затем часть ее образует ветвления. Иными словами, сначала синтезируются (сс1—>4)-связи, а затем — (сс1->6).

Образование амилозы катализирует фермент крахмалсинтаза, находящаяся в хлоропластах и амилопластах. Донором глюкозных остатков выступает ADP-глюкоза, а акцепторами могут быть осколки крахмальной молекулы — амилозы или амилопектина. В первом случае будет синтезироваться молекула амилозы, а во втором крахмал-синтаза участвует в образовании амилопектина, его цепей с (сс1—>4)-связями.

Амилопектин образуется при совместном действии крахмал-синтазы и 1,4-с-глюкан — ветвящего фермента. Ветвящий фермент переносит олигосахаридный фрагмент от невосстанавливающего конца цепи к шестому углеродному атому неконцевого остатка глюкозы, прикрепляя его (сс1->6)-связью.

Донором олигосахаридного фрагмента и его акцептором может быть как молекула амилозы, так и наружная цепь амилопектина.

В расщеплении крахмала принимают участие 6 ферментов: 5 гидролаз и фосфорилаза. Причем эти ферменты действуют по-разному: одни расщепляют (сс1—»4)-связи, другие — (сс1—»6)-связи, одни действуют на большие молекулы, другие — на их мелкие фрагменты.

Очень активным и широко распространенным в растениях является фермент ос-амилаза. С ее работы начинается расщепление крахмала. Только она действует на целые крахмальные зерна, расщепляя (сс1—»4)-связи. После СС-амилазы в процесс вступают другие ферменты.

Конечными продуктами расщепления крахмала являются глюкоза и глюкозо-1-Р.

15.2. Обмен липидов.

Метаболические пути, связанные с синтезом и распадом триглицеридов, у животных и растений во многом сходны, но есть и различия.

Синтез насыщенных жирных кислот с четным числом углеродных атомов происходит путем последовательного добавления двууглеродных остатков к ацильной цепи, которая берет свое начало от ацетил-СоА. Донором двууглеродных единиц является малонил-СоА.

Этот процесс катализируется многоферментным комплексом, который называют синтетазой жирных кислот. Конечным продуктом ее действия является С₁₆-пальмитиновая кислота.

В растениях имеются еще две синтетазы жирных кислот, представляющие собой сложные ферментные системы. Одна из них удлиняет углеродную цепочку кислоты от С₁₆ до С₁₈, другая — от С₁₈ до С₃₀ и более.

Комплексы синтетаз жирных кислот в растительных клетках локализованы в цитозоле, в строме хлоропластов и в сферосомах.

Превращение насыщенных жирных кислот в ненасыщенные происходит с помощью ферментной системы, которая вводит двойную связь в молекулу насыщенной кислоты независимо от длины ее углеродной цепочки. Однако чаще всего субстратом десатуразы является С₁₈-стеариновая кислота, а продуктом — олеиновая кислота. В реакции используется NADPH и O₂.

Десатуразы растений имеют ряд отличий от таких же систем животных. Так, растительные десатуразы локализованы в матриксе цитоплазмы и в сферосомах, а животные — в мембранах ЭР. Кроме того, растительные десатуразы могут принимать электроны непосредственно от фотосистемы 1 при фотосинтезе.

Дальнейшее превращение мононенасыщенных жирных кислот в ди- и триненасыщенные изучено еще недостаточно. Однако предполагают участие в этом процессе специальных десатураз. Известно также, что в этих реакциях требуются NADPH и O₂.

Существуют различия между десатуразными системами, катализирующими образование полиненасыщенных жирных кислот, у животных и растений. В животных клетках ферменты вводят двойные связи между уже имеющейся ранее двойной связью и карбоксильной группой, а в растительных — между имевшейся ранее и концевой метильной группой.

Поэтому у растений олеиновая кислота постепенно превращается в линолевую и линоленовую, а животные эти кислоты синтезировать не могут и должны получать их с пищей. Действие же десатуразы на линоленовую кислоту у животных ведет

к образованию арахидоновой кислоты, которая имеет 4 двойные связи.

Недостаточную изученность механизма десату-раций олеиновой кислоты в растениях объясняют тем, что ферменты связаны с мембранами ЭР, хлоропластов и сферосом и поэтому трудно подвергаются выделению и очистке.

Жирные кислоты, которые отщепляются при гидролизе триглицеридов под действием липазы, далее подвергаются р-окислению с образованием двууглеродных фрагментов — ацетил-СоА. Этот процесс сходен у растений и животных. Ферменты, катализирующие р-окисление жирных кислот, сосредоточены в митохондриях растений.

Образовавшийся при р-окислении ацетил-СоА может подвергаться далее различным превращениям. Основной путь его превращения — это полное окисление до CO_2 и H_2O в цикле Кребса. При этом выделяется большое количество энергии (12 молекул АТФ). Часть молекул ацетил-СоА может снова использоваться на синтез жирных кислот или на синтез других соединений — каротиноидов, стероидов, эфирных масел и смол. Кроме того, ацетил-СоА может идти на образование углеводов, включаясь в цепь реакций, называемых глиоксилатным циклом, а сам процесс превращения жиров в углеводы носит название глюконеогенез.

Как говорилось выше, большинство растений в качестве запасных веществ в семенах откладывает жиры (масла). Жиры нерастворимы в воде и не могут транспортироваться по растению, поэтому при прорастании семян масличных растений на питание проростка используются сахара, образующиеся из жиров в процессе глюконеогенеза. Это возможно только через глиоксилатный цикл, который функционирует в микротельцах — глиоксисомах. Глиоксисомы образуются и работают в семенах масличных растений при их прорастании. К концу прорастания, когда проросток зеленеет и переходит к автотрофному питанию, глиоксисомы постепенно исчезают.

В глиоксисомы поступают свободные жирные кислоты. Здесь они подвергаются р-окислению. В глиоксисомах присутствуют все ферменты, осуществляющие этот процесс. Образуется большое количество ацетил-СоА, который вступает в глиоксилатный цикл.

Глиоксилатный цикл состоит из 6 реакций. 4 из них сходны с реакциями цикла трикарбоновых кислот, а 2 реакции специфичны только для данного цикла и в других процессах обмена не. Первые три реакции глиоксилатного цикла идентичны таким же реакциям цикла кислот. Вначале ацетил-СоА конденсируется с ок-салацетатом с образованием цитрата под действием цитрат-синтазы. Цитрат затем изомеризуется в изоцитрат под влиянием аконитат-гидратазы. Промежуточным соединением в этой реакции является цис-аконитат.

Четвертая реакция характерна только для глиоксилатного цикла: под действием фермента изо-цитратлиазы молекула изоцитрата расщепляется на сукцинат и глиоксилат. Сукцинат выходит из цикла и далее превращается в углеводы, а глиоксилат вступает в следующую реакцию цикла.

Глиоксилат реагирует с еще одной молекулой ацетил-СоА с образованием малата. Малат-синтаза, катализирующая эту реакцию, так же специфична только для глиоксилатного цикла, как и изо-цитратлиаза. В последней реакции цикла малат под действием малат-дегидрогеназы и при участии NAD^+ окисляется до ЩУК. Эта реакция характерна и для последнего этапа ЦТК.

Продукт глиоксилатного цикла — сукцинат покидает глиоксисому, т. к. в ней нет ферментов для его дальнейшего превращения, и переходит в митохондрию. Здесь под

влиянием ферментов ЦТК он превращается в ЩУК. Сначала, подвергаясь действию сукцинат-дегидрогеназы, сукцинат превращается в фумарат. Последний присоединяет воду под влиянием фумарат-гидратазы, и образуется малат. Малат-дегидрогеназа окисляет малат до оксалоацетата. При декарбоксилировании последнего с участием АТФ получается ФЕП.

ФЕП входит в гликолиз и превращается в глюкозу путем его обращения.

Таков путь глюконеогенеза в растениях: от р-окисления жирных кислот, через глиоксилатный цикл, превращение сукцината и обращение гликолиза.

В то время как у животных распад насыщенных жирных кислот происходит исключительно путем р-окисления, растения имеют еще один путь расщепления жирных кислот — а-окисление. При этом происходит окисление а-углеродного атома жирной кислоты, что приводит к удалению карбоксила в виде CO_2 и образованию кислоты, углеродная цепочка которой короче исходной на один атом.

Каждый оборот сс-окисления включает две реакции. Первая реакция происходит под влиянием пероксидазы жирных кислот и при участии перекиси — H_2O_2 . Продуктами реакции является альдегид, содержащий на один углеродный атом меньше, чем кислота, углекислый газ и вода. Обычно а-окисление происходит в микротельцах — пероксисомах, где в растительной клетке образуется перекись, необходимая в этом процессе. Перекись обычно получается при окислении гликолата под действием гликолат-оксидазы.

Во второй реакции происходит окисление альдегида. Здесь действует фермент альдегид-дегидрогеназа при участии NAD^+ и воды.

Физиологическая роль а-окисления в растении еще полностью не выяснена. Предполагают, что в результате этого процесса образуются жирные кислоты с нечетным числом углеродных атомов. Кроме того, обсуждается возможность окисления таким путем редких жирных кислот, у которых у р-углеродного атома имеется какой-нибудь заместитель ($-\text{CH}_3$, $-\text{OH}$), что исключает возможность расщепления данной кислоты обычным путем р-окисления. После а-окисления углерод с заместителем перемещается в а-положение и не мешает действию ферментов р-окисления.

Энергетически а-окисление почти в 3 раза менее эффективно, чем р-окисление: в первом случае может получиться лишь 6 АТФ против 16 во втором. Хотя при а-окислении происходит меньше реакций и не требуется активация жирной кислоты с помощью CoA .

Синтез и распад гликолипидов

Донором галактозных остатков при синтезе га-лактолипидов является UDP-галактоза. Перенос остатков осуществляют специальные галактозил-трансферазы.

15.3. Биосинтез аминокислот. Синтез белка.

Трансляция осуществляется в клетках при помощи сложной белок-синтезирующей системы. Отдельные компоненты этой системы ассоциируют в единую структуру по мере ее функционирования и разобщаются по окончании синтеза. В состав белок-синтезирующей системы входят следующие структуры:

- рибосомы — нуклеопротеины, содержащие примерно 60% рибосомальной РНК и 40% различных белков;
- матричная РНК;
- транспортная РНК;

- белковые факторы и ферменты инициации, элонгации и терминации трансляции;
 - набор аминокислот;
 - набор аминоацил-тРНК-синтетаз, образующих аминоацил-тРНК;
 - макроэрго АТФ и ГТФ;
- ионы Mg^{2+} \ Ca^{2+}

Субстратами матричного синтеза белка являются аминокислоты, соединенные с тРНК, причем последние способствуют переводу информации с последовательности нуклеотидов на последовательность аминокислот. Транспортные РНК представляют собой олноцепочечные молекулы сравнительно небольшой молекулярной массы (22—26 kDa) и состоящие из 80—100 нуклеотидов. Каждой аминокислоте соответствует от одной до шести транспортных РНК, с которыми она может образовывать комплекс. Большая часть пула аминокислот в цитоплазме клеток находится не в свободном состоянии, а в виде аминоацил-тРНК. Это предохраняет аминокислоты от метаболических превращений и способствует сохранению набора аминокислот для синтеза белка. Образованию комплекса аминокислота-тРНК предшествует активация аминокислоты и нахождение соответствующей тРНК (рекогниция). Это происходит под действием фермента аминоацил-тРНК-син-тетазы, или АРС-азы. Эти ферменты имеют два активных центра, один из которых соответствует определенной тРНК, а другой строго специфичен соответствующей аминокислоте. Таким образом, в клетке должно быть не менее 20 АРС-аз, хотя фактически их несколько больше. Образование амино-ацил-тРНК происходит в два этапа, первым из которых является взаимодействие аминокислоты (Ак) с макроэргом АТФ. Аминоациладенилат (Ак~АМФ) остается в комплексе с АРС-азой до присоединения ко второму активному центру фермента тРНК. При взаимодействии комплекса (Ак-АМФ)-АРС-аза с тРНК образуется аминоацил-тРНК (Ак-тРНК); при этом выделяется свободный фермент и АМФ. Трансляция осуществляется на *рибосомах* — своеобразных молекулярных машинах, функционирующих в цитоплазме и ориентированных на биосинтез всех видов белковых макромолекул. Рибосомы удерживают в функциональном состоянии многокомпонентную блок-синтезирующую систему, а также обеспечивают точность считывания и реализации генетической информации. Они обладают каталитическими свойствами, образуя пептидную связь, а также выполняют функцию механического переноса псптидил-гРНК. Кроме основных функций — синтеза белка, — рибосомы регулируют собственный биогенез и ряд других метаболических процессов, например аминоацилирование тРНК. Рибосомы прокариот состоят из двух субчастиц, отличающихся по размеру. Малая субчастица имеет коэффициент седиментации 30S (1 молекула рРНК и 21 тип белков), а большая — 50S и состоит из двух молекул рРНК и 34 различных белков. В функциональном состоянии субчастицы ассоциируют, образуя полную 70S рибосому. У эукариот размеры частиц рибосом составляют: малая — 40S (около различных белков), большая — 60S (порядка 50 белков), а полная рибосома — 80S. Элонгация представляет собой образование и удлинение полипептидной цепи, формирующейся на рибосоме. Этот процесс проходит при участии ГТФ и трех факторов элонгации. Эти факторы у прокариот имеют обозначения: EF-T, EF-T и EF-G, или просто: Т., Т и G. Фактор элонгации Т. образует комплекс с ГТФ, который связывается со всеми аминоацил-тРНК в цитоплазме. Тройной комплекс, содержащий аминоацил-тРНК, с антикодоном, комплементарным кодону в А-центре, также (Т_и—ГТФ) перемещается в А-центр полной рибосомы, где происходит соединение кодона мРНК с антикодоном гРНК. Т обладает ГТФ-азной активностью и гидролизует ГТФ. После этого Т_и, ГДФ и Р, удаляются из рибосомы и исходный комплекс регенерирует

при помощи T_s и ГТФ. Что касается комплекса тРНК— мРНК в А-центре, то точность кодон-антикодонного взаимодействия проверяется за счет соответствия (или несоответствия) дополнительных контактов в определенных сайтах молекул тРНК и адРНК.

Таким образом, в пептидилном центре локализуется формилметионин-тРНК, а в аминокислотном — тРНК, соединенная со следующей после метионина аминокислотой. Следующим этапом элонгации является гидролиз сложноэфирной связи, перенос формилметионина из Р-центра в А-центр и образование пептидной связи. Этот процесс осуществляется при помощи фермента транспептидазы, входящей в состав 50S рибосомальной субъединицы. Таким образом, в А-центре образуется дипептид, соединенный с тРНК, а в пептидилном — свободная тРНК^{Met}. Затем рибосома перемещается на один кодон мРНК в направлении 5'-* 3', при этом комплекс тРНК-дипептид перемещается в Р-центр, а в освободившийся А-центр попадает третий кодон мРНК. Находящаяся до этого в Р-центре тРНК^{Met} отделяется от рибосомы и уходит в цитоплазму. Перемещение рибосомы по цепи мРНК происходит с помощью третьего фактора элонгации EF-G и требует затраты энергии ГТФ. Таким образом, завершается цикл элонгации, и белок-синтезирующая система готова к образованию следующей пептидной связи.

Терминация представляет собой завершение синтеза полипептидной цепи и освобождение ее от рибосомы. Сигналами, определяющими окончание синтеза, являются стоп-кодоны на цепи мРНК. Таких стоп-кодонов у прокариот три: UAA, UAG, UGA. У этих кодонов нет комплементарных антикодонов тРНК, поэтому при достижении их рибосомой синтез прекращается. В А-центр вместо aa-тРНК входят белковые факторы терминации RF, и RF, а также фактор RRF (Ribosome release factor).

Под действием релизинг-фактора, соединенного с ГТФ и пептидилтрансферазой, в Р-центре гидролизуется связь тРНК-полипептид, причем последний освобождается из рибосомы. Кроме отделения полипептидной цепи, происходит освобождение мРНК от рибосомы, которая вновь готова к трансляции.

У эукариот синтез белка протекает в основном так же, как и у прокариот, хотя и имеются некоторые различия. Например, у эукариот рибосомы имеют больший размер, у них больший ассортимент белков и белковых факторов

(около 10). Нацепи мРНК прокариот может синтезироваться несколько полипептидных цепей, тогда как у эукариот — только одна полипептидная цепь, так как транскриптон эукариот синтезирует всего одну мРНК.

Различия в механизмах трансляции в основном касаются процессов *инициации* трансляции.

Различают четыре этапа инициации.

* Диссоциация рибосомы на 40S- и 60S субъединицы. Присоединение к 40S субъединице иницирующих факторов IF-3 и IF-1 А, препятствующих реассоциации 40S- и 60S-субъединиц в полную рибосому.

* Образование тройного комплекса, состоящего из Met-тРНК, ГТФ и IF-2, Затем этот комплекс взаимодействует с 40S-субъединицей рибосомы, в результате образуется преиницирующий комплекс. Образование преминицирующего комплекса протекает в несколько стадий. Сначала происходит связывание ГТФ с IF-2. Этот двойной комплекс соединяется с Met-тРНК и с иницирующим кодоном мРНК AUG. Образованный четырехкомпонентный комплекс соединяется с 40S-субъединицей рибосомы, в результате получается 43S преиницирующий комплекс, который стабилизируется при помощи IF-3 и IF-1 А. Одной из важнейших структур, регулирующих синтез белка на

стадии инициации, является белковый фактор IF-2. Он состоит из трех субъединиц (α, β и γ), причем регуляторной является α-субъединица, которая фосфорилируется по серину 51.

* Связывание мРНК с 43S преиницирующим комплексом и образование 48S иницирующего комплекса.

Комбинирование 48S иницирующего комплекса с 60S-субъединицей рибосомы и образование 80S иницирующего комплекса. В процессе образования полной рибосомы при помощи IF-5 происходит гидролиз ГТФ, связанного с IF-2. Эта реакция освобождает все факторы инициации, связанные с 48S иницирующим комплексом, и осуществляет быструю ассоциацию 40S-и 60S-субъединиц в 80S полную рибосому с Мст-тРНК, расположенной в Р-сайте.

Синтез белка процесс, протекающий со значительной затратой энергии. Легко подсчитать число макроэргов, которые расходуются на образование одной полипептидной связи. При активации аминокислот АТФ гидролизуется до АМФ, что эквивалентно затрате двух макроэргов, а инициация трансляции требует один макроэрг ГТФ. В процессе элонгации затрачивается два макроэрга ГТФ: один на доставку' аминоксил-тРНК в А-центр рибосомы, а второй -на процесс Транслокации. И наконец, на терминиацию требуется один макро-эрг ГТФ.

Что же происходит с полипептидной цепью после освобождения ее из рибосомы? Еще на рибосоме начинается процесс частичного формирования вторичной структуры белка. После образования 25—30-членного полипептида /V-конец выходит из рибосомы и процесс скручивания белка продолжается вне ее. Это придает структуре жесткость, необходимую для пересечения мембран эндоплазматического ретикула. Процесс закручивания полипептидной цепи происходит при помощи специальных белков — шапиронов. При синтезе мембранных и секреторных белков, начиная с jV-конца полипептидной цепи, от 10 до 30 аминокислотных остатков образуются сигнальную последовательность, состоящую из гидрофобных аминокислот. В клетках существуют свободные и мембранно-связанные рибосомы, причем связывание их с мембраной ЭР определяется в основном сигнальной последовательностью растущего полипептида. В мембранах ЭР найдены два гликопротеина, получившие название *рибофорины*, которые специфически соединяются с сигнальной последовательностью полипептида. Это присоединение имеет более сложный характер. Оказалось, что в цитоплазме присутствуют специальные сигнализующие структуры (СУС), представляющие собой 11S рибонуклеопротеины. Они взаимодействуют с сигнальной последовательностью растущего полипептида, при этом элонгация временно прекращается. Синтезирующийся полипептид с СУС присоединяется к рибофоринам в мембране ЭР; при этом образуется мембранный канал, который иногда называют *трапелоконном*. Элонгация возобновляется, но теперь она сопряжена с перемещением пептида через мембрану ЭР. После завершения синтеза полипептидной цепи под действием иротеазы, которая носит название сигналаза, сигнальная последовательность отщепляется, а новосинтезированный белок подвергается пострепеляционным модификациям или процессингу. Для большинства секреторных и мембранных белков процессинг сопряжен с транспортом через определенные компартменты. Так, гликозилирование и ограниченный иротеолиз начинаются уже в ЭР и продолжаются в аппарате Гольджи. Этот компартмент состоит из 12—15 «тарелок», сложенных в стопку. Сторона, ориентированная на ЭР, называется *цис-стороной*, а в направлении цитоплазматической мембраны — *транс-стороной*. Новосинтезированные белки поступают на *цис-сторону* аппарата Гольджи и перемещаются на его транс-сторону,

пересекая все тарелки, причем по мере движения происходит их химическая модификация. Эта модификация имеет огромное значение, так как она, в частности, определяет следование новосинтезированного белка к месту функционирования. Так, фосфорилированные в определенном положении белки следуют в лизосомы, гликозилированные белки, в зависимости от сайта гликозилирования и размеров углеводной цепи, могут встраиваться в мембраны или экспортироваться в другие ткани и органы. Кроме того, химическая модификация определяет свойства зрелых белков. Аппарат Гольджи является своеобразным сортировочным депо, отделяющим нормальные белки от дефектных. Последние перемещаются в лизосомы ассоциированные с аппаратом Гольджи, где гидролизуются до аминокислот. Нормальные белки доходят до *транс-стороны* и попадают в секреторные гранулы, которые отделяются от аппарата Гольджи и диффундируют к цитоплазматической мембране. Затем методом экзоцитоза белки попадают во внеклеточное пространство.

Внутриклеточные белки синтезируются на свободных рибосомах. Они не имеют сигнальных последовательностей, однако в большинстве своем синтезируются в виде пробелков. Некоторые из них после соответствующего процессинга функционируют в цитоплазме, другие импортируют во внутриклеточные органеллы. Кроме адресной модификации, существуют многообразные химические модификации и локальный протеолиз белков, необходимые для их полноценного функционирования. Такими модификациями могут быть фосфорилирование по гидроксильным группам аминокислот, метилирование, гидроксильное присоединение карбоксильных, сульфо- и ацетильных групп и др.

После определенного времени функционирования (для разных белков оно составляет от нескольких минут до нескольких недель и даже месяцев) белки подвергаются протеолитической деградации. Механизмы деградации различны, они зависят от типа белков, их расположения в том или ином компартменте и от протеолитического потенциала клетки или ткани. Например, в клетках свободные белки деградируют в два этапа. Функционирование белков связано, как правило, с изменением их структуры и релаксацией к исходному состоянию. По мере биологического действия накапливаются некоторые изменения структуры, которые релаксируются не полностью, в результате происходит старение белков. Изменение структуры является сигналом для атаки цитоплазматических сериновых протеиназ, которые разрывают полипептидные связи или вырезают некоторые аминокислотные последовательности. Частично деградированный белок поступает в лизосомы, где происходит его полная деградация. Иногда сигналом для протеолитической атаки служит присоединение к старому белку низкомолекулярных полипептидов, например убиквитина. Синтез белка — сложный, многостадийный процесс, зависящий от функционального состояния ДНК, РНК и непосредственно белок-синтезирующей системы. Поэтому механизмы регуляции скорости образования белка реализуются как в ядре, так и в цитоплазме. Из рассмотренного понятно, что в образовании полипептидной цепи участвуют все три типа РНК. Таким образом, транскрипция является одним из факторов, определяющих скорость белкового синтеза. Экспрессия генов увеличивает скорость транскрипции, репрессия — снижает.

Регуляция синтеза белка у эукариот. Это более сложный процесс, так как транскрипция и трансляция происходят в разных компартментах и обеспечиваются большим количеством соответствующих структур.

На уровне транскрипции регуляторные механизмы у прокариот и эукариот имеют ряд общих черт. Рассмотрим некоторые отличительные особенности. Для клеток

эукариот характерна амплификация генов и их перестройка. Оба механизма обеспечивают резкое увеличение копий тех или иных белков, необходимых для реализации клеточного метаболизма.

Известно, что в клетках эукариот ДНК, соединенная с белками (гистонами), упакована в нуклеосомы. В этом состоянии транскрипция невозможна, и для экспрессии генов необходимо деблокирование транскриптона. Следовательно, образование и разрушение нуклеосом является важным фактором регуляции эукариотических генов. Каким же образом происходит деблокирование транскриптона?

Фосфорилирование гистонов. В результате действия белковых гормонов происходит опосредованное фосфорилирование ядерных белков — гистонов и разрушение нуклеосом. Матрица при этом становится доступной для основных факторов инициации транскрипции, и начинается синтез РНК. При прекращении действия гормонов нуклеосомы восстанавливаются.

Ацетилирование и деацетилирование гистонов. Это важный фактор регуляции генной активности. Оказалось, что фермент гистон-ацетил аза ассоциирована с фактором ТАФ. Ацетилирование проходит по терминальному остатку лизина в полипептидной цепи гистона. В результате ацетилирования положительный заряд белка уменьшается и сродство гистона к отрицательно заряженной ДНК снижается. Это может привести к разрушению нуклеосом и деблокированию транскриптона. Деацетилирование гистонов приводит к противоположному эффекту. Специфические ацетилаза и деацетилаза ассоциированы с белками инициации транскрипции.

Регуляторными элементами являются белки инициаторного комплекса. В дополнение можно отметить особые нуклеотидные последовательности, способствующие интенсификации транскрипции, так называемые *энхансеры*. Характерная особенность этих структур заключается в том, что

они влияют на скорость транскрипции независимо от локализации в опероне. Белки, взаимодействующие с энхансерами, называются энхансерными элементами, расположенными на расстоянии 1000—2000 пар оснований от региона промотора. Эти белковые факторы способны воздействовать на инициацию транскрипции благодаря образованию ДНК-петли, что приводит к пространственному сближению энхансерных элементов и, например, белков ТАТА.

Весьма существенным фактором регуляции транскрипции является процессинг РНК. Образование зрелых мРНК зависит от скоростей кэширования, образования поли А, а также скорости *сплайсинга*. Для мРНК определенное регуляторное значение имеет альтернативный сплайсинг.

Кроме белков инициаторного комплекса, на скорость транскрипции оказывают существенное влияние *ДНК-связывающие белки*. Из нескольких семейств наиболее известны белки типа: *цинковые пальцы*, *спираль—виток—спираль* и *гомеодоменные белки*. Специфическое связывание этих белков с ДНК происходит в результате взаимодействия боковых радикалов аминокислотных остатков белка с основаниями ДНК.

Цинковые пальцы представляют собой серию повторяющихся доменов (от двух до девяти), имеющих форму пальца. В центре координации каждого домена находится цинк. В одних случаях цинк соединен с четырьмя остатками цистеина, в других — с двумя цистеинами и двумя гистидинами.

На конечный результат — синтез белка — влияет также скорость транспорта РНК в цитоплазму. В цитоплазме мРНК, взаимодействуя с определенными белками, образует информому своеобразное депо, из которого мРНК освобождается по мере

надобности для синтеза белка. Скорость освобождения мРНК также является фактором регуляции белкового синтеза.

Скорость синтеза белка напрямую зависит от количества мРНК, которое определяется временем ее «полужизни» или *стабильностью* *in vivo*. Таким образом, факторы, влияющие на стабильность мРНК, являются регуляторами экспрессии генов и, как следствие, белкового синтеза. Одной из структур, определяющих стабильность мРНК, является полиА-последовательность на 3'ОН-конце. Лимитирующей стадией процесса *трансляции* является ее инициация. Наиболее подробно описан процесс изменения скорости инициации трансляции в результате фосфорилирования фактора инициации IF₂. Реакция катализируется ферментом 1P₂-киназой, причем присоединение фосфатной группы инактивирует фактор инициации. Этот феномен был изучен на примере синтеза гемоглобина в ретикулоцитах. Сначала было установлено, что глобин синтезируется только в присутствии гема. Затем была выстроена вся система регуляции синтеза глобина. Оказалось, что активация 1G₉-киназы происходит за счет ее фосфорилирования цАМФ-зависимой протеинкиназой. Взаимодействие этой протеинкиназы с цАМФ и ее активацию блокирует гем, выполняя тем самым негативный контроль синтеза гемоглобина.

Регуляция синтеза белка осуществляется также на стадии процессинга белка. Модификации новосинтезированных пол и пептидов осуществляются при помощи соответствующих ферментов, активность которых, в свою очередь, находится под генетическим контролем. К этим модификациям относятся метилирование, фосфорилирование, гликозилирование, а также ограниченный протсолиз.

Вопросы для самоконтроля

1. Обмен углеводов.
2. Обмен липидов.
3. Биосинтез аминокислот. Синтез белка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Ильина Н.А. Физиология и биохимия растений: Учебное пособие / Н.А. Ильина, И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Ульяновск-Саратов, 2013. - 335 с. ISBN 978-5-86045-613-6
2. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. - М.: Дрофа, 2010. - 638 с.: ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-358-07798-0
3. Сергеева, И.В. Физиология растений с основами экологии: Учебное пособие / И.В. Сергеева, А.И. Перетятко - Саратов, 2011. - 348 с. ISBN 978-5-7011-0740-1
4. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. М.: Колос, 2005. - 639 с. ISBN 5-10-002915-3

Дополнительная

1. Биохимия: учебник / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова. - 3-е изд., испр. и доп. - СПб.: ГИОРД, 2009. - 472 с.: ил. - ISBN 5-98879-008-9
2. Козьмина, Н. П. Зерноведение с основами биохимии растений: научное издание / Н. П. Козьмина, В. А. Гуныкин, Г. М. Сусянок. - М.: Колос, 2006. - 464 с.: ил. - (Теоретические основы прогрессивных технологий: биотехнология). - ISBN 5-10-0039.

СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1. Физиология растений – наука.

1.1. Физиология растений - наука об организации и координации функциональных систем зеленого растения.

1.2. Физико-химический, экологический и эволюционный аспекты физиологии растений.

1.3. Методологические основы фитофизиологии.

Сочетание различных уровней исследования (субклеточный, клеточный, организменный, биоценотический) как необходимое условие прогресса физиологии растений. Специфические методы фитофизиологии как науки.

1.4. Этапы развития физиологии растений, их связь с общим развитием биологии и с практикой. Отечественные школы физиологов растений.

1.5. Физиология растений – теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии. Физиологические основы продуктивности растений.

Главные проблемы современной фитофизиологии

Лекция 2. Особенности строения, структурная и функциональная организация растительной клетки.

2.1. Симбиогенная гипотеза возникновения растительной клетки.

2.2. Мембранные системы растительной клетки.

2.3. Цитоскелет растительной клетки.

Лекция 3. Системы регуляции и интеграции у растений.

3.1. Регуляция процессов на клеточном уровне.

3.2. Метаболитная регуляция и механизм контроля протекания процесса по принципу отрицательной (положительной) связи конечными продуктами.

3.3. Системы регуляции и их иерархия в растении.

Лекция 4. Фотосинтез.

4.1. Физико-химическая сущность процесса фотосинтеза и его значение в энергетическом и пластическом обмене растения.

4.2. Антенный комплекс, реакционный центр. Механизм преобразования электромагнитной энергии в энергию разделенных зарядов в фотохимических центрах.

Лекция 5. Фотосинтез.

5.1. Фотохимическая фаза фотосинтеза. Электрон-транспортная цепь фотосинтеза. Циклический, нециклический и псевдоциклический электронный транспорт.

5.2. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидной мембране. Фотосинтетическое фосфорилирование.

Лекция 6. Фотосинтез.

6.1. Химизм процессов ассимиляции углерода в фотосинтезе. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание.

6.2. Характеристика групп C4 растений. Фотосинтез у CAM- растений: особенности организации процесса запасания энергии и фиксации углекислоты во времени.

Лекция 7. ДЫХАНИЕ.

7.1. Общее представление о дыхании, функции.

7.2. Гликолиз.

7.3. Окислительный пентозофосфатный цикл.

7.4. Цикл трикарбоновых кислот.

7.5. Дыхательная электротранспортная цепь.

7.6. Окислительное фосфорилирование.

Лекция 8. Водообмен.

8.1. Количество потребляемой растением воды, содержание воды в клетках, тканях и органах. Составляющие водного потенциала клетки.

8.2. Аквапорины (белки водных каналов), их структура, принцип работы.

8.3. Транспорт воды по растению. Корень как основной орган поглощения воды.

8.4. Механизм радиального транспорта воды в корне.

8.5. Выделение воды растением. Гуттация, «плач» растений.

8.6. Транспирация и ее роль в жизни растений. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент.

Лекция 9. Минеральное питание растений.

9.1. Потребность растений в элементах минерального питания. Функциональная классификация элементов минерального питания.

9.2. Корень как орган поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и транспорта. Механизмы поступления ионов в СП и значение этого этапа поглощения. Модели поступления ионов в корень, транспорт минеральных веществ в ксилему. Апопластный и симпластный путь.

9.3. Взаимодействие и регуляция систем транспорта ионов из среды в корень и загрузки ксилемы. Специфика радиального транспорта минеральных элементов. Синтетическая функция корня.

Лекция 10. Рост и развитие растений

10.1. Определение понятий «рост» и «развитие» растений. Общие закономерности роста.

10.2. Показатели роста, S-образный характер кривой роста, его фазы. Типы роста у растений.

10.3. Организация меристем корня и стебля. Рост и деятельность меристем. Клеточные основы роста.

10.4. Механизмы морфогенеза растений. Полярность. Индукция генетических программ, морфогенетические градиенты и ориентация клеток в пространстве. Целостность и коррелятивное взаимодействие органов.

Лекция 11. Гормональная регуляция роста и развития растений.

11.1. Ауксины.

11.2. Цитокинины.

11.3. Гиббереллины.

11.4. Абсцизовая кислота.

11.5. Этилен.

11.6. Брассиностероиды: биосинтез, многообразие. Физиологические эффекты: растяжение клеток, роль в дифференцировке мезофилла.

11.7. Жасминовая кислота. Биосинтез и физиологические эффекты. Место жасмонатов в регуляции ответа. Сходство ответов на жасмонат и на АБК.

11.8. Салицилат и другие фенольные соединения. Возможная роль в регуляции термогенеза, ответа на вирусную инфекцию, цветении. Взаимодействие с другими гормонами.

11.9. Олигосахарины.

Лекция 12. Фоторегуляция у растений.

12.1. Основные принципы фоторецепции. Отличие фоторецепторных комплексов от энергопреобразующих.

12.2. Фитохром и криптохром.

12.3. Ответы на синий свет: разгибание апикальной петельки проростков, фототропизмы, устьичные движения.

12.4. Фотопериодизм

12.5. Гормональная теория цветения Чайлахяна

12.6. Внутренние ритмы развития растений.

Периодические явления в ритмах органогенеза и роста растений. Циркадные ритмы, механизм их образования.

12.7. Пластохрон

12.8. Корректировка внутренних ритмов развития внешними климатическими факторами: засухой, понижениями температуры

12.9. Явления стратификации и яровизации как экологическая адаптация.

Гормональная теория вернализации растений

Лекция 13. Регуляция генеративного развития растений.

13.1. Индукция и эвокация цветения.

Развитие соцветий. Раннее генеративное развитие, позднее генеративное развитие, развитие цветков. Нормальное развитие цветка.

13.2. Модель «войны позиций» (ABC). Генетические функции A, B и C. Семейства генов, содержащих MADS-домен. Проявления пола у растений. Самонесовместимость. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость. Спорофитный и гаметофитный контроль самонесовместимости. Регуляция пола.

13.3. Условия минерального питания, возраст, гормональный статус как факторы, влияющие на пол растений.

Лекция 14. Физиология устойчивости растений.

14.1. Стресс и адаптация — общая характеристика явлений. Неблагоприятные факторы биотической и абиотической природы.

14.2. Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции. Природа неспецифических реакций. Стрессовые белки и их функции.

14.3. Водный дефицит

14.4. Механизмы засухоустойчивости мезофитов.

14.5. Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей.

14.6. Способы поддержания оводнённости. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе.

14.5. Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей.

14.6. Способы поддержания оводнённости. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе.

14.7. Аноксия и гипоксия.

14.8. Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях.

Фиторемедиация.

Лекция 15. Обмен веществ.

15.1. Обмен углеводов.

15.2. Обмен липидов.

15.3. Биосинтез аминокислот. Синтез белка.