Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВПО «Красноярский государственный аграрный университет»

В.И. Полонский

Введение в физиологию растений

Издание 2-е, переработанное, дополненное

Рекомендовано Сибирским региональным учебно-методическим центром высшего профессионального образования для межвузовского использования в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавров 020400.62 «Биология», 110100.62 «Агрохимия и агропочвоведение», 110400.62 «Агрономия», 110900.62 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции»

Красноярск 2014

ББК 28.57
П 52

Рецензенты:
Гаевский Н.А., д-р биол. наук, проф. каф. водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет»
Кратасюк В.А., д-р биол. наук, проф., зав. каф.биофизики Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет»

П 52 **Полонский, В.И.**
Введение в физиологию растений: учеб. пособие / В.И. Полонский; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Изд. 2-е, перераб., доп. – Красноярск, 2014. – 342 с.

Представлены основные разделы курса физиологии растений в виде краткого конспекта лекций, словаря основных терминов и понятий, описания лабораторных работ, индивидуальных заданий для выполнения контрольных работ. Для самопроверки усвоения теоретического и практического материала приведены контрольные вопросы, кроссворды и специальные тесты. Пособие включает такие направления физиологии растений, как физиология и биохимия клетки, водный и минеральный обмены, фотосинтез, дыхание, рост, развитие и формирование урожая, приспособление и устойчивость растений к стресс-факторам.

Предназначено для самостоятельной работы студентов направлений подготовки 110400.62 «Агрономия», 110100.62 «Агрохимия и агропочвоведение», 020400.62 «Биология», 110900.62 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции» при изучении ими курсов «Физиология и биохимия растений» и «Физиология растений».

ББК 28.57

© Полонский В.И., 2014
© ФГБОУ ВПО «Красноярский государственный аграрный университет», 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие……5
Введение……9
Краткие рекомендации по изучению дисциплины ……11
Модуль 1. Структурная организация растительной клетки……21
Модульная единица 1.1. Физиология клетки……21
1.1.1. Строение и основные функции клетки……21
1.1.2. Базовые термины и понятия……25
1.1.3. Лабораторные работы……46
1.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы ……50
1.1.5. Рекомендуемая литература ……56
Модульная единица 1.2. Химический состав клетки.……57
1.2.1. Основные химические вещества клетки……57
1.2.2. Базовые термины и понятия……61
1.2.3. Лабораторные работы……77
1.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы……81
1.2.5. Рекомендуемая литература ……87
Модуль 2. Водный и минеральный обмены растений……89
Модульная единица 2.1. Водный обмен……89
2.1.1. Состояние, поглощение, транспорт и выделение воды в растениях……89
2.1.2. Базовые термины и понятия……93
2.1.3. Лабораторные работы……100
2.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы……105
2.1.5. Рекомендуемая литература ……111
Модульная единица 2.2. Минеральное питание растений……112
2.2.1. Поглощение, транспорт и ассимиляция минеральных элементов в растениях……112
2.2.2. Базовые термины и понятия……117
2.2.3. Лабораторные работы……128
2.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы……132
2.2.5. Рекомендуемая литература ……139
Модуль 3. Ассимиляция и диссимиляция у растений……141
Модульная единица 3.1. Фотосинтез……141
3.1.1. Фотосинтез: от молекулярных механизмов до урожая……141
3.1.2. Базовые термины и понятия……147
3.1.3. Лабораторные работы……159
3.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы……161
3.1.5. Рекомендуемая литература ……168
Модульная единица 3.2. Дыхание…………169
3.2.1. Физиология и биохимия процесса дыхания ……169
3.2.2. Базовые термины и понятия……174

3.2.3. Лабораторные работы…….....184
3.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы.....……188
3.2.5. Рекомендуемая литература…….....193
Модульная единица 3.3. Обмен и транспорт органических веществ.....194
3.3.1. Превращения и транспорт органических веществ в растениях.....194
3.3.2. Базовые термины и понятия…….....197
3.3.3. Лабораторные работы…….....203
3.3.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы…….....206
3.3.5. Рекомендуемая литература…….....….210
Модуль 4. Онтогенез и адаптация растений к условиям среды...211
Модульная единица 4.1. Рост и развитие растений…….....211
4.1.1. Закономерности роста, механизмы движений и регуляция развития растений…….....211
4.1.2. Базовые термины и понятия.....215
4.1.3. Лабораторные работы.....238
4.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы.....241
4.1.5. Рекомендуемая литература …….....247
Модульная единица 4.2. Формирование качества урожая сельскохозяйственных культур ….....248
4.2.1. Физиология и биохимия формирования качества урожая основных сельскохозяйственных культур…….....248
4.2.2. Базовые термины и понятия…….....256
4.2.3. Лабораторные работы…….....….264
4.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы.....268
4.2.5. Рекомендуемая литература…….....……272
Модульная единица 4.3. Приспособление растений к стрессорам.....273
4.3.1. Ответные реакции растений к действию стрессоров.....273
4.3.2. Базовые термины и понятия…….....292
4.3.3. Лабораторные работы…….....……..311
4.3.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы……...……..315
4.3.5. Рекомендуемая литература…….....322
Темы реферативных работ……323
Задания для выполнения контрольных работ…….....325
Контрольная работа № 1…….....326
Контрольная работа № 2……...……331
Ответы на вопросы тест-заданий…….....337
Ответы на вопросы кроссвордов…….....…..338
Список литературы…….....341

ПРЕДИСЛОВИЕ

Физиология растений является комплексной биологической дисциплиной, изучающей процессы жизнедеятельности растений и разрабатывающей методы управления ими. Физиология растений – это фундаментальная наука, которая объединяет в себе данные биологической химии, биофизики, молекулярной биологии, генетики, экологии растений. На базе такой комплексной интеграции создается целостная картина, иллюстрирующая физиологические функции и биохимические процессы растений, их пространственную и временную организации. Физиология растений не есть какая-то абстрактная наука, она является теоретическим фундаментом ряда дисциплин, таких как земледелие, растениеводство, агрохимия, биотехнология, хранение и переработка растительной продукции.

Целью курса физиологии растений является овладение основами знаний о сущности процессов, происходящих в растениях, и формирование современного научного мировоззрения на базе получения представлений о механизмах процессов жизнедеятельности и управления функциями на всех уровнях биологической иерархии: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и ценотическом.

Предшествующими физиологии растений дисциплинами являются ботаника, генетика, неорганическая, органическая физическая и коллоидная химия, физика. Для изучения дисциплины требуются знания цитологии, анатомии, морфологии и систематики растений, химической природы и свойств жизненно важных соединений, основ термодинамики; умение работать со световым микроскопом; владение методами количественного и качественного химического анализа, регистрации физических параметров. В течение изучения курса студенты должны получить современные представления о протекающих в растениях физиолого-биохимических процессах и механизмах их регуляции; новейшие данные об экологических проблемах жизнедеятельности растений и глобальной их роли в биосфере; полезную информацию о применении физиологии растений в решении практических задач в области земледелия, растениеводства, биотехнологии, переработки и хранения сельскохозяйственной продукции. Кроме того, студенты должны освоить некоторые классические и современные

методы физиологии растений как науки с целью их использования при выполнении экспериментальных исследований для решения фундаментальных и прикладных задач. Полученные знания и умения по физиологическим основам технологий производства и хранения продукции растениеводства, диагностике физиологического состояния растений и посевов, прогнозированию действия неблагоприятных факторов окружающей среды на урожайность сельскохозяйственных культур будут полезны в практической деятельности студентов.

В результате изучения дисциплины студент должен:

- знать: сущность процессов жизнедеятельности растения, их взаимосвязь и регуляцию в растении, зависимость от условий окружающей среды; физиологию и биохимию фотосинтетической продуктивности, формирования урожая и процессов при хранении продукции растениеводства;

- уметь: определять жизнеспособность и силу роста семян, интенсивность процессов жизнедеятельности у разных видов сельскохозяйственных растений, площадь листьев и чистую продуктивность фотосинтеза, устойчивость растений к действию неблагоприятных факторов; диагностировать недостаток или избыток элементов минерального питания по морфофизиологическим показателям, обосновывать агротехнические мероприятия и оптимизировать сроки их проведения;

- владеть: навыками обработки и анализа экспериментальных данных, систематизации результатов и разработки физиологических методов оценки состояния растений и повышения эффективности растениеводства.

Изучение курса физиологии растений при работе с данным учебным пособием выполняется на основе модульного принципа. Модуль представляет собой основанное на внутреннем единстве сочетание разделов (модульных единиц) учебного курса. Для каждого модуля в тексте приведен список основной и дополнительной литературы, в частности указаны практикумы по физиологии растений, в которых приведены подробные описания конкретных методик выполнения лабораторных работ.

В рамках каждого модуля самостоятельная работа студентов осуществляется посредством последовательного прохождения ими ряда этапов. Во-первых, необходимо предварительное общее знаком-

ство с базовыми терминами, понятиями и определениями применительно к каждому разделу какого-либо модуля по краткому конспекту лекций и словарю. Во-вторых, подготовка по базовому учебнику устных ответов на вопросы, приведенные в конце каждого модуля, и (для более углубленной самопроверки знаний) решение специальных тестов, а также кроссвордов. В-третьих, тщательная проработка по учебной литературе конкретных вопросов, необходимых для выполнения лабораторной работы.

Как видно, процесс прохождения студентами почти всех этапов подготовки предусматривает возможность той или иной формы контроля со стороны преподавателя. Модульный принцип изложения материала в пособии и наличие перечисленных выше этапов освоения дисциплины предполагают возможность применения преподавателем рейтинговой системы при оценке знаний студентов.

Настоящее учебное пособие позволит студенту самостоятельно эффективно сочетать изучение теоретической части курса физиологии и биохимии растений с лабораторными занятиями, закреплять пройденный материал в ответах на вопросы и тесты самоконтроля. Кроме того, пособие дает возможность студенту оперативно находить основной фактический материал для подготовки к выполнению лабораторных работ, к сдаче коллоквиумов и зачета, к нахождению информации для написания контрольных работ.

Данное пособие представляет собой материал, включенный в государственные программы курсов физиологии растений и физиологии и биохимии растений, читаемых для студентов аграрных вузов. Назначение его состоит, во-первых, в том, чтобы служить подспорьем в самом начале изучения студентами физиологии растений, достаточно сложной и объемной дисциплины. Во-вторых, пособие является содержательным источником современной информации, позволяющим быстро найти нужные сведения. В этом плане его назначение не ограничивается только студентами, оно будет полезно и аспирантам, и молодым ученым, и преподавателям. Материал изложен лаконично и в то же время достаточно полно в рамках государственной вузовской программы. В тексте приводятся определения и необходимые пояснения наиболее употребительных терминов и основных понятий, которые встречаются при изучении курсов физиологии растений и физиологии и биохимии растений.

Настоящая книга представляет собой второе издание учебного пособия «Введение в физиологию растений» (первое издание было опубликовано в 2007 году). Данное издание переработано и дополнено новым фактическим материалом. Так, в содержание пособия введены две новые модульные единицы «Обмен и транспорт органических веществ» и «Формирование качества урожая сельскохозяйственных культур»; в каждую модульную единицу добавлены краткий текст лекций и описание лабораторных работ. В конце пособия дополнительно введены темы рефератов и контрольных работ.

С помощью данного учебного пособия студентам будет проще ориентироваться в безбрежном терминологическом океане фундаментальных понятий и постепенно осваивать дисциплину «Физиология растений».

ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений – фундаментальная биологическая наука о функциях жизнедеятельности растительных организмов. Она изучает общие закономерности и механизмы, которые лежат в основе жизненных проявлений растений. Биохимия растений изучает химические процессы, происходящие в растениях. Эти две составляющих фундаментальной биологической дисциплины имеют дело с четырьмя типами превращений: 1) превращение веществ (синтез, распад химических соединений); 2) превращение формы (ростовые процессы); 3) превращение энергии (фотосинтез, дыхание) и 4) превращение информации (рецепция и передача сигналов, транскрипция).

Главной задачей физиологии растений является управление растительными организмами с целью повышения их продуктивности и улучшения качества урожая. Это достигается как с помощью параметрического управления жизнедеятельностью растений (применение различных удобрений и химических регуляторов роста, использование других агротехнических приемов возделывания сельскохозяйственных культур), так и путем улучшения самих растений (с помощью практической селекции и методов биотехнологии). В последние годы в связи с загрязнением окружающей среды и нарастанием тенденции к изменению климата наиболее актуальными и важными становятся экологические проблемы, в том числе вопросы повышения устойчивости растений к воздействию различных природных и искусственных стрессовых факторов.

Физиология растений как наука имеет собственный объект (растение) и предмет (функции и процессы растительного организма). Иерархия уровней биологической организации объекта исследования в этой науке включает от молекулярного до фитоценотического уровня. В физиологии растений как науке используются методы: наблюдения, экспериментальный подход, вегетационный, исторический.

Отмечая место физиологии растений среди других наук, можно назвать родственные ей дисциплины: биофизику, молекулярную биологию, ботанику, микробиологию, почвоведение, генетику, растениеводство и другие. Фундаментом физиологии и биохимии растений служат главным образом химия и физика.

Поскольку целью физиологии растений является познание жизни растения и управление основными функциями растительных организмов в плане удовлетворения потребностей человека, то эта наука

выступает фундаментальной основой ряда практических дисциплин – земледелия, растениеводства, плодоводства, овощеводства, агрохимии, кормопроизводства и других.

Основные направления современной физиологии растений: биохимическое, биофизическое, онтогенетическое, эволюционное, экологическое, синтетическое. Кроме общей физиологии растений, выделяют частную физиологию растений. Задачей последней является изучение особенностей функционирования конкретных видов и даже отдельных сортов и гибридов сельскохозяйственных культур для достижения прикладных растениеводческих целей.

КРАТКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

Модульная единица 1.1. Физиология клетки

При изучении физиологии растительной клетки следует учесть существование в ней глубокой связи между структурой и функцией, т. е. наличие четкой функциональной организации клетки. Следует обратить внимание на важнейший принцип образования компартментов. Именно наличие разделения элементарного «живого вещества» на микрозоны позволяет одновременному прохождению в клетке разнообразных, в том числе противоположно направленных биохимических реакций.

Для лучшего усвоения материала о свойствах биологических мембран целесообразно проанализировать существующие отличия между плазмалеммой и клеточной стенкой (химический состав, пространственное строение, основные функции, изменение физико-химических свойств в онтогенезе клетки). Следует уяснить, каким образом происходит транспорт веществ через мембраны (диффузионные процессы, ионные насосы, селективные каналы, ионофоры, протонная помпа).

Одной из важнейших функций живой клетки является ее способность реагировать на различные виды раздражений. В этом плане необходимо изучить функционирование мембранных рецепторов, механизмы передачи раздражения (внутриклеточного и между клетками), а также основные законы раздражения.

Главной трудностью в разделе, посвященном физиологии растительной клетки, по праву является тема о механизмах передачи наследственной информации в поколениях, а также реализации генетической программы клеткой. Эта тема изобилует специфическими терминами из области молекулярной биологии, поэтому необходимо вспомнить пройденный материал из курса генетики.

Модульная единица 1.2. Химический состав клетки

Для того чтобы процесс понимания и усвоения материала этого раздела проходил эффективно, целесообразно вспомнить некоторые темы из пройденного курса химии (строение и химические свойства основных органических соединений). При изучении химического со-

става растительной клетки следует обратить внимание на четыре важнейших класса органических веществ: белки, нуклеиновые кислоты, углеводы и липиды. Основой компонентов двойного слоя биологических мембран являются фосфолипиды. Эти амфипатические соединения в водных растворах могут самопроизвольно организовываться в правильные структуры – мембраны. Липиды выступают не только важными структурными, но и главными энергетическими запасными веществами клетки.

То же самое относится и к химическим соединениям, принадлежащим к классу углеводов. Природные макромолекулы целлюлозы участвуют в построении жесткого и прочного каркаса клеточной стенки, а полимер крахмал является запасным веществом клетки. Следует обратить внимание на то, что эти два совершенно разных по своим свойствам химических соединения построены из одних и тех же остатков глюкозы, которые входят в состав мономера целлобиозы и мономера мальтозы соответственно. Дисахарид сахароза обеспечивает как транспорт ассимилятов в растениях, так и долговременный энергетический запас клетки.

Изучая биохимию клетки, чрезвычайно важно рассмотреть структуру и физико-химические свойства главных биополимеров – пептидов, сложных белков, нуклеиновых кислот. Одной из основных функций белка является каталитическая. Поэтому необходимо подробно изучить ферменты: химическое строение, механизмы каталитической активности, регуляцию активности, классификацию. Важнейшим свойством белка является его высокая лабильность, способность отвечать, реагировать на изменение окружающей молекулы среды. В связи с этим следует остановиться на рассмотрении явления денатурации.

Нуклеиновые кислоты, так же как и белок, являются главными биополимерами клетки. Необходимо подробно разобраться в их химическом строении, механизме образования трехмерной структуры с помощью слабых химических связей. При этом следует обратить особое внимание на принцип комплементарности.

Модульная единица 2.1. Водный обмен растений

Абсолютное большинство жизненных процессов в растениях совершается в воде, точнее в водных растворах. Содержимое клетки, межклеточное пространство, любая растительная ткань немыслимы

без включенной в них воды. Поэтому необходимо иметь представление о состоянии воды в клетке. Изучение термодинамических показателей состояния воды, в частности водного потенциала как меры активности воды и его составляющих величин (осмотический потенциал, матричный потенциал, потенциал давления и гравитационный потенциал), как правило, встречает некоторые трудности. Для того чтобы усвоение материала проходило эффективнее, целесообразно вспомнить соответствующие темы из пройденного курса химии, физики и ботаники.

Поглощение воды клетками, обычно происходящее в природе пассивно, как и любой самопроизвольный, протекающий без затрат метаболической энергии процесс, идет по градиенту потенциала. Если это клетки корней, то градиент обусловлен осмотической составляющей водного потенциала, если это набухающие семена – то матричной компонентой. В том и другом случае поглощение воды клеткой лимитировано тургорным давлением. Если вектор градиента водного потенциала направлен из клетки (такое можно сделать в эксперименте, поместив растительную ткань в гипертонический раствор), то вода выходит через полупроницаемую мембрану из клетки наружу, обусловливая в результате обособление протопласта. Это явление получило название плазмолиза.

Водный обмен происходит не только между клеткой и окружающей ее средой, он идет внутри растения, между растением и внешней средой, т. е. осуществляются процессы поглощения воды корнями, транспорта воды по стеблю, распределения ее по органам и выделения в атмосферу в виде пара (транспирация) или в виде капель (гуттация). Необходимо выяснить, что представляет собой нижний концевой двигатель водного тока, какова природа корневого давления, его зависимость от внутренних и внешних факторов. Рассматривая корневую систему как орган поглощения воды, нужно обратить внимание на состояние воды в почве, на уровень влажности корнеобитаемой зоны.

Изучая водный обмен, следует особенно сосредоточиться на процессе транспирации. В этом плане требуется знать о понятии верхнего концевого двигателя водного тока, зависимости транспирации от внешних и внутренних факторов, механизмах регуляции этого физиологического процесса.

Для агронома чрезвычайно важно иметь представление о показателях транспирации, связанных с ее интенсивностью и продуктивно-

стью. Это необходимо для расчета водного баланса, водопотребления, норм, способов и сроков полива. В практической деятельности имеет особое значение оптимизация водного режима растений. Для этого следует знать оперативные методы диагностики водообеспеченности сельскохозяйственных культур и агротехнические приемы, улучшающие их водный баланс.

Модульная единица 2.2. Минеральное питание растений

Одним из главных практических рычагов управления продуктивностью растений, находящихся в руках агронома, является регуляция минерального питания путем внесения соответствующих удобрений. Поэтому изучению физиологии корневого питания следует обратить особое внимание. Для лучшего усвоения материала необходимо повторить соответствующие темы из пройденных курсов химии (основные свойства химических элементов) и ботаники (строение корневой системы).

Рассмотрение физиологической роли каждого макро- и микроэлемента наиболее целесообразно выполнять по следующему общему плану: 1) находящиеся в почве, доступные и поглощаемые корнями формы химического элемента, степень его окисления; 2) пути ассимиляции элемента в органические или неорганические химические соединения; 3) основные формы нахождения элемента в клетке, важнейшая физиологическая роль элемента в жизни растений; 4) органы, в которых происходит накопление элемента, способность элемента к реутилизации; 5) главные физиологические и морфологические признаки дефицита, а также избытка элемента в растениях (визуальная диагностика); 6) влияние недостатка или избытка элемента на величину урожая и качество сельскохозяйственной продукции.

При изучении поглощения минеральных элементов обратите внимание на различия в механизмах их транспорта через клеточные мембраны (облегченная диффузия, ионные насосы, селективные каналы, ионофоры). Рассмотрите влияние основных внутренних (фотосинтез, обеспеченность корней ассимилятами, интенсивность дыхания, гормональная регуляция) и внешних (температура, водообеспеченность, аэрация, pH почвенного раствора, содержание доступных форм элементов, наличие микоризы и ризосферы) факторов на интенсивность процессов минерального питания растений. Особо рассмот-

рите азотное питание растений: процессы восстановления нитратов, ассимиляции аммиака, фиксации молекулярного азота.

Влияние того или иного минерального элемента на жизнедеятельность растений целесообразно исследовать в контролируемых условиях корнеобитаемой среды (вегетационный метод, песчаные, гравийные и водные культуры). Важно знать принципы составления питательных смесей (присутствие необходимых макро- и микроэлементов, уравновешенность раствора, постоянство величины pH, оптимум концентрации и осмотического потенциала) и правила исключения из них элементов (расчеты производимой замены). Требуется знать современные технологии культивирования растений в контролируемых условиях среды – гидропонику, аэропонику.

Корень является не только органом, при помощи которого происходит поглощение воды и минеральных элементов, но и местом образования ряда органических соединений. Рассмотрите вопросы биосинтеза аминокислот, фитогормонов, алкалоидов, полисахаридов и влияния на эти процессы внутренних и внешних факторов, а также возраста.

Совокупность всех сведений, полученных при изучении этого раздела, необходима для понимания физиологических основ применения удобрений. Следует хорошо представлять особенности минерального питания сельскохозяйственных культур, нормы, сроки и способы внесения удобрений, названия и состав основных органических и минеральных удобрений.

Модульная единица 3.1. Фотосинтез

Самый важный процесс, который идет на планете и без которого немыслимо существование биосферы, называется фотосинтезом. Он относится к одному из сложнейших разделов физиологии растений. Для того чтобы процесс понимания и усвоения материала проходил эффективно, целесообразно вспомнить некоторые темы из пройденных курсов физики (оптические свойства веществ, квантовую и волновую природу излучения, строение атома, молекулярную физику), химии (строение и основные химические свойства пигментов, углеводов, органических кислот) и ботаники (строение хлоропласта, листа, проводящих тканей).

При изучении этого раздела необходимо уяснить физико-химическую суть процесса усвоения лучистой энергии зеленым лис-

том и образования восстановленных и высокоэнергетических продуктов фотосинтеза. Обратите внимание на процессы, происходящие в гранальных мембранах хлоропластов в световой фазе фотосинтеза: поглощение и миграцию лучистой энергии, фотовозбуждение молекул хлорофилла, фотолиз воды, транспорт электронов по цепи специфических переносчиков, сопряженное с этим процессом образование молекул АТФ, образование восстановителей и молекулярного кислорода.

Процессы восстановления углекислого газа в хлоропластах относят к темновой, т.е. не зависящей непосредственно от света, фазе фотосинтеза. Следует запомнить биохимические тонкости существующих путей ассимиляции углекислоты: C_3-путь, C_4-путь фотосинтеза и путь усвоения CO_2 у растений семейства толстянковых (*CAM*).

Обратите внимание на существование зависимости интенсивности фотосинтеза от внутренних факторов (активность ключевых ферментов, скорость оттока ассимилятов из хлоропластов, состояние устьичного аппарата, возраст листа) и внешних условий (уровень облученности, концентрация углекислого газа в воздухе, окружающая температура, влажность почвы, обеспеченность минеральным питанием). При этом важно представлять регуляцию фотосинтеза на различных уровнях биологической организации – хлоропласта, листа, растения, фитоценоза.

С ценотическим уровнем иерархии связана теория фотосинтетической продуктивности посевов. У последних, как целостных фотосинтезирующих систем, возможно регулирование продуктивности за счет густоты стояния растений, формирования оптимального индекса листовой поверхности, поддержания длительной работы фотосинтетического аппарата.

Потенциальные возможности фитоценозов, в частности продуктивность и КПД фотосинтеза, в принципе могут реализоваться в контролируемых условиях выращивания растений – светокультуре в сочетании с гидропоникой. Поэтому необходимо изучить зависимость величины урожая и его качества от различных сочетаний основных внешних параметров.

Модульная единица 3.2. Дыхание

Все живое нуждается в постоянном притоке свободной энергии. Вспомните, на какие важнейшие процессы использует растительная

клетка энергию. Универсальным процессом выработки энергии для абсолютного большинства живых организмов является дыхание. Изучение этого раздела представляет определенные трудности, поэтому для лучшего усвоения материала необходимо повторить соответствующие темы из пройденного курса химии, касающиеся строения и основных химических свойств органических соединений. Необходимо уяснить, что этот процесс представляет собой биологическое (ферментативное) окисление сложных органических веществ, идущее при участии кислорода с образованием предельно окисленных соединений и запасанием энергии в виде макроэргических связей.

Дыхание происходит в митохондриях. Обратите внимание, что этот биохимический процесс состоит из гликолиза, окисления пирувата, окончательного распада ацетильного остатка в цикле Кребса, синтеза макроэргических соединений АТФ (субстратное фосфорилирование), образования восстановленных соединений, которые участвуют в переносе электронов на молекулярный кислород и образования АТФ (окислительное фосфорилирование). При этом важно знать основные ферменты, участвующие в дыхательном окислении веществ, механизмы регулирования этого процесса и энергетическую эффективность анаэробной и аэробной фаз дыхания.

Следует выявить зависимость дыхания от внутренних факторов (обеспеченность ассимилятами; природа дыхательного субстрата; активность ферментов; возраст и функциональная активность клеток, тканей, органов) и от внешних условий (температура, водообеспеченность, содержание кислорода, уровень минерального питания).

Модульная единица 3.3. Обмен и транспорт органических веществ

Обратите особое внимание на то, что в растении одновременно идут два, по сути противоположных, процесса: катаболизм и анаболизм. Первый связан с распадом и окислением сложных органических веществ, он обеспечивает необходимыми метаболитами и энергией процессы биосинтеза различных соединений. При изучении этого раздела рассмотрите, как происходит обмен основных органических веществ: углеводов, липидов, белков и других веществ. При этом целесообразно использовать единую схему: 1) последовательность химических реакций и названия всех участвующих в них веществ – метаболитов и ферментов; 2) влияние на обменные процессы

внутренних факторов – дефицита или избытка субстратов и продуктов реакций, активности ферментов, наличия кофакторов и фитогормонов; 3) транспортные, конституционные и запасные формы соединений; 4) зависимость обмена от онтогенетических изменений; 5) зависимость обмена от условий выращивания растений; 6) зависимость обмена от условий хранения сельскохозяйственной продукции.

Анаболизм – это процессы синтеза сложных органических веществ, как правило, требующие затрат энергии. Энергия может храниться в организме от нескольких секунд (в форме макроэнергетических связей АТФ), часов, суток (глюкоза) до нескольких месяцев (в форме запасных веществ – сахарозы, крахмала, жира). Условно энергетические ресурсы организма можно сравнить с финансовыми ресурсами. С помощью универсального аккумулятора энергии АТФ клетка может мгновенно расплатиться за любую услугу (аналогично – наличные деньги). Использование следующего уровня хранения энергии (глюкоза) для оплаты энергозатратных услуг требует прохождения ряда химических превращений для образования АТФ (аналогично – банковская карта, которая может быть применена для оплаты лишь после прохождения ряда операций в банкомате). И наконец, для использования источника длительного хранения энергии (запасные химические вещества) для оплаты жизненных услуг необходимо достаточное время (аналогично – банковский депозит).

Образованные органические вещества не всегда накапливаются в местах их синтеза, они оттекают в другие ткани и органы (из корней в листья и, наоборот, из листьев в плоды и семена). Обратите внимание на транспортные формы различных веществ, идущих по флоэме.

Модульная единица 4.1. Рост и развитие растений

Рост и развитие растений являются процессами, которые непосредственно формируют количественную и качественную стороны урожая. Изучение данного раздела физиологии растений чрезвычайно важно для практического растениеводства, поскольку эти знания, вооружая агрономов, дают им рычаги управления продуктивностью и качеством урожая. Фактически любой агроприем воздействует на ростовые процессы растений. Для лучшего усвоения материала целесообразно вспомнить соответствующие темы из пройденных курсов химии (строение и основные химические свойства органических со-

единений) и ботаники (строение вегетативных и генеративных органов цветковых растений).

Рост растительных организмов реализуется через рост отдельных клеток. Поэтому следует рассмотреть основные закономерности клеточного роста. Необходимо иметь в виду, что ростовые процессы изменяются в онтогенезе: скорость роста каждой клетки, каждого органа и целого организма не является постоянной. Она, во-первых, определяется законом большого периода роста, во-вторых, зависит от конкретного сочетания внешних факторов и, в-третьих, обладает ритмичностью, меняясь в течение суток и от сезона к сезону в течение года. С этой периодичностью роста связаны покой растений и их движение. Обратите внимание на эти две четкие приспособительные реакции организмов к условиям окружающей среды.

Регуляция процессов роста и развития в растениях осуществляется с помощью физиологически активных веществ, фитогормонов. Поэтому сегодня синтезировано много разнообразных искусственных регуляторов роста, аналогов фитогормонов, для управления продукционной деятельностью культурных растений (например, ретарданты) и сорняков (гербициды).

Модульная единица 4.2. Формирование качества урожая сельскохозяйственных культур

Изучая данный раздел, необходимо выяснить, каким образом происходит взаимодействие вегетативных органов и органов, в которых формируется конечный урожай (репродуктивные или запасающие органы). В этом плане важно рассмотреть физиолого-биохимические особенности формирования качества урожая сельскохозяйственных культур: 1) зерна злаковых культур; 2) семян масличных культур; 3) клубней картофеля, корнеплодов овощных и кормовых культур; 4) плодов овощных культур. Необходимо четко представлять, какие ценные вещества могут накапливаться в тех или иных видах растений, какие из них используются человеком в пищу, на корм животным, применяются для лекарственных и технических целей. Кроме того, следует обратить внимание на зависимость качества урожая от почвенно-климатических условий, в которых происходит выращивание растений, и от технологии их возделывания.

Модульная единица 4.3. Приспособление растений к стрессорам

В этом разделе необходимо рассмотреть ответные реакции растений на воздействие неблагоприятных условий среды, среди них следует выделить неспецифические (общие, однотипные при действии разных стрессоров) и специфические. Обратите внимание на механизмы адаптации, защиты и репарации, повышающие уровень устойчивости организма, а также биологические основы устойчивости растений к различным стресс-факторам. При пассивной адаптации происходит избежание негативного влияния стрессора, «уход» от его повреждающего воздействия. Это, например, переход растений в состояние покоя или ускорение темпов роста корневой системы, или изоляция токсичных соединений в стареющих органах. При активной (физиологической) адаптации идет процесс приспособления растений к действию стресс-факторов за счет формирования в онтогенезе разнообразных защитных физиолого-биохимических механизмов.

Следует усвоить, что к общим системам устойчивости относятся три типа универсальных механизмов: 1) индуцируемая стрессорами активация разных групп генов и синтез кодируемых ими специфических белков с защитными свойствами; 2) понижение внутриклеточного водного потенциала за счет синтеза совместимых осмолитов с протекторными свойствами; 3) работа антиоксидантных систем, снижающих уровень агрессивных радикалов и гасящих активные формы кислорода.

Сегодня продуктивность сельскохозяйственных культур в основном лимитирует не максимальная способность формировать урожай (потенциальная продуктивность), а уровень адаптивности (устойчивости) растений к конкретному, как правило, отличающемуся от благоприятного, сочетанию экологических факторов. Поэтому изучение механизмов приспособления растений к ведущим стресс-факторам очень важно.

Необходимо изучить конкретные виды устойчивости, важнейшими из которых являются: засухоустойчивость, жароустойчивость, солеустойчивость, морозоустойчивость, зимостойкость, устойчивость к гипоксии, устойчивость к ионам тяжелых металлов, газоустойчивость.

В конце этого раздела целесообразно рассмотреть способы предупреждения гибели сельскохозяйственных культур и профилактические меры, обеспечивающие повышение их устойчивости к действию разнообразных неблагоприятных биотических и абиотических факторов.

Модуль 1. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Модульная единица 1.1. Физиология клетки

1.1.1. Строение и основные функции клетки

Общее строение клетки

Клетка – структурная единица растительного организма. Она представляет собой сложный комплекс органелл, расположенных в определенном порядке, взаимно связанных друг с другом и выполняющих жизненно важные функции в течение онтогенеза клетки согласно заданной наследственной программе.

Снаружи клетки имеется клеточная стенка – особое образование, сформированное на поверхности протопласта. Клеточная стенка состоит из рыхлого однородного матрикса и жесткого скелета. В составе матрикса находятся пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Арматура, прочный каркас стенки, представлена микрофибриллами целлюлозы. Вторичная клеточная стенка, в отличие от первичной, пропитана лигнином и суберином. Клеточная стенка характеризуется рядом важных функций: опорной, защитной, транспортной, буферной (по отношению к воде).

Содержимое соседних клеток соединяется с помощью плазмодесм – цитоплазматических образований, представляющих собой миниатюрные каналы. По плазмодесмам осуществляется межклеточный транспорт разнообразных химических веществ, а также происходит передача электрических сигналов. Совокупность клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами, представляет единую систему растительного организма, которая носит название симпласта. По симпласту происходит транспорт химических веществ, передача сигналов между тканями, органами по растению.

В центре растительной клетки имеется вакуоль – крупное образование, окруженное мембраной тонопластом. Вакуоль является осмотическим резервуаром клетки, содержащим различные вещества (неорганические ионы, низкомолекулярные белки, пигменты и др.). В вакуоли накапливаются продукты обмена веществ, от которых освобождается цитоплазма. Кроме этого, вакуоль служит депо, резервуа-

ром, в котором хранится запас ценных питательных веществ, например, это может быть сахароза, белки. Высокая концентрация клеточного сока создает необходимый градиент водного потенциала для поступления воды в клетку.

Снаружи протопласт ограничен мембраной – плазмалеммой. Внутри клетки находится мембранная сеть – эндоплазматический ретикулум, представляющий собой сложную систему каналов и их расширений – цистерн. Каналы эндоплазматического ретикулюма включены в состав плазмодесм и участвуют в соединении клеток друг с другом.

Главная органелла, являющаяся центром управления всеми функциональными процессами клетки, называется клеточным ядром. Оно включает хроматин, ядрышки и ядерный сок. Ядро регулирует всю жизнедеятельность клетки путем последовательной избирательной активации или инактивации огромного числа взаимосвязанных генов. Это определяет реализацию программы онтогенетического развития растения и его индивидуальные реакции в ответ на воздействие раздражителей. Материальным носителем наследственности является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).

Для растительных клеток характерно наличие органелл пластид. В зависимости от способности накапливать те или иные пигменты и функциональных особенностей пластиды делятся на лейкопласты, хромопласты и хлоропласты. Все они имеют общее происхождение из пропластид. Наиболее важное значение для жизни автотрофной клетки имеют хлоропласты, в которых происходит превращение лучистой энергии в энергию химических связей, так называемый процесс фотосинтеза. Хлоропласты окружены двойной мембраной и содержат собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы).

К особым «силовым станциям» клетки относятся митохондрии. В этих органеллах происходят большая часть химических реакций дыхания, процессы, связанные с запасанием энергии в образующихся молекулах АТФ. Митохондрии также окружены двойной мембраной и включают собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы).

«Выделительными» структурами клетки, участвующими в ее секреторной деятельности, являются комплекс (аппарат) Гольджи и лизосомы. Комплекс Гольджи накапливает в себе ядовитые вещества и различные отходы жизнедеятельности клетки, подлежащие удале-

нию из нее. Функции лизосом состоят в «переваривании» с помощью гидролитических ферментов выполнивших свою роль компонентов клетки или запасных питательных веществ.

Физиология клетки

Клетка – это не только структурная, но и функциональная единица организма. Она представляет собой целостную открытую систему, обладающую всеми свойствами живой материи: обменом веществ, движением, ростом, размножением, раздражимостью, способностью приспосабливаться к изменениям окружающей ее среды.

Главнейшей тонкой структурой клетки является мембрана, которая представляет собой надмолекулярную биологическую пограничную структуру, построенную из фосфолипидов и белков в виде тонкой пленки. Основой клеточной мембраны выступает двойной слой молекул фосфолипидов, гидрофобные группы («хвосты» жирных кислот) которых направлены внутрь, друг к другу, а гидрофильные (полярные «головки») обращены наружу. Белковые глобулы расположены либо полностью на поверхности бислоя, либо частично погружены в него. С помощью мембран клетка разделена на отдельные пространственные отсеки или микрозоны, так называемые компартменты. Они играют свою собственную роль в жизни клетки («живут автономной жизнью») и одновременно взаимодействуют друг с другом, образуя единую целостную систему.

Главное свойство биологических мембран заключается в их избирательной проницаемости для различных химических веществ. Иначе говоря, клетка в основном поглощает то, что ей необходимо. Благодаря этому свойству в клетках сохраняется и поддерживается постоянство значений параметров внутренней среды, так называемый гомеостаз**.** Это фундаментальное свойство характерно для любых живых систем – органелл, клеток, растительных организмов.

Процесс транспорта растворенных химических веществ через биологическую мембрану может происходить пассивно, без затраты метаболической энергии, т. е. по градиенту электрохимического потенциала. При так называемой облегченной диффузии трансмембранный перенос веществ по градиенту электрохимического потенциала происходит с участием молекулы белка-переносчика**,** имеюще-

го специальные участки для связывания переносимого через мембрану химического вещества.

Для транспорта веществ через мембрану используются, кроме того, ионные каналы – молекулы специфических интегральных белков, которые погружены в липидный бислой мембран и образуют гидрофильные поры. Процесс транспорта через такие каналы является пассивным, движение ионов происходит в один ряд по так называемому эстафетному механизму. Ионные каналы могут открываться и закрываться. Избирательность ионного канала обеспечивается диаметром его просвета и распределением заряженных групп на белковой молекуле. Процесс трансмембранного передвижения воды осуществляется в клетках с помощью специальных встроенных в мембраны молекул белков, которые образуют в липидном бислое селективные для воды каналы. Такие белки называются аквапоринами.

Транспорт химических веществ через биологическую мембрану против концентрационного градиента, происходящий с затратой метаболической энергии, называется активным. При одновременном переносе через мембрану двух химических веществ имеет место котранспорт. Процесс одновременного перемещения через мембрану двух веществ в одном направлении называется симпортом. Если одновременный перенос двух веществ через мембрану происходит в разных (противоположных) направлениях, то такой процесс транспорта носит название антипорта.

Механизм транспорта растворенных веществ через мембрану против градиента электрохимического потенциала связан с работой молекул специфических белков, так называемых ионных насосов. Этот процесс переноса веществ происходит за счет затраты энергии, поставляемой при гидролизе АТФ. Молекулярный механизм, который обеспечивает перенос через мембраны протонов (с использованием метаболической энергии), называется протонным насосом или помпой.

За счет активного транспорта ионов через клеточные мембраны поддерживается разность электрических потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны – мембранный потенциал. Он используется клеткой для выполнения различной работы: транспорта веществ, синтеза макроэргических соединений, передачи электрических сигналов.

Иногда происходит потеря клеточной мембраной электрического заряда или изменение его знака на противоположный – процесс депо-

ляризации мембраны. Этот процесс является обычной реакцией мембраны на воздействие любого раздражителя – какого-либо внешнего фактора, действующего на клетку. По своей природе раздражители делятся на следующие типы: физические, физико-химические, химические и биологические.

Принципиальная возможность клетки отреагировать на воздействие определенного раздражителя путем изменения своего метаболизма есть компетентность клетки. Это свойство клетки обусловлено присутствием в ней в данный момент воспринимающего действующий фактор среды конкретного рецептора. Рецепторы представляют собой специфические молекулы или клеточные структуры, селективно воспринимающие внешний или внутренний сигнал и изменяющие под его воздействием свою структуру. Рецепторы трансформируют полученные сигналы в химические реакции или физические процессы. В качестве рецепторов могут выступать молекулы белков, гликолипидов, пигментов. В клетках найдены фото-, хемо-, механорецепторы и др. Клеточные рецепторы локализованы в плазмалемме, мембранах митохондрий, пластид, ядра либо находятся в цитоплазме.

При восприятии сигнала клеткой происходит определенная цепочка событий – последовательность физических и биохимических процессов, во время которых рецептор, расположенный на плазматической мембране, принимает сигнал, трансформирует его и передает через систему вторичных посредников в геном.

При действии сильного раздражителя отмечается денатурация белка или нуклеиновой кислоты, т. е. изменение или потеря нативной, природной конформации (пространственной структуры, формы) макромолекулы под влиянием физических либо химических агентов. Этот процесс сопровождается разрывом слабых связей и, как правило, потерей функциональной активности макромолекул. Денатурацию разделяют на обратимую или необратимую. Первая соответственно наблюдается при временной потере нативной конформации, а вторая при окончательной. Необратимая денатурация белка может сопровождаться его коагуляцией – слипанием молекул, потерявших гидратные оболочки.

1.1.2. Базовые термины и понятия

Аквапорины – специальные встроенные в мембраны белки, образующие в липидном бислое селективные для воды каналы, которые

облегчают процесс трансмембранного передвижения воды в клетках. Транспортная активность аквапоринов регулируется посредством их фосфорилирования. Эти мембранные белки подразделяются на аквапорины плазмалеммы и аквапорины тонопласта.

Активный транспорт – процесс переноса химических веществ через биологическую мембрану против концентрационного градиента, происходящий с затратой метаболической энергии. Примером активного транспорта веществ является поглощение корневыми волосками из почвенного раствора основных элементов минерального питания растений.

Антигены – чужеродные для данного растения белковые молекулы, в том числе белки микроорганизмов. Антигены при попадании в живой организм вызывают образование специфических защитных химических веществ, так называемых антител.

Антитела – соединения белковой природы, которые вырабатываются организмом в ответ на введение в него антигенов. Антитела способствуют выработке в организме иммунитета – состояния устойчивости организма к вирусам, токсинам и другим генетически чужеродным соединениям.

Антикодон – триплет нуклеотидов, находящийся на одном из концевых участков молекулы транспортной РНК, узнающий комплементарный ему участок, состоящий из трех нуклеотидов (кодон) в матричной РНК. Последовательность оснований в антикодоне тРНК соответствует приносимой ею аминокислоте. К примеру, если в соответствии с имеющимся кодоном в мРНК аденин-урацил-гуанин в цепочку строящейся молекулы белка нужно поставить метионин, то несущая эту аминокислоту тРНК имеет анитикодон урацил-аденин-цитозин, которым она присоединяется к кодону аденин-урацил-гуанин мРНК.

Антипорт – процесс одновременного транспорта через биологическую мембрану двух химических веществ в противоположных направлениях.

Аппозиция – процесс роста клеточной стенки в толщину за счет последовательного наложения ее новых слоев с внутренней стороны клетки.

Белки-переносчики – транспортные мембранные белки, имеющие специальные участки для связывания переносимого через мембрану химического вещества. Соединение белка-переносчика с транспортируемой молекулой или ионом осуществляется по принци-

пу комплементарности, аналогично тому, как фермент связывается с субстратом в процессе химической реакции. Белки-переносчики обратимо изменяют свою пространственную структуру и открывают участки для связывания переносимой молекулы или иона то с одной стороны мембраны, то с другой. На осуществление указанного процесса изменения конформации белка-переносчика в большинстве случаев затрачивается метаболическая энергия.

Биосинтез белка – процесс, состоящий из активации аминокислоты за счет энергии АТФ, взаимодействия ее с конкретной транспортной РНК, перемещения в рибосому образовавшегося комплекса тРНК-аминокислота, последующей трансляции и процессинга полипептидной цепи. В растениях существует дополнительный путь образования разнообразных белков, который выполняется с помощью транспептидаз. Эти ферменты переносят пептиды от одной белковой молекулы к другой. При этом синтезируются новые белки, но последовательность аминокислот у них сохраняется от молекул-доноров, которые синтезировались ранее на рибосомах. В итоге образуются новые белки без значительных затрат метаболической энергии и материала – сложных химических структур (полисом, молекул РНК). При помощи транспептидаз в растениях образуются некоторые запасные белки.

Биотехнология – использование биологических процессов в промышленности и сельском хозяйстве. В области физиологии растений и селекции под биотехнологией понимается применение методик культуры клеток и тканей, микроклонального размножения, методов генной инженерии.

Биоэлектрический потенциал – электрический заряд клетки, поддерживаемый активным транспортом ионов через биологические мембраны. Разность потенциалов (электрические поля) между отдельными клетками, тканями, органами растения создается различной величиной электрического заряда соответствующих клеток (органов). Разность электрических потенциалов между протопластом растительной клетки и внешней средой может колебаться от 50 до 200 мВ. Обычно по отношению к наружной поверхности клетки протопласт заряжен отрицательно.

Бислой мембран – упорядоченный двойной слой молекул фосфолипидов, гидрофобные группы которых направлены друг к другу, т. е. внутрь бислоя, а полярные (гидрофильные) – обращены наружу, в водный раствор. Бимолекулярные слои липидов составляют основу

всех клеточных мембран. Главное свойство липидного бислоя заключается в его текучести. Липиды способны находиться в жидкокристаллическом состоянии или состоянии геля. В последнем случае могут затормозиться или даже вовсе остановиться процессы трансмембранного переноса веществ, а также снизиться активность ферментов, структурно связанных с мембраной. Способность липидного слоя сохранять текучесть при действии стрессоров зависит от его химического состава.

Броуновское движение – беспорядочное перемещение мельчайших дисперсных частиц, взвешенных в жидкости или газе. Этот вид движения происходит под влиянием тепловых ударов окружающих частицы молекул.

Вакуоль – органелла, крупное образование в центре клетки, окруженное специфической мембраной тонопластом. У взрослой клетки вакуоль может занимать до 90 % ее объема. Эта органелла является осмотическим резервуаром, содержащим различные водорастворимые химические вещества (неорганические ионы, низкомолекулярные белки, сахара, кислоты, пигменты и др.). В ней накапливаются продукты обмена веществ, от которых освобождается цитоплазма (при старении клетки или при действии стрессора). Кроме этого, вакуоль служит огромным депо, в котором хранится резерв, запас ценных питательных веществ, например сахарозы, белков. Высокая концентрация клеточного сока создает необходимый градиент водного потенциала для осуществления процесса поступления воды в клетку. По мере роста клетки вакуоль постепенно возникает из цистерн эндоплазматического ретикулюма.

Водные каналы – *см. Аквапорины.*

Восприятие сигнала клеткой – слаженный многоступенчатый процесс, определенная последовательность физических и биохимических процессов, во время которых рецептор (белковая молекула), расположенный на плазматической мембране, принимает сигнал, трансформирует его и передает через систему вторичных посредников в геном. В конечном итоге происходит активация того или иного гена и запуск синтеза определенных молекул белка.

Гаплоид – клетка или особь, обладающая только половиной набора соматических хромосом.

Ген – основная материальная единица наследственности, отдельный участок молекулы ДНК, содержащий определенную нуклеотидную последовательность и кодирующий синтез одной или не-

скольких полипептидных цепей. Каждые три нуклеотида (триплет) в этой последовательности определяют одну аминокислоту в строящейся молекуле белка. Ген контролирует определенную ступень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на проявление одного или нескольких признаков. Гены входят в состав хромосом, каждая клетка содержит многие тысячи генов. Гены, кодирующие белки или полипептидные цепи, называются структурными.

Ген-оператор – участок молекулы ДНК, который выполняет функции включения и выключения структурных генов, входящих в определенный оперон. Ген-оператор локализуется в начале оперона и находится во включенном состоянии (в это время работают структурные гены оперона), пока к нему не присоединится молекула репрессора.

Ген-регулятор – участок молекулы ДНК, управляющий процессом синтеза молекул репрессора. Последние, соединяясь с геном-оператором, выключают его, при этом прекращается работа структурных генов. Деятельность гена-регулятора определяется концентрацией соответствующих метаболитов в клетке и условиями окружающей среды.

Генетический код – связь между расположением нуклеотидов в молекуле ДНК и аминокислотных остатков в полипептидной цепи. Каждая аминокислота кодируется группой из трех соседних нуклеотидов (триплетом) ДНК. Генетический код является универсальным, т. е. он одинаков у всех организмов. Он не перекрывается, т. е. соседние триплеты не имеют общих оснований. Код является вырожденным, т. е. многие аминокислоты кодируются несколькими триплетами нуклеотидов. Считывание генетического кода происходит линейно в одном направлении, начиная с определенного, строго фиксированного нуклеотида (стартовая точка) в цепи ДНК. Выпадение или вставка отдельного нуклеотида, тем более целого триплета, в молекуле ДНК нарушает генетический код. Это ведет к образованию бессмысленных кодонов и, следовательно, к изменению типа синтезируемого белка. Замена даже одной из всех имеющихся в белке аминокислот на другую влечет за собой изменение его пространственной структуры и свойств.

Генная инженерия – отрасль биотехнологии, которая занимается созданием новых генотипов путем включения в состав молекул ДНК генов, обеспечивающих те или иные полезные свойства и при-

знаки растений (например, повышенную устойчивость к действию неблагоприятных биотических и абиотических факторов).

Геном – сумма всех генов, содержащихся в молекулах ДНК клетки. Различают ядерный, хлоропластный и митохондриальный геном. Ядерный геном – совокупность генов, содержащихся в ДНК хромосом одного гаплоидного набора; хлоропластный геном – имеющийся набор генов, входящих в состав одной двуспиральной кольцевой молекулы ДНК хлоропласта; митохондриальный геном – совокупность генов, содержащихся в одной кольцевой двуспиральной ДНК митохондрий. Геном является характеристикой конкретного биологического вида. Например, геном растения арабидопсиса содержит 150 миллионов пар нуклеотидов, размер генома риса – в пять раз больше.

Генотип – совокупность наследственных свойств и признаков организма, включающая ядерные и цитоплазматические гены. Генотип определяет норму реакции организма в изменяющихся условиях окружающей среды. На основе взаимодействия генотипа с внешними факторами формируется конкретный фенотип той или иной особи.

Гидрофильные соединения – вещества, имеющие высокое сродство к воде, определяемое их полярностью и количеством электрических зарядов. Эти химические соединения активно присоединяют воду за счет водородных связей и способствуют поддержанию определенного уровня оводненности растительной клетки.

Гидрофобность – свойство вещества, основанное на низком его сродстве с водой. Гидрофобность (плохая растворимость в воде) присуща неполярным незаряженным химическим соединениям. К таким веществам относятся, например, липиды.

Гистоны – небольшие ядерные белки, обладающие основными свойствами. Положительный электрический заряд этих белковых молекул позволяет им связываться с ДНК. Главная масса гистонов содержится в нуклеосомах – особых ядерных образованиях растительной клетки, являющихся основными структурными элементами хроматина.

Гольджи комплекс (аппарат) – органелла, участвующая в секреторной деятельности клетки. Комплекс Гольджи накапливает в себе ядовитые вещества и различные отходы жизнедеятельности клетки, подлежащие удалению из нее. Он состоит из 5–10 диктиосом (цистерн) и везикул (пузырьков). Комплекс Гольджи принимает активное

участие в организации мембран эндоплазматического ретикулюма, плазмалеммы, образовании и росте клеточной стенки. Эта органелла не возникает в клетках заново, а строится из материала материнской клетки, равномерно распределенного в виде отдельных частиц – диктиосом при митотическом образовании дочерних клеток. Комплекс Гольджи имеет два полюса: на одном образуются новые диктиосомы, на другом – везикулы. В одной растительной клетке может находиться до 30 аппаратов Гольджи.

Гомеостаз – фундаментальное свойство любых живых систем – органеллы, клетки, организма – сохранять и поддерживать постоянство значений химических и физических параметров своей внутренней среды. К примеру, внутренней средой растительной клетки является цитозоль, а внешней – свободное пространство клеточной стенки.

Денатурация – изменение или потеря нативной, природной конформации (пространственной структуры, формы) молекулы биополимера – белка или нуклеиновой кислоты под действием физических либо химических агентов. Этот процесс сопровождается разрывом слабых связей и, как правило, потерей функциональной активности макромолекул. В зависимости от степени жесткости действующего на клетку стресс-фактора денатурацию разделяют на обратимую и необратимую. Первая соответственно наблюдается при временной потере нативной конформации биомолекулы, а вторая – при окончательной ее утрате.

Деполяризация мембраны – явление потери клеточной мембраной электрического заряда или изменения его знака на противоположный. Деполяризация мембраны, как правило, обусловлена выходом ионов хлора из клетки и является обычной ответной реакцией мембраны на воздействие любого раздражителя. Она вызывает медленный выход ионов калия из клетки, в результате чего величина мембранного потенциала восстанавливается, при этом наступает так называемая реполяризация биологической мембраны.

Диплоид – клетка или особь, обладающая полным (двойным) набором гомологичных пар хромосом.

Дифференциальное центрифугирование – метод ступенчатого последовательного выделения органелл, различающихся по своему размеру и массе, с помощью центрифугирования гомогената клеточного содержимого при различных скоростях. По мере увеличения скорости вращения в осадок выделяются все менее тяжелые органел-

лы: ядра, хлоропласты, митохондрии, микросомы и другие клеточные частицы.

Диффузия – процесс пассивного транспорта растворенных веществ через биологическую мембрану по градиенту электрохимического потенциала, осуществляемый без затраты метаболической энергии. При так называемой облегченной диффузии трансмембранный перенос веществ по градиенту электрохимического потенциала происходит с участием молекулы белка-переносчика.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – материальный носитель генетической информации, высокомолекулярное химическое соединение, состоящее из мономеров – нуклеотидов. Последние включают в качестве азотистых оснований аденин, гуанин, цитозин или тимин, а сахар представлен дезоксирибозой. Структурно ДНК образует двойную спираль, поддерживаемую в пространстве водородными связями между парами оснований аденин–тимин, гуанин–цитозин. Глубокие конформационные изменения молекулы ДНК (денатурация) приводят к разрушению водородных связей и переходу от спиралевидной структуры к структуре хаотичного клубка. Главные функции ДНК заключаются: 1) в хранении; 2) передаче; 3) реализации наследственной информации. Последняя закодирована в линейной последовательности нуклеотидов в цепочках ДНК, которая обусловливает определенный порядок расположения аминокислот в синтезируемой в клетке молекуле белка.

ДНК спейсерная – фрагменты молекулы ДНК, не кодирующие синтез полипептидной цепи.

Инициация трансляции – первый этап трансляции, в результате которого матричная РНК оказывается помещенной между двумя субъединицами рибосомы, что обусловливает начало процесса считывания наследственной информации. Инициация трансляции требует затрат метаболической энергии.

Информационная РНК – см. *Матричная РНК*.

Ионофоры – небольшие молекулы гидрофобных веществ, способные растворяться в липидных бислоях клеточных мембран. Ионофоры повышают проницаемость мембран для большинства ионов и осуществляют их трансмембранный перенос. Ионофоры разделяются на подвижные и каналообразующие. Примером первых может выступать антибиотик валиномицин, который переносит ионы калия. К каналообразующему типу ионофоров относится антибиотик грамици-

дин А, который обеспечивает клеточный транспорт ионов натрия, калия и водорода по их электрохимическому градиенту.

Каналы ионные – молекулы специфических интегральных белков, которые встроены в мембрану и проходят через липидный бислой, образуя гидрофильные поры. Через такие каналы осуществляется транспорт растворенных химических веществ через биологические мембраны. Изнутри ионные каналы являются гидрофильными. Снаружи их поверхность обладает гидрофобными свойствами, она контактирует с липидным бислоем мембраны. В клетке наиболее широко представлены каналы, проницаемые для ионов калия и кальция. Процесс транспорта через такие каналы является пассивным, движение ионов происходит в один ряд по так называемому эстафетному механизму. Ионные каналы могут открываться и закрываться. Открывание и закрывание каналов осуществляется с помощью воротного механизма и является результатом конформационных изменений молекул белков. Селективность ионного канала обеспечивается диаметром просвета канала и распределением электрически заряженных групп на белковой молекуле. Темп переноса ионов через такой канал в сотни раз быстрее, чем скорость их транспорта с помощью ионных насосов и белков-переносчиков.

Клетка – структурная и функциональная единица организма, своего рода «квант» жизни. Она представляет собой сложный комплекс органелл, расположенных в определенном порядке, связанных друг с другом и выполняющих жизненно важные функции согласно заданной наследственной программе. Клетка – это целостная открытая система, которая обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией. Она обладает всеми свойствами живой материи: обменом веществ, движением, ростом, размножением, раздражимостью, способностью приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Растительная клетка, в отличие от животной, имеет клеточную стенку, большую центральную вакуоль, пластиды и плазмодесмы.

Клеточная стенка – особое образование, сформированное на поверхности протопласта и являющееся продуктом его деятельности. Клеточная стенка состоит из рыхлого однородного матрикса и жесткого скелета. В составе матрикса находятся пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Арматура, прочный каркас стенки, представлена микрофибриллами целлюлозы. Вторичная клеточная стенка, в отличие от первичной, пропитана лигнином и суберином. Клеточная стен-

ка характеризуется рядом важных функций. Таковыми являются: опорная, защитная, транспортная, буферная функция по отношению к воде.

Кодон – триплет нуклеотидов в молекуле ДНК или информационной РНК, который кодирует отдельные аминокислоты либо конец считывания. Например, кодон урацил-урацил-урацил кодирует аминокислоту фенилаланин; гуанин-урацил-цитозин – аминокислоту валин. Поскольку существует всего четыре типа нуклеотидов ДНК, то теоретически возможны $4^3 = 64$ различных кодона.

Кодон бессмысленный – кодон, который, во-первых, не кодирует никаких аминокислот, например урацил-аденин-гуанин, урацил-аденин-аденин; во-вторых, такой кодон не может быть прочитан при синтезе белка в клетке данного организма. Последнее происходит потому, что в ней отсутствует транспортная РНК, специфичная к данному кодону из группы триплетов, кодирующих определенную аминокислоту.

Компетентность клетки – принципиальная возможность клетки отреагировать на воздействие определенного раздражителя путем изменения своего метаболизма. Эта способность клетки обусловлена присутствием в ней в данный момент конкретного рецептора, воспринимающего действующий фактор среды. Компетентность клетки может изменяться с ее возрастом и физиологическим состоянием.

Комплементарность – полное соответствие формы (пространственной структуры, поверхности) взаимодействующих молекул или их частей, делающее возможным дополнение их одна другой в пространстве и, как результат, соединение по принципу «ключ-замок». При этом, как правило, между такими биомолекулами образуются слабые связи – водородные, ван-дер-ваальсовы и другие. Примером комплементарности является принцип трехмерной структурной организации нуклеиновых кислот (НК), состоящий в том, что при образовании двойной спирали НК азотистые основания нуклеотидов взаимодействуют друг с другом посредством образования водородных связей строго попарно. Аденин одной полинуклеотидной цепи молекулы НК всегда связан с тимином в ДНК или с урацилом в РНК, а гуанин с цитозином. Таким образом, аденин комплементарен тимину (урацилу), а гуанин – цитозину.

Конкурентное ингибирование – тип регуляции ферментативной деятельности, состоящий в том, что к одному и тому же активному центру фермента способна присоединяться не только молекула

субстрата химической реакции, но и структурно подобная ему молекула ингибитора. В качестве конкурентного ингибитора может выступать и сам продукт реакции. В этом случае «перепроизводство» химического вещества прекращает его образование.

Конформация – лабильная пространственная структура, форма сложной биологической молекулы, например белка. При воздействии стрессовых факторов на клетку нативная (прижизненная, активная) конформация может изменяться или даже теряться. Конформационные изменения, т. е. перестройки формы макромолекул (например, третичной структуры белков) без изменения их химического состава, приводят к инактивации ферментов, нарушению избирательной проницаемости клеточных мембран и др.

Котранспорт – одновременный перенос через мембрану двух химических веществ. Процесс одновременного транспорта двух веществ в одном направлении называется симпортом. Если одновременный перенос двух веществ через мембрану происходит в разных (противоположных) направлениях, то такой процесс носит название антипорта.

Лейкопласты – бесцветные пластиды со слаборазвитыми внутренними мембранами. В строме этих клеточных органелл находятся молекулы ДНК, рибосомы. Лейкопласты выполняют функцию синтеза и накопления в клетке запасных веществ, главным образом крахмала. В зависимости от химического состава этих соединений лейкопласты разделяют: 1) на амилопласты, которые накапливают крахмал; 2) олеопласты, аккумулирующие масла; 3) протеинопласты, накапливающие белки.

Лизосомы – клеточные органеллы, представляющие собой маленькие пузырьки диаметром около одного микрона, окруженные мембраной. Внутри лизосом находится энхилема, в которой содержатся гидролитические ферменты. Функции этих органелл состоят в лизисе, «переваривании» выполнивших свою роль компонентов клетки или запасных питательных веществ.

Локус – положение гена в хромосоме.

Матричная РНК – высокомолекулярное химическое соединение, построенное из нуклеотидов и являющееся переносчиком генетической информации от молекулы ДНК к рибосоме – месту синтеза белка в клетке. Матричная РНК состоит из кодонов – триплетов нуклеотидов, комплементарных таковым ДНК. Каждый кодон шифрует определенную аминокислоту в будущей молекуле белка. Матричная

РНК окружается белками, выходит из клеточного ядра и достигает рибосомы, где заключенная в этой молекуле информация реализуется в синтезе определенного белка.

Медиатор – вещество, являющееся передатчиком сигнала от молекулы рецептора на метаболизм клетки. Например, система кальций – белок кальмодулин.

Мембрана – надмолекулярная биологическая пограничная структура, построенная из белков и липидов в виде тонкой пленки. Она является основой организации любой клетки, ее универсальной структурной единицей. Фундамент клеточной мембраны – это двойной слой молекул липидов, гидрофобные группы («хвосты» жирных кислот) которых направлены внутрь, друг к другу, а гидрофильные (полярные «головки») обращены наружу. На поверхности бислоя расположены белковые глобулы, которые либо полностью, либо частично погружены в него. С помощью мембран клетка делится на пространственные микрозоны, так называемые компартменты, которые играют свою собственную роль в жизни клетки и одновременно взаимодействуют друг с другом. Мембранами окружено большинство органелл и протопласт. Главное свойство мембран любых растительных клеток заключается в их избирательной проницаемости для различных химических веществ.

Мембранный потенциал – разность электрических потенциалов между наружной и внутренней стороной биологической мембраны. Он обусловлен неравномерным распределением ионов, неодинаковой их концентрацией с разных сторон мембраны. Последнее происходит вследствие избирательной проницаемости мембраны, из-за работы с разной скоростью ионных насосов, а также существования электрического заряда аминокислотных радикалов мембранных белков. Мембранный потенциал используется клеткой для выполнения различной работы – транспорта химических веществ, синтеза макроэргических соединений, передачи электрических сигналов. Мембранный потенциал (потенциал покоя) постоянен, пока на клетку не действует раздражитель. В среднем его величина составляет от 50 до 200 мВ.

Микротом – прибор, служащий для получения тонких срезов растительных тканей. Изготовление последних необходимо для изучения клеток и их структуры под микроскопом.

Микротрубочки – образования, составляющие внутренний скелет клетки. Микротрубочка представляет собой полый цилиндр диаметром около 20 нм. Ее стенки состоят из глобулярного белка тубу-

лина, молекулы которого собраны в цепочки и свернуты в спираль. Микротрубочки принимают участие в образовании митотического веретена во время деления клетки, срединной пластинки и клеточной стенки.

Микрофиламенты – длинные тонкие нити, находящиеся в цитозоле и состоящие из молекул сократительных белков актина и миозина. Микрофиламенты определяют свойства вязкости цитоплазмы.

Митоз – непрямое деление клетки, в результате которого происходит сначала удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала между двумя вновь возникающими (дочерними) клетками. Деление клеток включает три основных временных периода: 1) реорганизацию (профазу), в которой из синтезированного в интерфазе материала строятся структурные элементы хромосом, митотический аппарат и происходит распад клеточных структур, характерных для покоящейся клетки; 2) деление и движение (метафазу и анафазу); 3) реконструкцию (телофазу), в которой восстанавливается типичная организация клетки и происходит деление цитоплазмы.

Митохондрии – органеллы, которые являются «силовыми станциями» клетки. В них происходит большая часть химических реакций дыхания, процессы, связанные с запасанием энергии в образующихся молекулах АТФ. Эти органеллы окружены двойной мембраной. Внутренняя мембрана формирует выросты – кристы, в которых расположены молекулы-переносчики цепи транспорта электронов и молекулы АТФ-азы. Внутреннее пространство этих органелл заполнено раствором – матриксом, в котором находятся дыхательные ферменты. Митохондрии содержат собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы). Эти органеллы образуются из инициальных частиц, они могут размножаться делением с помощью перетяжки или почкованием. В клетке может находиться от 500 до 1000 митохондрий. Их длина составляет от 4 до 7 мкм, диаметр – от 0,5 до 2 мкм.

Мультиферментные комплексы – ансамбль ферментов, участвующих в последовательно протекающих химических реакциях, объединенных вместе не только функционально, но и структурно за счет близкого пространственного расположения друг к другу. Большую роль в организации мультиферментных комплексов играют биологические мембраны, способствующие упорядочению структуры ферментных белков. Примерами таких комплексов являются дыхательная цепь переносчиков электронов, фотосистемы I и II.

Мутанты – новые наследственно измененные организмы, внезапно возникающие в результате мутирования отдельного гена или перестройки хромосомы под воздействием естественных (спонтанных) или искусственных мутагенных факторов. К последним относятся, например, жесткое излучение (рентгеновские лучи, радиоактивное излучение), некоторые химические вещества, радикалы.

Мутации – наследуемые изменения в генетическом материале, результатом которых является возникновение новой нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК.

Насосы ионные (биологические) – молекулы специфических белков, осуществляющие транспорт растворенных веществ (главным образом минеральных солей) через мембрану против градиента электрохимического потенциала. Этот процесс переноса веществ происходит за счет затраты энергии, поставляемой, например, при гидролизе АТФ. Одного моля АТФ достаточно для транспорта 6 молей солей.

Нуклеиновые кислоты – полимерные молекулы, состоящие из мономеров – нуклеотидов. В состав нуклеотида входят азотистое основание, связанный с ним пятиуглеродный моносахарид рибоза или дезоксирибоза и остаток ортофосфорной кислоты (Ф). К таким азотистым основаниям относятся: аденин, гуанин, цитозин, урацил, тимин. Каждый нуклеотид получает название по входящему в него азотистому основанию, например аденозинмонофосфат (АМФ): аденин-рибоза-Ф. При образовании нуклеиновых кислот нуклеотиды соединяются друг с другом при помощи фосфорно-эфирной связи, возникающей между остатком фосфорной кислоты у пятого атома углерода сахара одного нуклеотида и гидроксилом третьего атома углерода сахара следующего нуклеотида. Нуклеиновые кислоты имеют сложную пространственную структуру, в основе которой может лежать принцип комплементарности.

Нуклеоплазма – матрикс клеточного ядра, его внутренняя среда. В нуклеоплазме находятся участки плотного ядерного вещества – хроматина.

Нуклеопротеиды – сложные белки, в состав которых в качестве простетической группы входят нуклеиновые кислоты. Белковым компонентом таких химических соединений, как правило, являются гистоны, содержащие значительную долю основных аминокислот (аргинин, лизин, гистидин). Известно два типа нуклеопротеидов: де-

зоксирибонуклеопротеиды (ДНП) и рибонуклеопротеиды (РНП) – соответственно включающие ДНК и РНК.

Нуклеосома – структурная единица ядерного вещества хроматина. Она состоит из белковой глобулы, образованной восемью молекулами гистонов, на которую навит участок двуспиральной ДНК. Тяж нуклеосом образует «соленоид» – цилиндр, стенки которого состоят из спирально скрученных «бус» нуклеосом. Соленоид, в свою очередь, скручивается в петли, образуя более высокие уровни нативной упаковки хроматина в клеточном ядре.

Оператор – участок молекулы ДНК, реагирующий с репрессорным белком и регулирующий матричную активность прилегающего оперона.

Оперон – единица транскрипции, включающая в себя несколько генов, находящихся под совместным контролем оператора и репрессора.

Органелла – обособленное структурное субклеточное образование, выполняющее определенную функцию клетки и имеющее особое строение и химический состав.

Пассивный транспорт – процесс диффузионного переноса химических веществ через биологическую мембрану по градиенту концентрационного потенциала. Пассивный транспорт веществ в клетке осуществляется самопроизвольно, без затрат на этот процесс метаболической энергии.

Пероксисомы – небольшие клеточные органеллы размером около одного микрометра, которые образуют комплексы с хлоропластами и митохондриями. В пероксисомах содержится ряд окислительных ферментов, в частности каталаза, глиоксилатоксидаза. Основная функция пероксисом состоит в участии в процессе фотодыхания.

Плазмалемма – наружная клеточная мембрана, покрывающая протопласт в целом, ограничивающая от клеточной стенки живое содержимое. Основа этой важнейшей биологической мембраны представляет собой фосфолипидный бислой с включенными в него структурными молекулами белка.

Плазмодесмы – характерные только для растительных клеток цитоплазматические образования, представляющие собой тяжи внутри каналов, которые соединяют содержимое соседних клеток. Снаружи плазмодесма покрыта плазмалеммой, а в центре ее находится канал, связанный с ближайшей цистерной эндоплазматической сети. Остальная часть плазмодесмы заполнена цитозолем. По плазмодес-

мам осуществляется межклеточный транспорт разнообразных химических веществ и происходит передача электрических сигналов.

Пластиды – характерные лишь для растительных клеток органеллы, окруженные двойной мембраной. В зависимости от способности накапливать те или иные пигменты и функциональных особенностей пластиды делятся: 1) на лейкопласты; 2) хромопласты и 3) хлоропласты. Все они имеют общее происхождение из пропластид. Наиболее важное значение для автотрофной растительной клетки имеют хлоропласты, в которых происходит превращение лучистой энергии в энергию химических связей – процесс фотосинтеза.

Потенциал действия – быстрое колебание амплитуды мембранного потенциала, происходящее при воздействии на клетку раздражителя. Раздражение при этом должно быть обязательно выше порогового значения, т. е. выше минимального, который может «заметить» клетка, и достаточно продолжительное. Потенциал действия возникает в результате резкого увеличения степени проницаемости плазмалеммы для ионов хлора в ответ на воздействие раздражителя.

Промотор – участок молекулы ДНК, с которого фермент РНК-полимераза начинает синтез молекулы РНК.

Протонный насос (помпа) – молекулярный механизм, обеспечивающий перенос протонов через биологические мембраны с использованием метаболической энергии АТФ или НАД(Ф)Н.

Протопласт – внутреннее содержимое клетки, состоящее из цитоплазмы и ядра; растительная клетка без клеточной стенки.

Процессинг матричной РНК – дозревание мРНК, в ходе которого происходит удаление (сплайсинг) участков, не содержащих информацию (интронов), с последующим сшиванием полинуклеотидной цепочки молекулы.

Процессинг полипептидной цепи – удаление у вновь синтезированной белковой молекулы инициирующих аминокислот, отщепление ненужных аминокислотных остатков, модификация аминокислотных остатков в полипептидной цепи.

Раздражения законы – объективно регистрируемая ответная реакция клетки на внешнее воздействие. Эта реакция пропорциональна: 1) силе раздражения и 2) продолжительности раздражения. Произведение силы раздражителя на продолжительность раздражения есть величина постоянная. Чем выше скорость изменения силы раздражителя, тем сильнее ответная реакция клетки. Ответная реакция клетки

зависит от ее физиологического состояния и возможности отреагировать на раздражитель так называемой компетентности клетки.

Раздражимость – способность клетки воспринимать происходящие изменения в окружающей ее среде и отвечать на них.

Раздражитель – любой изменяющийся внешний фактор, действующий на клетку. По своей природе раздражители делятся на следующие типы: 1) физические; 2) физико-химические; 3) химические и 4) биологические.

Рекомбинация – образование новых сочетаний генов, взаимодействие и обмен участками двух различных молекул ДНК, приводящих к образованию молекулы, отличающейся от исходных. При рекомбинации происходит разрыв цепей ДНК с последующим их сшиванием.

Репарация ДНК – процесс замены поврежденных участков молекулы ДНК на нормальные. Процесс репарации поддерживает неизменность генетической информации ДНК.

Репликация – способность молекулы ДНК к синтезу собственных копий с идентичной последовательностью нуклеотидов, которая реализуется в процессе удвоения молекулы ДНК. Последний состоит в раскручивании спирали ДНК и построении на каждой из нитей молекулы второй, комплементарной ей нити. В результате репликации вместо одной молекулы ДНК в клетке образуются две идентичные двойные спирали ДНК. Процесс репликации обеспечивает надежную передачу генетической информации от материнской клетки к дочерней, от поколения к поколению.

Репрессированные гены – молчащие, временно неработающие гены.

Репрессорный белок – продукт регуляторного гена, присоединение которого к оператору приводит к ингибированию транскрипции РНК с регулируемого данным оператором гена или генов.

Рецептор гормона – молекулярная структура, имеющая высокоспецифический участок связывания гормона. В результате присоединения гормона образуется гормон-рецепторный комплекс, который инициирует биохимические изменения в клетке, необходимые для осуществления конечного эффекта гормона. Рецептор переводит гормональный сигнал на язык метаболизма клетки. В клетке роль рецептора гормона, как правило, выполняют молекулы белка.

Рецепторы – приемники, специфические молекулы или клеточные структуры, селективно воспринимающие внешний или внутрен-

ний сигнал и изменяющие под его воздействием свою конформацию (структуру). Они трансформируют полученные клеткой сигналы в химические реакции или физические процессы. Рецепторами могут выступать молекулы белков, гликолипидов, пигментов, которые находятся в мембранах или цитоплазме. В клетках найдены фото-, хемо-, механорецепторы и др. Они локализованы в плазмалемме, мембранах митохондрий, пластид, ядра либо имеются в цитоплазме. К примеру, при взаимодействии определенных химических группировок в полипептидной цепи с пигментом, поглощающим видимое излучение, белковая молекула может изменять свою конформацию, т.е. выступать в качестве фоторецептора.

Рибонуклеиновая кислота (РНК) – полимерное соединение, нуклеиновая кислота, в состав которой в качестве мономеров входят нуклеотиды с аденином, гуанином, цитозином или урацилом, а сахар представлен рибозой. Молекула РНК подразделяется: 1) на матричную (информационную); 2) транспортную и 3) рибосомальную. Все три типа РНК активно участвуют в процессе синтеза белка.

Рибосомы – небольшие органеллы размером около 20 нм, не имеющие мембранной природы и состоящие из белка и рибосомальной РНК. Они образуются в ядрышках. Рибосомы построены из двух субъединиц 40*S* и 60*S*. В этих органеллах происходит заключительный этап биосинтеза белка – трансляция. Рибосомы входят в состав митохондрий и хлоропластов, находятся в цитоплазме (на ЭПР), при этом, соединяясь друг с другом, образуют полисомы. В клетке несколько десятков тысяч рибосом.

РНК-полимеразы – ферменты, катализирующие синтез цепи рибонуклеиновой кислоты, комплементарной молекуле ДНК. В растительной клетке выделяют три ядерные РНК-полимеразы: 1) участвующую в синтезе рибосомальной РНК; 2) синтезирующую матричную РНК; 3) катализирующую образование транспортной РНК. Кроме того, различают хлоропластную и митохондриальную РНК-полимеразы.

Секвенирование – процесс определения первичной последовательности нуклеотидов в цепи молекулы ДНК. Сегодня проведено полное секвенирование генома «растительной дрозофилы» арабидопсиса, а также ряда культурных растений.

Симпласт – характерная только для растений единая система организма, состоящая из совокупности клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами. Через плазмодесмы

осуществляется связь эндоплазматического ретикулюма, а также плазмалеммы соседних клеток. По симпласту происходит транспорт разнообразных химических веществ, передача электрических и гормональных сигналов между клетками (тканями, органами).

Симпорт – одновременный транспорт через мембрану двух химических веществ, идущий в одном направлении. Например, вынос протонов из клетки сопровождается выходом из нее анионов (как правило, ионов хлора).

Терминация трансляции – завершающий этап процесса трансляции, при котором кодоны матричной РНК (урацил-аденин-аденин, урацил-гуанин-аденин), попадая в пределы рибосомы, служат сигналом окончания синтеза полипептидной цепи, поскольку этим триплетам нуклеотидов не соответствует никакая транспортная РНК.

Тонопласт – биологическая мембрана, окружающая вакуоль в клетке. Это важнейшее клеточное образование состоит из фосфолипидного бислоя с включенными в него структурными молекулами белка.

Транспортная РНК – относительно небольшая молекула РНК, на одном конце которой расположен строго специфичный для разных тРНК участок, представляющий собой триплет антикодон, комплементарный какому-нибудь кодону на матричной РНК. Молекула тРНК связана с определенной аминокислотой. С помощью антикодона тРНК узнает свой кодон в мРНК. Благодаря этому комплементарному механизму аминокислота занимает правильную пространственную ориентацию, необходимую для ее встраивания в растущую цепь белковой молекулы.

Транскрипция – процесс считывания информации с молекулы ДНК и записи ее на матричную РНК. Во время транскрипции фермент РНК-полимераза раскручивает двойную спираль ДНК, и на одной из нитей (так называемой «значащей») происходит комплементарный синтез мРНК. При транскрипции выполняется биосинтез РНК лишь на отдельном участке ДНК, отвечающем за образование конкретной белковой молекулы.

Трансляция – процесс «узнавания» антикодоном транспортной РНК комплементарного кодона матричной РНК, обеспечивающий специфическую последовательность аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Трансляция состоит из следующих основных этапов: 1) инициации; 2) элонгации и 3) терминации.

Транспозиция – процесс перемещения генов по хромосоме или даже между разными хромосомами. В основе этого явления лежит взаимодействие между комплементарными основаниями.

Хлоропласты – клеточные органеллы, зеленые пластиды, окруженные двойной мембраной. Внутренняя мембрана образует выросты, тилакоиды стромы, которые соединяют собой граны. В тилакоидах содержатся ферменты и пигменты, которые участвуют в процессе усвоения солнечной энергии при фотосинтезе. Пространство между гранами заполнено раствором – стромой, в ней находятся ферменты, катализирующие реакции восстановления углекислого газа. Хлоропласты содержат собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы, ферменты). Эти органеллы образуются из пропластид, но могут размножаться делением. Хлоропласты находятся в клетках фотосинтезирующей ткани (хлоренхиме листьев, коре травянистых и молодых древесных побегов). В клетке находится в среднем 30 хлоропластов.

Хроматин – нуклеопротеидные нити, образующие хромосомы. Хроматин состоит из молекул ДНК, гистоновых и негистоновых белков, содержит небольшое количество РНК и липидов. Изменение структурного состояния хроматина играет важную роль в регуляции матричной активности ДНК. Хроматин подразделяют на гетерохроматин и эухроматин. Первый отличается большей плотностью упаковки. Структурной единицей хроматина является нуклеосома.

Хромопласты – клеточные органеллы, желтые, оранжевые или красные пластиды, окруженные двойной мембраной. Эти пластиды содержат пигменты каротиноиды. В хромопластах отсутствует внутренняя система мембран. Большое количество хромопластов, например, содержится в клетках корнеплодов моркови.

Цитозоль – бесцветный водный коллоидный раствор, которым заполнено все пространство между клеточными органеллами. В его состав входят сахара, аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, неорганические ионы и другие вещества. В цитозоле осуществляются разнообразные химические реакции, например гликолиз, синтез аминокислот, нуклеотидов. Как коллоидный раствор, цитозоль может находиться в жидком состоянии, которое носит название золь, или вязком состоянии – соответственно называемом гелем. В цитозоле находятся микротрубочки и микрофиламенты, составляющие внутренний скелет клетки. Цитозоль находится в движении, скорость которого зависит от внешних условий и физиологического состояния клетки.

Цитохимические методы исследования – экспериментальные подходы к качественному определению в клетке различных химических веществ, которые основаны на применении красителей или специальных реактивов.

Экспрессия генома дифференциальная – последовательная избирательная активация или инактивация огромного числа взаимосвязанных генов, определяющих реализацию программы онтогенетического развития растения и его реакции на воздействие раздражителей.

Электронный микроскоп – прибор, в котором вместо светового луча используется поток электронов. Разрешающая способность этого прибора превышает оптические микроскопы в сотни и тысячи раз.

Элонгация полипептидной цепи – второй этап процесса трансляции, в результате которого происходит последовательное «узнавание» антикодонами транспортной РНК кодонов матричной РНК, а также достигается необходимое расположение комплекса аминоацил-тРНК, за которым следует образование пептидной связи между аминокислотами и освобождение молекул тРНК. Элонгация полипептидной цепи требует затрат метаболической энергии.

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) – разветвленная внутриклеточная мембранная сеть, расположенная в цитозоле. Она представляет собой сложную систему каналов и их расширений – цистерн. Каналы заполнены особой жидкостью, называемой энхилемой. Если на поверхности таких мембран находятся рибосомы, то эндоплазматическая сеть называется шероховатой или гранулярной. Каналы эндоплазматического ретикулюма включены в состав плазмодесм и участвуют в соединении клеток друг с другом.

Ядро клеточное – главная органелла, важнейшая часть эукариотической клетки, являющаяся центром управления всеми ее функциональными процессами. Ядро имеет чаще всего округлую или овальную форму, у большинства высших растений его диаметр равен 10–30 микрометров. Ядро окружено двойной оболочкой с порами, включает хроматин, ядрышки и нуклеоплазму (ядерный сок). Хроматин – это вещество, состоящее из белков и нуклеиновых кислот, в котором сосредоточена наследственная информация. В ядрышках происходит синтез рибосомальной РНК. Ядро регулирует всю жизнедеятельность клетки путем последовательной экспрессии и репрессии генов в процессе реализации наследственной программы.

1.1.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Наблюдение плазмолиза и деплазмолиза [6, с. 6–7]

При нахождении растительных тканей в гипертонических растворах (т.е. в растворах с более низким водным потенциалом, чем клеточный сок) наблюдается явление плазмолиза. Последнее заключается в отставании цитоплазмы от клеточной стенки, которое обусловлено выходом воды из клетки. Вода в этом случае выходит пассивно, по градиенту водного потенциала. Объем между цитоплазмой и клеточной стенкой легко заполняется внешним раствором. Если теперь клетку, находящуюся в состоянии плазмолиза, поместить в дистиллированную воду, то градиент водного потенциала между клеткой и окружающей средой изменится на противоположный: снаружи величина водного потенциала будет выше, чем внутри клетки. Поэтому вода станет поступать в клетку, а цитоплазма постепенно примет прежнее положение и будет плотно прилегать к клеточной стенке. Регистрируемое явление, обратное плазмолизу, носит название деплазмолиза.

Цель работы. Изучение проницаемости клеточных мембран для воды и растворенных веществ.

Ход работы. Осторожно надрезать бритвой эпидермис с выпуклой поверхности чешуи окрашенного лука, снять небольшой кусочек чешуи, поместить его в каплю 1 М раствора азотнокислого калия на предметное стекло и закрыть покровным стеклом. Наблюдать в микроскоп (при малом увеличении) явление плазмолиза. Зарисовать несколько клеток в состоянии плазмолиза.

После этого, используя кусочек фильтровальной бумаги в качестве фитиля, отсосать раствор из-под покровного стекла и ввести вместо него чистую воду (для этого у края покровного стекла нанести каплю воды). Рассмотреть в микроскоп явление деплазмолиза. Зарисовать клетки в состоянии деплазмолиза.

Написать заключение о причинах наблюдаемых физиологических явлений плазмолиза и деплазмолиза.

Работа № 2. Определение жизнеспособности семян по окрашиванию цитоплазмы [5, с. 9]

Для того чтобы вынести суждение о физиологическом состоянии клеток, в частности о том, живы они или нет, используют свойство избирательной проницаемости клеточных мембран. Как правило, в случае повреждения растительных клеток повышается сродство цитоплазмы с красителями. На этом основаны методы определения жизнеспособности семян по окрашиванию их зародышей кислотными красителями. Жизнеспособными считаются те семена, зародыши которых не окрашиваются.

Цель работы. Познакомиться с методами определения жизнеспособности семян, основанными на свойстве избирательной проницаемости цитоплазмы.

Ход работы. *Метод Нелюбова***.** Взять 10–15 набухших в воде семян гороха, освободить их от семенной оболочки, поместить в стеклянный бюкс или стаканчик с залитым туда 0,2%-м раствором индигокармина или кислого фуксина. Экспозиция составляет 2–3 часа. После этого краску необходимо слить, а семена промыть водой. Тщательно рассмотреть окраску зародышей и семядолей семян и установить их жизнеспособность. Зарисовать жизнеспособные и нежизнеспособные семена.

*Метод Иванова***.** Взять 20 набухших (в течение около 12 часов) зерновок пшеницы. Половину из этого количества убить кипячением. Разрезать все зерновки вдоль (по бороздке) и поместить отдельно каждый образец (живые и обработанные кипящей водой) в стеклянный стаканчик с 0,2 %-м раствором кислого фуксина или индигокармина. Семена следует полностью покрыть раствором. Через 20 мин краску необходимо слить, зерновки промыть водой. После этого следует разложить семена на фильтровальной бумаге и рассмотреть их окрашивание. По окраске зародышей определить жизнеспособные и нежизнеспособные семена. Зарисовать зерновки и сделать вывод по лабораторной работе.

Работа № 3. Изменение проницаемости цитоплазмы при ее повреждении [6, с. 10–11]

Избирательная проницаемость – свойство живой цитоплазмы, благодаря которому сохраняется постоянство внутриклеточной среды. В вакуолях клеток корнеплода столовой свеклы содержится бетацианин – пигмент, придающий ткани корнеплода характерную бардовую окраску. Тонопласты живых клеток непроницаемы для молекул этого пигмента. После гибели клеток мембрана теряет свойство полупроницаемости, становится проницаемой, молекулы пигмента выходят из клеток наружу и окрашивают воду. Степень повреждения мембран положительно коррелирует с количеством выделяющихся веществ в водную среду. Поэтому интенсивность выхода веществ из клетки может служить критерием ее повреждения.

Цель работы. Выявить различия в проницаемости мембран живых и поврежденных клеток.

Ход работы. Корнеплод свеклы после удаления покровных тканей разрезать на кубики (сторона кубика 0,5 см) и тщательно промыть водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток. Затем по два-три кубика поместить в каждую из четырех пробирок. В пробирки № 1 и № 2 налить по 10 мл воды. Одну пробирку с водой оставить в качестве контроля. Вторую пробирку прокипятить с кусочком свеклы в течение 2 мин, потом горячую воду слить и залить 10 мл холодной воды. В пробирку № 3 налить 10 мл 30%-й уксусной кислоты, в четвертую – 10 мл 50%-го спирта.

Через полчаса растворы во всех пробирках встряхнуть и визуально отметить интенсивность окраски растворов. Результаты наблюдений необходимо записать в таблицу. Сделать вывод о причинах различий в степени окрашивания растворов в разных пробирках. Ответить на вопрос, как влияют на проницаемость мембран различные химические яды и высокая температура.

Результат опыта	Вариант опыта			
	Водопроводная вода	Вода плюс кипячение	30%-я уксусная кислота	50%-й спирт
Степень окрашивания раствора				

Работа № 4. Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок (по Лилиенштерн) [6, с. 17–18]

Цель работы. Познакомиться с упрощенным методом определения водного потенциала растительной ткани.

Принцип метода. Метод основан на подборе наружного раствора такой концентрации, при погружении в который длина полоски растительной ткани не изменяется. Водный потенциал характеризует сосущую силу клетки. Если осмотический потенциал наружного раствора выше водного потенциала клетки, то раствор отнимает воду от клеток, в результате длина полоски уменьшается. Если осмотический потенциал раствора меньше водного потенциала ткани, то клетки, всасывая воду из раствора, увеличиваются в объеме и длина полоски становится больше. В растворе, где осмотический потенциал равен водному потенциалу ткани, длина полоски не изменится. Так как водный потенциал характеризует степень насыщенности клеток водой, то его определяют для того, чтобы вовремя уловить признаки обезвоживания растений и правильно выбрать время полива.

Ход работы. В пяти пробирках приготовить по 10 мл раствора KNO_3 следующих концентраций: 0,1–0,2–0,3–0,4–0,5 М. В шестую налить 10 мл дистиллированной воды. Растворы тщательно перемешать и пробирки отметить этикетками.

Из клубня картофеля вырезать 12 полосок одинаковой длины (по 4–6 см) с сечением 3–4 мм^2. Концы полосок срезать наискось так, чтобы ее вид сбоку был в виде трапеции. Длинную сторону каждой полоски точно измерить, записать в таблицу, полоски картофеля по две штуки опустить в пробирки с растворами. Через 20 минут полоски вынуть из пробирок, обсушить фильтровальной бумагой и снова измерить те же стороны, что и до погружения. Для расчета величины сосущей силы берут концентрацию, при которой длина полосок не изменилась. Ее значение подставляют в формулу

$$S = P = - RTCi \cdot 101{,}3 \; (S = \Psi_{тк}),$$

где R – газовая постоянная, равная 0,0821 л · атм/град · моль;
T – абсолютная температура (273^o С + комнатная);
C – изотоническая концентрация, в молях;
i – изотонический коэффициент Вант-Гоффа;

101,3 – множитель для перевода атмосфер в килоПаскали.

Концентрация раствора KNO_3	На 10 мл раствора		Длина полосок, мм		Концентрация, при которой длина полосок не изменилась
	KNO_3	H_2O	до погружения	после погружения	
0,5	5	5			
0,4	4	6			
0,3	3	7			
0,2	2	8			
0,1	1	9			
вода	-	10			

Значение изотонического коэффициента находят из следующей таблицы.

Концентрация в молях	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
NaCl	1,83	1,78	1,75	1,73	1,70	1,68	1,66	1,64	1,70	1,90
KNO_3	1,83	1,79	1,76	1,74	1,71	1,70	1,68	1,67	1,65	1,64

1.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Свободное пространство, или апопласт, – это:
1) плазмодесмы + тонопласт;
2) плазмалемма + клеточная стенка;
3) клеточная стенка + межклетники;
4) пространство, заключенное внутри тонопласта;
5) пространство, заключенное внутри эндоплазматической сети.

2. Тотипотентные клетки появляются в результате следующей операции:
1) репликации ДНК;

2) рекомбинации ДНК;
3) транскрипции РНК;
4) процессинга РНК;
5) репарации ДНК.

3. Функциональной единицей растительного организма является:
1) ядро;
2) протопласт;
3) клетка;
4) ядро + цитоплазма;
5) цитоплазма + клеточная стенка.

4. Функцией клеточной стенки является:
1) фотосинтезирующая;
2) синтетическая;
3) дыхательная;
4) опорная;
5) защитная.

5. Синтез белковых молекул непосредственно осуществляется:
1) в рибосомах;
2) аппарате Гольджи;
3) тонопласте;
4) лизосомах;
5) хроматидах.

6. Основой всех биологических мембран является:
1) целлюлоза;
2) белки;
3) амфипатические липиды;
4) нуклеотиды;
5) дисахариды.

7. Принцип компартментации – это:
1) разделение клетки на ядро и цитоплазму;
2) разделение хромосом при делении ядра;
3) разделение клетки на микрозоны с помощью мембран;
4) разделение клетки на вакуоль и органеллы, не имеющие мембран;
5) разделение клетки на цитоплазму и клеточную стенку.

8. Гомеостаз клетки заключается:
1) в сохранении постоянства концентрации растворимых углеводов в цитоплазме;

2) поддержании постоянства концентрации запасных углеводов в цитоплазме;

3) поддержании постоянства концентрации основных органических и минеральных веществ в клетке;

4) поддержании постоянства концентрации АТФ в клетке;

5) сохранении постоянства концентрации только ионов калия в вакуоли.

9. Аквапорины являются:

1) белками – переносчиками воды;

2) белками – переносчиками ионов калия;

3) белками, растворенными в цитоплазме;

4) белками, входящими в состав ламелл хлоропластов;

5) белками, входящими в состав крист митохондрий.

10. Плазмалемме принадлежит следующая функция:

1) запас питательных веществ;

2) защита от пересыхания;

3) защита от переувлажнения;

4) избирательная проницаемость;

5) регуляция температуры гиалоплазмы.

11. При активном транспорте химических веществ в клетку метаболическая энергия:

1) выделяется;

2) запасается;

3) затрачивается;

4) не затрачивается;

5) выделяется и запасается.

12. Нуклеиновые кислоты в растительных организмах могут выполнять следующие функции:

1) запасающую;

2) фотосинтетическую;

3) хранение информации;

4) активный транспорт веществ через мембраны;

5) каталитическую.

13. При явлении плазмолиза в растительной клетке отмечаются следующие события:

1) клеточная стенка сильно сжимается;

2) цитоплазма сжимается и отходит от клеточной стенки;

3) объем клетки уменьшается;

4) объем клетки увеличивается;

5) клеточная стенка сильно растягивается.

14. При помещении растительной ткани в концентрированный раствор калийной селитры регистрируется отхождение цитоплазмы от клеточной стенки в результате:

1) выхода из клетки ионов калия;

2) выхода из клетки воды;

3) поступления в клетку органических низкомолекулярных соединений;

4) выхода из клетки совместимых осмолитов;

5) разрушения плазмалеммы.

15. Матрицей для процесса синтеза молекулы информационной РНК при транскрипции служит:

1) полностью одна из цепей молекулы ДНК;

2) вся молекула ДНК;

3) участок одной из цепей молекулы ДНК;

4) в одних случаях одна из цепей молекулы ДНК, в других – вся молекула ДНК;

5) участок двух цепей молекулы ДНК.

16. Репликация – это процесс, в котором:

1) происходит синтез (копирование) ДНК;

2) происходит синтез транспортных РНК;

3) рибосомы узнают антикодоны;

4) образуются пептидные связи;

5) происходит синтез информационных РНК.

17. Транскрипция – это процесс, в котором:

1) происходит синтез РНК на матрице ДНК;

2) ДНК синтезируется на белковой матрице;

3) происходит образование пептидных связей;

4) происходит определение последовательности аминокислот;

5) происходит определение последовательности нуклеотидов в молекуле транспортной РНК.

18. Трансляция – это процесс, в котором:

1) синтезируются транспортные РНК;

2) участвуют только незаряженные транспортные РНК;

3) в рибосомах синтезируются белковые молекулы на матрице информационной РНК;

4) удваивается количество нитей ДНК;

5) происходит синтез РНК на матрице ДНК.

19. Генетический код – это:

1) генетическая экспрессия;
2) генетическая репрессия;
3) набор клеточных генов;
4) синтез определенных белков;
5) закон соответствия между последовательностью нуклеотидов и последовательностью аминокислот.

20. Наследственная информация содержится:

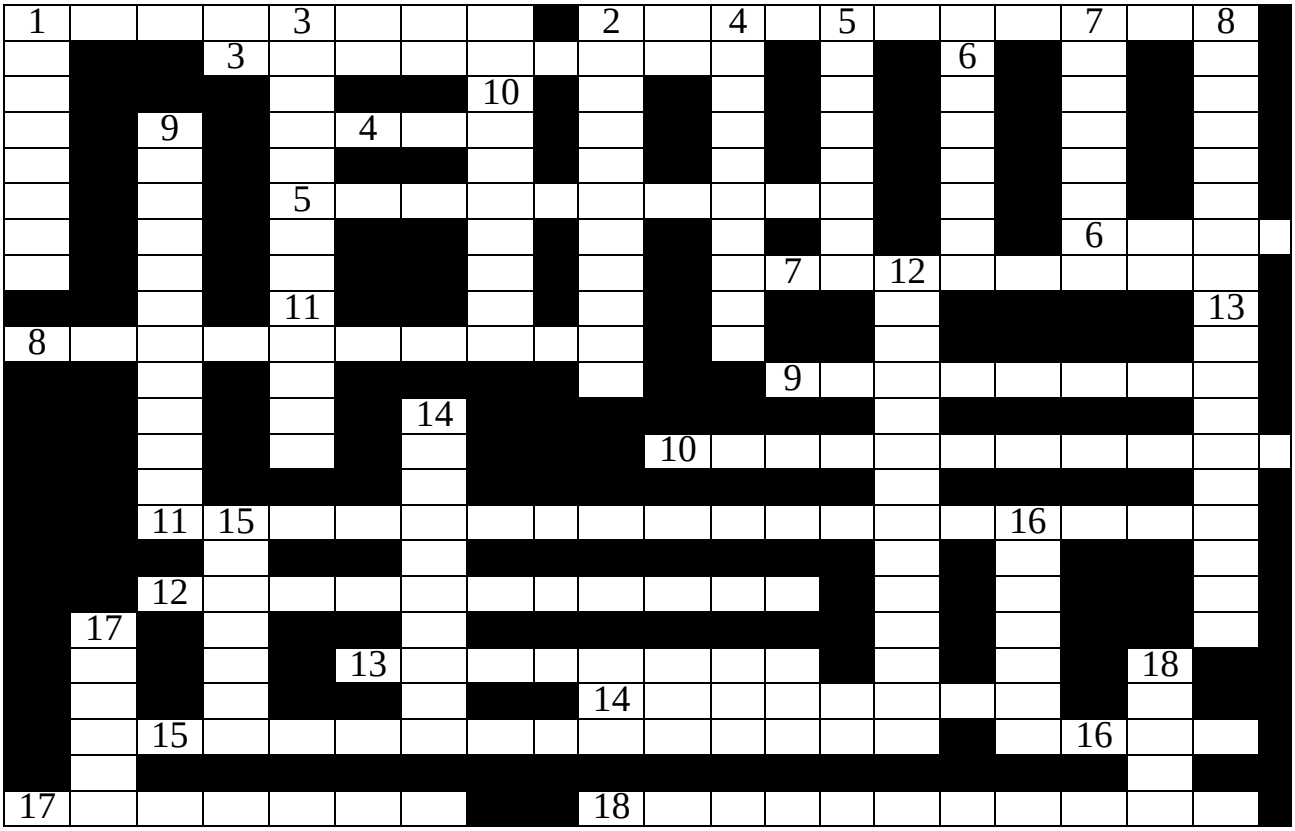
1) в рибосомах;
2) ДНК;
3) АТФ;
4) полипептидах;
5) витаминах.

Контрольные вопросы

1. Почему мембрана является структурной и функциональной основой клетки?
2. Каково строение биологических мембран?
3. В чем состоит отличие между клеточной стенкой и мембраной?
4. Каково строение и каковы функции плазмодесм?
5. Охарактеризуйте понятие компартмент.
6. Что такое пассивный и активный транспорт веществ через мембрану?
7. Как работают белки-переносчики?
8. Для чего нужны клетке белки аквапорины?
9. Что такое рецептор?
10. Назовите самую большую органеллу взрослой клетки. Для чего она необходима клетке?
11. Почему пластиды и митохондрии можно назвать автономными структурными и функциональными единицами?
12. Что такое осмос? Диффузия?
13. Что такое водный потенциал? Из каких составляющих он состоит?
14. Каковы главные отличия растительной клетки от животной?
15. Что такое облегченная диффузия?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – органеллы, в которых происходит заключительный этап синтеза белка – трансляция; 2 – наружная клеточная мембрана; 3 – водный раствор, которым заполнено все пространство между клеточными органеллами; 4 – основная материальная единица наследственности, участок молекулы ДНК; 5 – триплет нуклеотидов, находящийся на концевом участке молекулы тРНК; 6 – главная органелла, являющаяся центром управления всеми функциональными процессами эукариотической клетки; 7 – крупная органелла, окруженная тонопластом; 8 – свойство живых систем поддерживать постоянство значений параметров внутренней среды; 9 – клетка (особь), обладающая полным набором гомологичных пар хромосом; 10 – изменение природной конформации молекулы биополимера; 11 – полное соответствие формы взаимодействующих молекул, делающее возможным дополнение их одна другой в пространстве; 12 – бесцветные пластиды; 13 – органеллы, которые переваривают клеточные компоненты или запасные вещества; 14 – участок ДНК, регулирующий активность прилегающего оперона; 15 – способность воспринимать изменения в окружающей среде и реагировать на них; 16 – макромолекула – носитель генетической информации; 17 – клетка (особь), обладающая половиной набора соматических пар хромосом; 18 – органеллы, участвующие в процессе фотодыхания.



По вертикали: 1 – молекула, селективно воспринимающая сигнал и изменяющая под его воздействием свою конформацию; 2 – цитоплазматические тяжи, соединяющие содержимое соседних клеток; 3 – совокупность клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами; 4 – белки, образующие селективные для воды каналы в бислое мембран; 5 – биологическая пограничная структура, состоящая из липидов и белков; 6 – структурная и функциональная единица организма; 7 – наследуемое изменение в генетическом материале; 8 – одновременный перенос через мембрану двух веществ в противоположных направлениях; 9 – лабильная пространственная структура макромолекулы; 10 – вещества белковой природы, которые вырабатываются организмом в ответ на введение в него антигенов; 11 – положение гена в хромосоме; 12 – возможность клетки отреагировать на воздействие раздражителя путем изменения своего метаболизма; 13 – удвоение молекулы ДНК; 14 – мономер нуклеиновых кислот; 15 – несколько генов, находящихся под совместным контролем оператора и репрессора; 16 – одновременный транспорт через мембрану двух веществ, идущий в одном направлении; 17 – образование, сформированное на поверхности протопласта и являющееся продуктом его деятельности; 18 – совокупность всех генов, содержащихся в ДНК клетки.

1.1.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьев [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 288 с.

6. Гусейнова, В.Е. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / В.Е. Гусейнова, Н.П. Моисеева, В.Н. Моргун. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

Дополнительная:

7. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

8. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

9. Дерябин, Д.Г. Функциональная морфология клетки / Д.Г. Дерябин. – М.: Изд-во КДУ, 2005. – 320 с.

10. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 1.2. Химический состав клетки

1.2.1. Основные химические вещества клетки

К важнейшим органическим соединениям, из которых состоит клетка, относятся углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

Углеводы – класс природных органических соединений, представляющих собой гидроксиальдозы или гидроксикетозы, химический состав которых может быть выражен так: $(CH_2O)_n$. Функции углеводов в растениях многообразны, к ним принадлежат: энергетическая функция, пластическая, структурная, запасная, осмотическая, регуляторная, сигнальная, защитная. По своему химическому строению углеводы подразделяются на моносахариды**,** олигосахариды и полисахариды.

К моносахаридам (монозам) относятся простые углеводы, имеющие в составе молекулы от трех (триозы) до девяти (наннозы) углеродных атомов. Химически они представляют собой гидроксиальдозы или гидроксикетозы. В названиях альдоз используется суффикс «оза» (глюкоза, рибоза), а в названиях кетоз – суффикс «улоза» (ксилулоза, седогептулеза). По положению ОН-группы у самого дальнего от карбонильной группы (или кетогруппы) асимметрического атома углерода определяют принадлежность моноз к L- или D-форме. У последней она расположена так же, как у D-глицеринового альдегида. Если углеродная цепь монозы изображена на рисунке вертикально и карбонильная группа расположена ввер-

ху, то у D-стереоизомера спиртовая группа у последнего асимметрического атома углерода находится справа, а у L-стереоизомера – соответственно слева. В растениях содержатся в основном D-формы сахаридов, L-конфигурации молекул встречаются чрезвычайно редко.

Самый распространенный в природе моносахарид глюкоза состоит из цепочки с шестью углеродными атомами – $C_6H_{12}O_6$. Глюкоза в клетках содержится в свободном состоянии, а также входит в состав молекул олигосахаридов (сахарозы, мальтозы) и полисахаридов (крахмала, целлюлозы). Фосфорные эфиры глюкозы участвуют в химических реакциях углеводного обмена.

Моносахариды могут взаимодействовать друг с другом с выделением молекулы воды. При соединении двух, трех или четырех моноз образуются олигосахариды. Например, дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы, называется сахарозой – $C_{12}H_{22}O_{11}$. В молекуле сахарозы оба гликозидных гидроксила «заняты», они участвуют в химической связи моносахаров друг с другом. Поэтому молекула сахарозы не обладает редуцирующими (восстанавливающими) свойствами. Сахароза, являясь довольно химически инертным веществом, выступает основной формой запасных питательных веществ в растениях, а также органическим соединением, которое транспортируется по флоэме.

Основным запасным веществом растений является крахмал – полимер, состоящий из мономеров мальтозы. Крахмал представляет собой смесь двух полимерных молекул: амилозы и амилопектина. Известна качественная реакция на крахмал: при добавлении раствора йода в йодистом калии происходит окрашивание в синий цвет.

Основным химическим компонентом клеточной стенки является целлюлоза – структурный полисахарид растений, состоящий из мономеров целлобиозы. Последняя, в свою очередь, состоит из двух остатков глюкозы, соединенных между собой 1–4-гликозидными связями. Молекула целлюлозы включает несколько тысяч остатков глюкозы, представляет собой длинные цепи, имеющие жесткую линейную структуру, в которой не образуется спираль. Молекулы этого полимера с помощью водородных связей соединены параллельно друг другу в пучки, так называемые мицеллы, которые в свою очередь объединяются в микро- и макрофибриллы. Последние в растениях образуют арматуру или прочный каркас клеточных стенок.

Липиды представляют собой разнообразные по химическому строению вещества, обладающие общими гидрофобными свойствами,

т. е. они нерастворимы в воде, но растворимы в органических растворителях. Липиды подразделяются на следующие группы: собственно жиры, воска, фосфолипиды, стероиды, липофильные пигменты, сульфолипиды, гликолипиды.

К жирам относятся вещества, являющиеся по химическому строению сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и высших карбоновых кислот. От степени насыщенности жирных кислот зависит консистенция жира: чем больше уровень их ненасыщенности, тем более жидким при нормальных условиях является жир (масло). Большинство растительных масел представлено смесью разнокислотных триглицеридов. В оливковом масле содержится 80 % однокислотных триглицеридов, в которых с гидроксильными группами глицерина связана олеиновая кислота. Жиры отличаются высокой калорийностью, что определяет их основную функцию выступать в качестве эффективных запасных веществ клетки.

Белки – высокомолекулярные биологически активные соединения, состоящие из десятков, сотен или десятков тысяч мономеров, которые представлены остатками аминокислот. Известно более двухсот аминокислот, но в синтезе белка принимают участие лишь 20 аминокислот, которые называются протеиногенными. При образовании белковой молекулы карбоксильная группа (-COOH) одной аминокислоты соединяется с аминогруппой ($-NH_2$) другой аминокислоты ковалентными (пептидными) связями (-HN-CO-). Для белков характерны следующие функции: ферментативная, регуляторная, транспортная, структурная, запасная, иммунная (защитная).

В молекулах аминокислот присутствуют асимметрические атомы углерода, поэтому они имеют стереоизомеры (D- и L-формы). Для того, чтобы определить, к D- или L-конфигурации относится та или иная аминокислота, используется формула серина. При вертикальном ее изображении (карбоксильная группа размещена внизу) правостороннее расположение аминогруппы указывает на D-форму, левостороннее – означает L-серин. Абсолютное большинство молекул аминокислот природного происхождения относятся к L-ряду.

Многие белки являются ферментами – биологическими катализаторами, ускоряющими течение химических реакций за счет образования комплекса фермент-субстрат. Ферменты, согласно международной классификации, делятся на шесть классов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, синтетазы. Ферменты могут состоять только из белков (однокомпонентные) либо из двух ком-

понентов – белковой части (апофермент) и небелковой (простетическая группа, кофермент).

Участок молекулы фермента, в котором происходит удержание или связывание субстрата химической реакции, называется активным центром ферментов. Он определяет: 1) субстратную специфичность фермента и 2) биологическую активность фермента.

Небелковая часть молекулы фермента, состоящая из низкомолекулярного органического соединения разнообразной природы, называется коферментом. Эта дополнительная группа сравнительно легко отделяется от белковой части фермента при диссоциации. Многие коферменты представляют собой витамины – низкомолекулярные органические вещества различной химической природы, необходимые в очень малых количествах для существования любого живого организма. Витамины подразделяются на жирорастворимые (А, Е, К и др.) и водорастворимые (С, B_1, B_6 и др.).

Материальным носителем наследственности клетки является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – высокомолекулярное соединение, построенное из мономеров нуклеотидов, которые в свою очередь состоят из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. Нуклеотиды включают в качестве азотистых оснований аденин, гуанин, цитозин или тимин, а сахар представлен в форме дезоксирибозы. Главные функции ДНК заключаются в хранении, передаче и реализации наследственной информации, закодированной в линейной последовательности нуклеотидов в цепочках ДНК, которая определяет последовательность расположения аминокислот в белковой молекуле. Молекулы ДНК способны к синтезу собственных копий с идентичной последовательностью нуклеотидов – процессу репликации.

Процесс считывания информации с молекулы ДНК и записи ее на матричную РНК называется транскрипцией. Во время транскрипции фермент РНК-полимераза раскручивает двойную спираль ДНК, и на одной из нитей («значащей») происходит комплементарный синтез мРНК. Последняя является переносчиком генетической информации от молекулы ДНК к рибосоме – месту синтеза белка в клетке.

Процесс биосинтеза белка состоит из активации аминокислоты за счет энергии АТФ, взаимодействия ее с конкретной транспортной РНК, перемещения в рибосому образовавшегося комплекса тРНК - аминокислота и последующей трансляции, т. е. процесса «узнавания»

антикодоном транспортной РНК комплементарного кодона матричной РНК, обеспечивающего специфическую последовательность аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Антикодон представляет собой триплет нуклеотидов, находящийся на одном из концевых участков молекулы транспортной РНК, узнающий комплементарный ему участок (кодон), состоящий из трех нуклеотидов, в матричной РНК.

1.2.2. Базовые термины и понятия

Аденин – гетероциклическое соединение, являющееся производным пурина. Аденин представляет собой азотистое основание, которое входит в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот.

Аденозин – химическое вещество, нуклеозид, содержащий в своем составе азотистое основание аденин и моносахарид рибозу.

Аденозинмонофосфат (АМФ) – адениловая кислота, нуклеотид, состоящий из аденина, моносахарида рибозы и остатка фосфорной кислоты. В молекуле АМФ рибоза соединена гликозидной связью с аденином и эфирной связью с фосфорной кислотой. Аденозинмонофосфат содержится в растениях как в свободном виде, так и в составе нуклеиновых кислот, коферментов $НАД^+$, $НАДФ^+$, ФАД.

Аденозинтрифосфат (АТФ) – нуклеотид, содержащий аденин, углевод рибозу и три остатка фосфорной кислоты с двумя макроэргическими связями. Энергия, появляющаяся в клетке в результате процессов фотосинтеза и дыхания, аккумулируется в молекулах АТФ в форме богатых энергией химических связей между кислородом и фосфором. При гидролизе одного моля АТФ выделяется около 30 кДж. Разрыв макроэргических связей приводит к образованию более устойчивого, но менее богатого энергетически соединения – аденозиндифосфорной кислоты (АДФ). Присоединяя в соответствующих биохимических условиях остаток фосфорной кислоты, АДФ вновь накапливает повышенную энергию химических связей и превращается в АТФ. Аденозинтрифосфорная кислота является основным переносчиком энергии в клетке, универсальным аккумулятором, своего рода энергетической «валютой». АТФ обеспечивает энергией процессы биосинтеза различных химических соединений, активный транспорт веществ, выработку электрических и световых сигналов.

Активаторы ферментов – химические вещества, которые способствуют повышению каталитической активности ферментов. Они

могут увеличивать число активных групп в каталитическом центре фермента, а также снижать эффективность работы ингибиторов. В качестве активаторов ферментов, как правило, выступают ионы металлов. К примеру, активатором липазы являются ионы кальция.

Активный центр ферментов – участок молекулы фермента, в котором происходит связывание субстрата химической реакции. Активный центр определяет: 1) субстратную специфичность фермента и 2) биологическую активность фермента.

Аллостерическая регуляция – неконкурентный тип регуляции ферментативной деятельности в клетке. Белковая структура аллостерического фермента имеет несколько специфических центров. С одним из них связывается субстрат, а к другим могут присоединяться ингибиторы или активаторы этой химической реакции.

Аминокислоты – класс органических соединений, содержащих карбоксильные (-COOH) и аминные ($-NH_2$) группы. В зависимости от положения аминогруппы относительно карбоксила различают α, β, γ и другие аминокислоты. В молекулах аминокислот присутствуют асимметрические атомы углерода, поэтому они имеют стереоизомеры (D- и L-формы). Для того чтобы определить, к D- или L-конфигурации относится аминокислота, используется формула серина. При вертикальном ее изображении (карбоксильная группа размещена внизу) правостороннее расположение аминогруппы указывает на D-форму, левостороннее – означает L-серин. Практически все аминокислоты природного происхождения относятся к L-ряду. Известно свыше двухсот аминокислот, которые не являются протеиногенными, не входят в состав белковых молекул, но могут находиться в биомассе растений.

Аминокислоты непротеиногенные – аминокислоты, которые не входят в состав белковых молекул, а содержатся лишь в свободном состоянии или в составе коротких пептидов. Эти вещества разделяют на три группы: 1. Непротеиногенные аминокислоты, являющиеся изомерами некоторых протеиногенных. Например, β-аланин, который входит в состав пантотеновой кислоты и коэнзима А. 2. Непротеиногенные аминокислоты, гомологичные протеиногенным, т.е. содержащие в цепочке на один атом углерода больше. К примеру, гомосерин, гомоцистеин. 3. Непротеиногенные аминокислоты, сходные с протеиногенными по аналогии (по сходству в строении молекулы). Непротеиногенные аминокислоты выполняют ряд важных функций: образование протеиногенных аминокислот; транспортная форма азота;

защитная роль (связывание аммиака); участие в синтезе и транспорте стрессового гормона этилена.

Аминокислоты первичные – аминокислоты, образующиеся в процессе фотосинтеза (наряду с молекулами углеводов). К таковым относятся пять аминокислот: серин, аланин, цистеин, глицин, аспарагиновая кислота.

Аминокислоты протеиногенные – аминокислоты, из которых в живых организмах построены молекулы белков. Таких аминокислот насчитывается всего 20 штук. В структуру белков входят только α-аминокислоты, у которых аминогруппа присоединена к первому углеродному атому. В зависимости от природы специфического радикала, входящего в состав аминокислоты, они классифицируются на четыре основных класса: 1) неполярные; 2) полярные, но незаряженные; 3) отрицательно заряженные; 4) положительно заряженные. Кроме того, аминокислоты подразделяются на следующие группы: моноаминомонокарбоновые (глицин, аланин, изолейцин, лейцин, валин, серин, треонин, цистеин, метионин); моноаминодикарбоновые (аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, аспарагин, глутамин); диаминомонокарбоновые (аргинин, лизин); гомоциклические (фенилаланин, тирозин); гетероциклические (триптофан, гистидин); иминокислоты (пролин).

Аминосахара – производные моносахаридов, в молекуле которых вместо гидроксильной группы присутствует аминогруппа. К наиболее важным аминосахарам относятся глюкозамин и галактозамин. В растениях аминосахара, как правило, входят в состав гликозидов, гликопротеидов и других соединений.

Амфипатические соединения – разнообразные химические вещества, одновременно содержащие в своем составе сильно гидрофобные и сильно полярные группы. В результате они обладают двойственными свойствами: гидрофобностью и гидрофильностью. Амфипатические соединения, находясь в водном растворе, располагаются в пространстве таким образом, что гидрофобные их части находятся внутри образованной структуры, а гидрофильные – снаружи. При этом первые не контактируют с водой. К примеру, амфипатические липиды (фосфолипиды), присутствуя в водном окружении клеточного содержимого, формируют так называемые бислои, внутренняя часть которых образуется из гидрофобных «хвостов» жирных кислот, а внешняя – представлена химическими группами, имеющими гидрофильные свойства. С помощью таких двойных слоев молекул фос-

фолипидов организованы все биологические мембраны, которые обладают свойствами избирательной проницаемости.

Апофермент – белковая часть молекулы двухкомпонентного фермента. Апофермент отвечает за субстратную специфичность, т. е. имея конкретную пространственную структуру активного центра, определяет набор молекул, реакции с которыми данный фермент способен катализировать.

Асимметрические атомы углерода – атомы углерода, у которых все четыре валентности (связи) замещены различными химическими группами или атомами. Это определяет оптическую активность таких атомов углерода и существование стереоизомеров, различающихся по своим физическим и химическим свойствам. Например, асимметрические атомы углерода присутствуют в молекулах моносахаров, аминокислот.

Аспарагин – протеиногенная диаминомонокарбоновая аминокислота, представляющая собой амид аспарагиновой кислоты H_2N-CO-CH_2-CH(NH_2)-COOH.

Аспарагиновая кислота – протеиногенная моноаминодикарбоновая аминокислота COOH-CH_2-CH(NH_2)-COOH. Это вещество относится к первичным аминокислотам, образующимся в процессе фотосинтеза (наряду с молекулами углеводов). Аспарагиновая кислота участвует в механизме обезвреживания аммиака, образуя амид.

Белки – высокомолекулярные биологически активные соединения, состоящие из десятков, сотен или десятков тысяч мономеров – остатков аминокислот. Известно более двухсот аминокислот, но в синтезе белка принимают участие лишь 20 аминокислот, которые называются протеиногенными. При образовании белковой молекулы карбоксильная группа (-COOH) одной аминокислоты соединяется с аминогруппой (-NH_2) другой аминокислоты ковалентными (пептидными) связями (-HN-CO-). Для белков характерны следующие функции: ферментативная, регуляторная, транспортная, структурная, запасная, иммунная (защитная).

Валин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота (CH_3)$_2$CH-CH(NH_2)-COOH. Валин относится к незаменимым аминокислотам.

Водородная связь – сила слабого электростатического притяжения между атомом водорода, имеющим положительный заряд, и отрицательно заряженным атомом, входящим в ту же или другую молекулу. Водородная связь характерна для белков, нуклеиновых ки-

слот и других биополимеров. Она обеспечивает поддержание в пространстве упорядоченной структуры (нативной конформации) макромолекулы.

Воска – наиболее гидрофобные вещества из всех липидов растений. Они не являются полимерными соединениями, а представляют собой смесь сложных эфиров одноатомных высокомолекулярных спиртов (22–32 атома углерода) и высших жирных кислот с числом углеродных атомов от 24 до 36. Воска накапливаются главным образом в клеточной стенке эпидермальных клеток. Из восков состоит кутикула, предохраняющая листья и плоды от высыхания, вымокания и проникновения в растение патогенных микроорганизмов.

Галактоза – моносахарид, состоящий из шестиуглеродной цепочки. В свободном виде в растениях это химическое соединение практически не встречается, оно входит в состав олигосахаридов (лактозы, рафинозы) и полисахаридов (гемицеллюлоз, гумми, слизей).

Галактоновая кислота – см. *Альдоновые кислоты*.

Галактуроновая кислота – см. *Уроновые кислоты*.

Гексозы – химические вещества, относящиеся к классу углеводов; семейство шестиуглеродных моносахаридов. В растениях из гексоз больше всего распространены следующие соединения: глюкоза, фруктоза, галактоза и манноза.

Гель-электрофорез – инструментальный, очень чувствительный метод разделения химических веществ в поле постоянного электрического тока в полутвердой среде (фазе геля). Способ основан на существовании различий в скоростях движения разных соединений, которое обусловлено массой молекулы, величиной ее заряда, формой и размером.

Гемопротеиды – сложные белки, содержащие гем (циклическую структуру с ионами двухвалентного железа) в качестве простетической группы. К гемопротеидам относятся, в частности, ферменты каталаза и пероксидаза, цитохромы.

Гептозы – химические вещества, относящиеся к классу углеводов; семейство моносахаридов, состоящих из семи углеродных атомов. В растениях распространен главным образом один представитель гептоз – кетоза седогептулеза. Фосфорные эфиры седогептулезы участвуют в метаболизме углеводов, например цикле Кальвина, а также в пентозофосфатном пути окисления глюкозы. Седогептулеза в значительных количествах содержится в растениях семейства толстянковых.

Гетероциклические соединения – химические вещества циклического строения, содержащие в кольцах наряду с атомами углерода атомы других элементов, чаще всего азота или кислорода. Примерами гетероциклических соединений являются аминокислоты триптофан и гистидин.

Гликолипиды – жироподобные химические соединения, в состав которых входят остатки сахаров и триглицеридов. Например, при взаимодействии одной из гидроксильных групп глицерина (два других гидроксила при этом связаны с остатками жирных кислот) с остатком галактозы образуются галактолипиды. Гликолипиды обладают одновременно гидрофильными (полярная «головка» остатка сахара) и гидрофобными (два «хвоста» остатков жирных кислот) свойствами. Они образуют двойные слои биологических мембран, в которых гидрофобные хвосты располагаются внутри конструкции, а полярные головки снаружи, контактируя с водным раствором.

Глицериды – нейтральные жиры, представляющие собой глицериновые эфиры жирных кислот. Если у глицерина этерифицированы (т.е. соединены эфирной связью) все три гидроксила, то такое химическое вещество называется триглицеридом. Последние подразделяют на простые и смешанные. У простых триглицеридов все гидроксильные группы связаны с остатками одинаковых жирных кислот. Смешанные триглицериды включают в состав молекулы остатки двух или трех разных жирных кислот.

Глицерин – трехатомный спирт – CH_2OH-$CHOH$-CH_2OH. Он входит в состав липидов, является основой нейтральных жиров-триглицеридов.

Глицин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота NH_2-CH_2-$COOH$. Глицин относится к первичным аминокислотам, которые синтезируются в процессе фотосинтеза. Он является самой простой по строению протеиногенной аминокислотой. Глицин получается при переаминировании из глиоксилевой кислоты в процессе фотодыхания.

Глюкоза – самый распространенный в природе моносахарид, состоящий из шести углеродных атомов (гексоза), еще называемый декстрозой, или виноградным сахаром: CHO-$(CHOH)_4$-CH_2OH. В растениях этот углевод содержится в свободном состоянии, а также входит в состав олигосахаридов (сахароза, мальтоза) и полисахаридов (крахмал, целлюлоза). Фосфорные эфиры глюкозы участвуют в процессе обмена углеводов, например в химических реакциях гликолиза.

Глюконовая кислота – см. *Альдоновые кислоты*.

Глюкуроновая кислота – см. *Уроновые кислоты*.

Гуанин – химическое гетероциклическое соединение, относящееся к пуринам. Это вещество является азотистым основанием, входящим в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Молекула гуанина состоит из пиримидинового и имидозольного колец. Комплементарным азотистым основанием гуанина является цитозин, с которым гуанин соединяется при помощи трех водородных связей.

Гумми – см. *Камеди*.

Дезоксирибоза – вещество, принадлежащее к классу углеводов, представляющее собой пятиуглеродный моносахарид, у которого отсутствует атом кислорода (дезоксисахар). В виде фосфорного эфира дезоксирибоза входит в состав мономеров молекулы ДНК – дезоксирибонуклеотидов.

Дисахариды – широко известная группа олигосахаридов, молекулы которых включают либо два остатка гексоз, либо два остатка пентоз, или остаток гексозы и пентозы. Два моносахара соединяются между собой при помощи гликозидного гидроксила одного моносахарида и одного из гидроксилов другого. Дисахариды подразделяют на редуцирующие, т.е. восстанавливающие, например, окись меди до ее закиси в жидкости Фелинга, и нередуцирующие. В молекуле первых есть свободный гликозидный гидроксил. У нередуцирующих дисахаридов оба гликозидных гидроксила «заняты», они участвуют в связи моносахаров друг с другом. К важнейшим дисахаридам растений относятся: сахароза, целлобиоза, мальтоза, лактоза.

Дисульфидные мостики (-S-S-) – два атома серы, связанные между собой и с органической молекулой (молекулами). Обычно такие мостики образуются при окислении двух сульфгидрильных групп (-SH). Дисульфидный мостик входит, например, в состав молекулы аминокислоты цистина. Они участвуют в образовании третичной структуры белковой молекулы.

ДНК-полимераза – фермент, катализирующий синтез ДНК на матрице ДНК при осуществлении процесса репликации.

Изолейцин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота CH_3-CH_2-$CH(CH_3)$-$CH(NH_2)$-COOH. Изолейцин относится к незаменимым аминокислотам.

Изоферменты – молекулярные формы одного и того же фермента, отличающиеся некоторыми химическими или структурными особенностями, катализирующие одну и ту же химическую реакцию,

но с разной эффективностью. Как правило, изоферменты появляются в растениях при изменении физиологического состояния растительного организма (например, при наступлении неблагоприятных условий) для обеспечения его энергетических потребностей.

Изоэлектрическая точка белка (ИЭТ) – значение pH, при котором степень кислотной и основной диссоциации аминокислот уравнивается и молекула белка в целом становится электронейтральной. Величина ИЭТ отражает соотношение основных и кислых аминокислот в белке, а также может характеризовать функциональную активность клетки.

Ингибиторы ферментов – вещества, замедляющие или полностью останавливающие течение биохимических процессов. Некоторые ингибиторы имеют строение, сходное с естественным субстратом реакции. Поэтому если молекулы фермента реагируют с такими ингибиторами, то образуется прочный комплекс и ферменты оказываются не в состоянии взаимодействовать с нормальным субстратом. Конкурентные ингибиторы ферментов физически затрудняют присоединение субстрата к активному центру биологического катализатора, так как они обладают подчас более высоким сродством с ним. Например, трехуглеродная малоновая кислота $COOH\text{-}CH_2\text{-}COOH$ выступает в качестве конкурентного ингибитора фермента сукцинатдегидрогеназы, субстратом которого является янтарная четырехуглеродная кислота $COOH\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Ферменты, для каталитической активности которых необходимы ионы металлов, неконкурентно ингибируются агентами, связывающими эти ионы. Так, ферменты, активные лишь при наличии в среде ионов железа, могут ингибироваться цианидом, поскольку последний образует комплексы типа ферро- или феррицианида.

Карбоновые кислоты – органические кислоты, химические соединения, в составе молекул которых имеются одна или несколько карбоксильных групп (-COOH). Карбоновые кислоты участвуют в обмене веществ, например в химических реакциях цикла Кребса. Эти соединения в большом количестве содержатся в незрелых плодах и ягодах.

Ковалентная связь – прочная химическая связь, образуемая валентными электронами с возникновением молекулярной орбиты, охватывающей связанные атомы (энергия связи 20–100 ккал/моль). Примером ковалентной связи является пептидная связь между аминокислотами, которая образует первичную структуру белка.

Кофермент – небелковая часть молекулы фермента, состоящая из низкомолекулярного органического соединения разнообразной природы. Эта дополнительная группа сравнительно легко отделяется от белковой части фермента (апофермента) при его диссоциации. Многие коферменты представляют собой витамины. По химическому строению коферменты разделяют: 1) на алифатические (глютатион, липоевая кислота); 2) ароматические (убихинон); 3) гетероциклические (биотин, производные тиамина, фолиевой кислоты); 4) производные нуклеозидов (никотинамидные, флавиновые).

Крахмал – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; полимер, состоящий из мономеров мальтозы; основное запасное вещество растений $(C_6H_{11}O_5)_n$. Известна качественная реакция на крахмал: при добавлении раствора йода в йодистом калии происходит окрашивание в синий цвет. Крахмал представляет собой смесь двух полимерных молекул (фракций): амилозы и амилопектина.

Ксилоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; пятиуглеродный моносахарид, иногда называемый древесным сахаром (ее получают путем гидролиза древесины, соломы). Ксилоза входит в состав гликозидов и полисахаридов (гемицеллюлозы и др.). В углеводном обмене участвует ее изомер ксилулоза в виде фосфорного эфира.

Лактоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и галактозы. Она еще называется молочным сахаром, поскольку содержится в молоке млекопитающих. В молекуле лактозы имеется свободный гликозидный гидроксил, поэтому она обладает редуцирующими свойствами (например, восстанавливает окись меди до ее закиси в жидкости Фелинга). В растениях лактоза в основном находится в связанном состоянии, входя в состав гликозидов.

Лейцин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота $(CH_3)_2$-CH-CH_2-CH(NH_2)-COOH. Лейцин относится к незаменимым аминокислотам.

Липиды – разнообразные по химическому строению вещества, обладающие гидрофобными свойствами, т.е. нерастворимые в воде, но растворимые в органических растворителях. Липиды подразделяются на следующие группы: собственно жиры, воска, фосфолипиды, стероиды, липофильные пигменты, сульфолипиды, гликолипиды. Главная роль липидов в растениях заключается в том, что эти соеди-

нения являются основой клеточных мембран и входят в состав высококалорийных запасных веществ.

Липопротеиды – сложные белки, в состав молекул которых входят различные жироподобные химические соединения. Последние в растениях представлены фосфолипидами, гликолипидами, сульфолипидами, терпеноидами. В образовании липопротеидов участвуют нековалентные силы различной природы, определяемые наличием или отсутствием у липидного компонента ионизированных группировок. Молекулы липопротеидов входят в состав клеточных мембран.

Липофильные пигменты – растворимые в органических растворителях и нерастворимые в воде пигменты. К таковым относятся, например, хлорофиллы, каротины, ксантофиллы.

Макроэргические соединения – вещества, которые способны запасать в форме пирофосфатных связей энергию, освобождаемую при химических реакциях, и передавать ее вместе с фосфатным остатком другой молекуле. К таким соединениям принадлежат АТФ, другие нуклеозидтрифосфаты. При гидролизе одного моля АТФ выделяется 30,6 кДж энергии.

Мальтоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы. Это соединение еще называется солодовым сахаром, так как содержится в солоде – проросшем зерне. В молекуле мальтозы имеется свободный гликозидный гидроксил, поэтому она обладает редуцирующими свойствами (к примеру, восстанавливает окись меди до ее закиси в жидкости Фелинга). Мальтоза является мономером полисахарида крахмала.

Маннит – шестиатомный спирт, образующийся в растениях при восстановлении альдо- или кетогруппы моносахаридов-гексоз – соответственно маннозы или фруктозы. Этот органический спирт содержится в овощах и плодах (морковь, лук, оливки), в грибах и водорослях.

Манноза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; моносахарид, состоящий из шестиуглеродной цепочки. В свободном виде манноза в растениях почти не встречается, как правило, она входит в состав молекул полисахаридов (гемицеллюлоз, гумми, слизей).

Метаболиты – разнообразные химические соединения, которые вовлечены в процессы клеточного обмена веществ (метаболизма) у растений: исходные вещества, промежуточные и конечные продукты химических реакций.

Металлопротеиды – полимерные молекулы, в состав которых кроме белка входят ионы одного или нескольких металлов. К этой группе химических соединений относятся сложные белки, содержащие негеминовое железо, а также белки, связанные с атомами металлов в составе сложных ферментов. Металлопротеидами являются ферменты, у которых ионы металлов выполняют функцию соединительных мостиков между белковым компонентом и субстратом или же выполняют непосредственно каталитическую функцию.

Моносахариды (монозы) – простые углеводы, имеющие в составе молекулы 3 (триозы), 4 (тетрозы), 5 (пентозы), 6 (гексозы), 7 (гептозы), 8 (октозы) и 9 (наннозы) углеродных атомов. Химически они представляют собой гидроксиальдозы или гидроксикетозы. В названиях альдоз используется суффикс «оза» (глюкоза, рибоза), а в названиях кетоз – суффикс «улоза» (ксилулоза, седогептулеза). Исключение составляет гидроксикетоза фруктоза. Моносахариды могут взаимодействовать друг с другом с выделением молекулы воды. При соединении двух, трех или четырех моноз образуются олигосахариды. По положению ОН-группы у самого дальнего от карбонильной группы (или кетогруппы) асимметрического атома углерода определяют принадлежность моноз к L- или D-форме. У последней она расположена так же, как у D-глицеринового альдегида. Если углеродная цепь монозы изображена на рисунке вертикально и карбонильная группа расположена вверху, то в D-стереоизомере спиртовая группа у последнего асимметрического атома углерода находится справа, а у L-стереоизомера – соответственно слева. В растениях содержатся в основном D-формы сахаридов, L-конфигурации встречаются чрезвычайно редко.

Олигосахариды – химические вещества, относящиеся к классу углеводов; соединения, в молекулы которых входят от двух до десяти остатков моносахаридов. По количеству остатков олигосахариды подразделяют на ди-, три-, тетрасахариды и т.д. Эти химические соединения в растениях находятся в свободном состоянии либо входят в состав полисахаридов, гликозидов и др. Все они хорошо растворяются в воде, имеют сладкий вкус. Самым известным представителем олигосахаридов является сахароза, состоящая из остатков глюкозы и фруктозы, – $C_{12}H_{22}O_{11}$. Мономером самого распространенного в природе химического вещества целлюлозы является олигосахарид целлобиоза, в состав которого входят два остатка глюкозы.

Пентозы – химические вещества, относящиеся к классу углеводов, моносахариды с пятью углеродными атомами. Известна качественная реакция на пентозы с соляной кислотой и анилином (появление интенсивного красного окрашивания раствора). Среди пентоз в растениях наиболее распространены рибоза, ксилоза и арабиноза. Остатки пентоз рибозы и дезоксирибозы входят в состав мономеров важнейших макромолекул – соответственно в РНК и ДНК.

Пептидная связь – прочная ковалентная связь между углеродом и азотом остатков аминокислот (-OC-NH-), существующая в первичной структуре белковой молекулы.

Пептиды – низкомолекулярные соединения, состоящие из небольшого количества аминокислот, связанных между собой пептидными связями. Например, пептид глютатион, в состав которого входят три аминокислоты: цистеин, глицин и глютаминовая кислота. К пептидам относятся некоторые антибиотики, токсины и другие физиологически активные соединения.

Полисахариды – высокомолекулярные соединения, при полном гидролизе которых образуются моносахариды. Эти полимерные вещества подразделяются на гомо- и гетерополисахариды. Молекулы первых состоят из остатков только одного сахара (например, крахмал, целлюлоза). Гетерополисахариды, представителями которых являются гемицеллюлозы, гумми, слизи, содержат остатки различных моносахаров, а также их производных. Полисахариды не имеют редуцирующих свойств, поскольку в их молекуле остатки моносахаридов соединены между собой с помощью гликозидных гидроксилов. Полисахариды являются важнейшими химическими веществами клетки: они выполняют структурную и запасную функции.

Редуцирующие свойства сахаров – способность сахаров восстанавливать металлы из их оксидов. Например, из окиси меди в ее закись (реакция с фелинговой жидкостью), из окиси серебра или висмута до свободных металлов. Это свойство характерно для всех моносахаридов и некоторых олигосахаридов, имеющих свободный гликозидный гидроксил. В таких химических реакциях альдегидная группа сахаров окисляется до карбоксильной и образуется соответствующая альдоновая кислота. Так глюкоза превращается в глюконовую кислоту.

Рибоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, моносахарид с цепочкой из пяти атомов углерода. Остатки рибозы входят в состав молекул РНК, витаминов, коферментов. Фосфор-

ный эфир ее изомера – рибулезы – участвует в углеводном обмене. Рибулезодифосфат выступает в качестве акцептора CO_2 в темновых реакциях фотосинтеза.

Сахароза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы, называемый еще свекловичным или тростниковым сахаром. В молекуле сахарозы оба гликозидных гидроксила «заняты», они участвуют в связи моносахаров друг с другом. Поэтому молекула не обладает редуцирующими (восстанавливающими, например, реактив Фелинга) свойствами. Сахароза является основной формой запасных питательных веществ в растениях, а также органическим соединением, транспортируемым по флоэме.

Серин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота $CH_2OH\text{-}CH(NH_2)\text{-}COOH$. Серин относится к первичным аминокислотам, которые образуются (наряду с углеводами) в процессе фотосинтеза.

Структура белка вторичная – спиралеобразная форма одной полипептидной цепи или складчатая форма нескольких параллельных цепей. Вторичная структура стабилизируется в пространстве слабыми водородными связями. Последние образуются в молекулах белка между атомами кислорода и водорода, азота и водорода.

Структура белка первичная – последовательность расположения определенных аминокислотных остатков в цепочке полипептида. Она определяет химические свойства белка, его вторичную и третичную структуры.

Структура белка третичная – способ расположения в пространстве спиралевидных полипептидных цепей, трехмерная форма белковой молекулы. Большую роль в организации третичной структуры белка играют дисульфидные мостики (-S-S-), образуемые между остатками цистеина. Кроме того, в стабилизации третичной структуры принимают участие слабые связи: водородные, ионные и гидрофобные. У каждой молекулы белка имеется своя, специфическая третичная структура. Такая индивидуальность белков обусловлена уникальной последовательностью расположения аминокислот в полипептидной цепи. Третичная структура белка очень динамична, легко изменяется под воздействием разных химических и физических факторов. Эти изменения нативной конформации в большинстве своем обратимы, поскольку белковая глобула естественно стремится сохранить свою природную структуру.

Структура белка четвертичная – ассоциация (комплекс) нескольких глобул, субъединиц белка, стабилизируемая в пространстве за счет слабых связей: водородных, ионных и гидрофобных. Объединенные белковые субъединицы по своему химическому строению могут быть одинаковыми или различными. Белки, имеющие четвертичную структуру, носят название олигомерных.

Сульфгидрильные группы – группы, содержащие атом серы и водорода (-SH). Например, они имеются в составе молекулы аминокислоты цистеина, кофермента А. Сульфгидрильные группы способны сравнительно легко окисляться, а также образовывать дисульфидные мостики.

Температурный коэффициент (Q_{10}) реакции – величина, показывающая, во сколько раз ускоряется скорость химической реакции при увеличении температуры на 10° С. Например, для ферментативных реакций среднее значение температурного коэффициента составляет около 2.

Тетрозы – химические вещества, относящиеся к классу углеводов, моносахариды с четырьмя углеродными атомами. Из тетроз в растениях наиболее распространена эритроза, которая принимает участие в углеводном обмене (в цикле Кальвина) в форме фосфорного эфира.

Тимин – азотистое пиримидиновое основание, которое входит в состав нуклеотидов дезоксирибонуклеиновых кислот. Тимин является комплементарным аденину.

Тирозин – протеиногенная гомоциклическая аминокислота.

Триозы – химические вещества, относящиеся к классу углеводов, простейшие моносахариды, содержащие в составе молекулы три углеродных атома. К ним относится, например, глицериновый альдегид CHO-HCOH-CH_2OH. В свободном состоянии триозы в растениях не встречаются, они выступают в форме фосфорных эфиров (фосфоглицериновый альдегид и фосфодиоксиацетон) промежуточными продуктами углеводного обмена в процессах фотосинтеза и дыхания.

Углеводы – класс природных органических соединений, представляющих собой гидроксиальдозы или гидроксикетозы, химический состав которых может быть выражен так: $(CH_2O)_n$. Функции углеводов в растениях многообразны: 1) энергетическая; 2) пластическая; 3) структурная; 4) запасная; 5) осмотическая; 6) регуляторная; 7) сигнальная; 8) защитная. Углеводы подразделяются на моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

Фенилаланин – протеиногенная гомоциклическая аминокислота. Фенилаланин является незаменимой аминокислотой.

Ферменты (энзимы) – биологические катализаторы, соединения белковой природы, ускоряющие течение химических реакций за счет образования комплекса фермент–субстрат. Эти вещества обладают высокой активностью и специфичностью в отношении субстратов реакции. Ферменты, согласно международной классификации, делятся на шесть классов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, синтетазы. Молекулы ферментов могут состоять только из белков (однокомпонентные) либо из двух компонентов – белковой части (апофермент) и небелковой (простетическая группа, кофермент).

Фосфолипиды – амфипатические липиды, сложные эфиры глицерина и высших жирных кислот, в которых одна из гидроксильных групп глицерина взаимодействует с ортофосфорной кислотой, к которой в свою очередь присоединяется какое-либо гидрофильное соединение. Например, фосфолипид лецитин (фосфатидилхолин) – вещество, в котором роль такого гидрофильного соединения играет холин, или фосфолипид фосфатидилэтаноламин, где фосфорная кислота связана с этаноламином. В результате в молекуле фосфолипида присутствуют две разноименные части: полярная гидрофильная «головка» и два неполярных гидрофобных «хвоста» – остатки жирных кислот. В растениях из фосфолипидов построен бислойный каркас всех клеточных мембран.

Фруктоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, моносахарид, состоящий из шести углеродных атомов, еще называемый левулезой, или плодовым сахаром. Фруктоза – самый сладкий сахар. В растениях она содержится в свободном состоянии, входит в состав олигосахаридов (сахарозы, рафинозы) и полисахаридов (инулина). Фосфорные эфиры фруктозы участвуют в углеводном обмене, например в процессе гликолиза.

Хитин – основной полисахарид клеточных стенок грибов. Он состоит из остатков N-ацетилглюкозамина, соединенных 1–4-связями. Молекулы этого полимера представляют собой длинные цепочки, собранные с помощью водородных связей в микрофибриллы, которые имеют полукристаллическую структуру.

Хромопротеиды – сложные белки, в молекулу которых входит окрашенная простетическая группа. Примерами могут служить белки, связанные с пигментами хлорофиллом, каротиноидами, фитохромами

и др. Хромопротеиды принимают прямое участие в окислительно-восстановительных процессах фотосинтеза, дыхания.

Целлобиоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, структурный мономер целлюлозы. В растениях ее можно обнаружить очень редко, так как она быстро расщепляется с помощью фермента целлобиазы. Целлобиоза состоит из двух остатков глюкозы, является редуцирующим сахаром.

Целлюлоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, основной химический компонент клеточной стенки, структурный полисахарид растений, состоящий из мономеров целлобиозы, которая в свою очередь состоит из двух остатков глюкозы, соединенных между собой 1–4-гликозидными связями. Молекула целлюлозы включает несколько тысяч остатков глюкозы, представляет собой длинные цепи, имеющие жесткую линейную структуру, в которой не образуется спираль. Молекулы полимера с помощью водородных связей соединены параллельно друг другу в пучки, так называемые мицеллы, которые в свою очередь объединяются в микро- и макрофибриллы. Последние образуют каркас клеточных стенок растений.

Циклическая формула моносахаров. В живых растениях молекулы моносахаридов в основном существуют не в виде линейных цепочек альдо- и кетоспиртов, а в циклических формах (полуацетали). Последние образуются в результате реакции внутри молекулы между альдо- или кетогруппой и гидроксилом спиртовой группы. У циклических форм моносахаридов, в отличие от линейных, появляется дополнительный асимметрический атом, в результате возникает еще одна пара стереоизомеров, которые обозначают буквами α и β. У этого атома углерода имеется новый гидроксил, который называется гликозидным. При изображении моносахарида в виде перспективной формулы (горизонтальное кольцо) в случае α-конфигураций эту группу -ОН изображают снизу, у β-форм – над плоскостью кольца.

Цистеин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота, которая содержит атом серы в сульфгидрильной группе: $HS\text{-}CH_2\text{-}CH(NH_2)\text{-}COOH$. Цистеин относится к первичным аминокислотам, образующимся (наряду с углеводами) непосредственно в процессе фотосинтеза.

Цитозин – гетероциклическое соединение, являющееся производным пиримидина. Цитозин является азотистым основанием, входящим в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот.

1.2.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Изучение физических и химических свойств растительного белка [6, с. 28–30]

Простые растительные белки (протеины) разделяются на четыре основные группы: альбумины, глобулины, проламины и глютелины. Альбумины представляют собой водорастворимые белки, глобулины нерастворимы в воде, но растворяются в слабых растворах нейтральных солей. Глобулины составляют большую часть белка многих семян, особенно у бобовых культур. Проламины, которые растворимы в 60–80%-м этиловом спирте, и глютелины (растворимы в слабых растворах щелочей) являются запасными белками злаков.

Под влиянием различных неблагоприятных внешних факторов происходит изменение нативной конформации белковой молекулы – денатурация белка.

Для того чтобы обнаружить белки в анализируемом материале, используются качественные химические реакции.

Цель работы. Получить вытяжку глобулинов и изучить их физические и химические свойства.

Ход работы

1. *Получение вытяжки белка.* С помощью 10 %-го раствора сернокислого аммония-$(NH_4)_2SO_4$ из гороховой муки получают коллоидный раствор белка глобулина.

2. *Осаждение глобулина.* При разбавлении солевого раствора водой происходит выпадение белка в осадок.

3. *Фракционирование белков с помощью солевого метода***.** В крепких растворах нейтральных солей глобулины дают осадок.

4. *Денатурация белка.* Под действием концентрированной HCl или при нагревании (кипячении) белок выпадает в осадок, который не растворяется при добавлении раствора $(NH_4)_2SO_4$.

5. *Биуретовая реакция.* Смешивают растворы NaOH, $CuSO_4$ и вытяжку белка. Раствор окрашивается в сине-фиолетовый цвет. Эту качественную реакцию дают все соединения, содержащие пептидную группу.

6. *Ксантопротеиновая реакция.* При добавлении к раствору белка концентрированной азотной кислоты белок свертывается и окрашивается в желтый цвет. При добавлении раствора аммиака жел-

тый цвет переходит в оранжевый. Эта реакция характерна для аминокислот фенилаланина, тирозина, триптофана.

Наблюдения зарисовать цветными карандашами и сделать выводы о физических и химических свойствах белка.

Работа № 2. Изучение физических и химических свойств растительных жиров [6, с. 32–33]

По своему химическому составу жиры являются сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и трех остатков высших карбоновых кислот. Растительные жиры в воде нерастворимы, с ней они образуют механическую смесь – эмульсию. Жиры растворяются в органических растворителях.

Цель работы. Изучить физические и химические свойства растительных жиров.

Ход работы

1. *Получение эмульсии.* В пробирку к 10 мл воды добавить 0,5 мл подсолнечного масла, закрыть пробирку большим пальцем и встряхивать 3 мин. Масло, разбиваясь на мелкие капельки, дает эмульсию. В подщелоченной воде капельки масла станут гораздо мельче, и эмульсия будет держаться дольше.

2. *Омыление жиров.* В результате химического взаимодействия щелочи NaOH и жира образуется глицерин и натриевое мыло – происходит реакция омыления. Продукты этой реакции растворимы в воде и дают пену.

Работа № 3. Изучение физических и химических свойств моно-, ди- и полисахаридов [6, с. 21–24]

Моно- и дисахариды, имеющие в составе молекулы альдегидную или кетонную группу, способны восстанавливать окись меди, содержащуюся в реактиве Фелинга, до закиси меди. Последняя выпадает в осадок кирпично-красного цвета.

$$C_6H_{12}O_6 + 2COOK\text{-}(CHO)_2\text{-}Cu\text{-}COONa + 2H_2O \rightarrow$$

глюкоза — жидкость Фелинга

$$\rightarrow C_5H_{11}O_5COOH + Cu_2O + 2COOK\text{-}(CHOH)_2\text{-}COONa$$

глюконовая кислота — закись меди — сегнетова соль

Качественная реакция на полисахарид крахмал происходит при добавлении раствора йода, появляется характерное синее окрашивание.

Цель работы. Получить из растительного материала растворы углеводов и изучить их физические и химические свойства.

Ход работы

1. *Моносахариды ($C_6H_{12}O_6$).* Из корнеплода моркови получить водную вытяжку моносахаридов. При добавлении к вытяжке реактива Фелинга обнаруживают восстанавливающие моносахариды (в частности, глюкозу).

2. *Дисахариды ($C_{12}H_{22}O_{11}$).* Из тщательно измельченных проросших семян ячменя получить водную вытяжку мальтозы. С вытяжкой провести реакцию Фелинга. Наблюдается образование большого количества осадка закиси меди.

Из корнеплода сахарной свеклы получить вытяжку сахарозы (можно использовать для этой цели обыкновенный пищевой сахар). Провести реакцию с фелинговой жидкостью, регистрируется очень небольшой осадок закиси меди. Последний образуется из-за наличия примеси моносахаров. Раствор химически чистой сахарозы жидкость Фелинга не восстанавливает.

Выполнить кислотный гидролиз сахарозы. Химическая реакция превращения дисахарида в моносахариды происходит по следующему уравнению:

$$\underset{\text{сахароза}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + 2H_2O \xrightarrow{100^{o}C,\ HCl} \underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{фруктоза}}{C_6H_{12}O_6}$$

После выполнения гидролиза прилить к продуктам реакции фелинговую жидкость. Фиксируется выпадающий в большом количестве кирпично-красный осадок закиси меди.

3. *Полисахариды ($(C_6H_{10}O_5)_n$).* Из клубней картофеля получить крахмал. В опыте убеждаются, что крахмал нерастворим в холодной воде, он оседает на дно. В горячей воде крахмал образует коллоидный раствор (клейстер). Добавить в пробирку с крахмалом несколько капель раствора йода. Наблюдается характерное синее окрашивание.

Провести реакцию с фелинговой жидкостью. Убедиться, что крахмал не способен восстанавливать медь из ее окиси.

Провести кислотный гидролиз крахмала. Реакция идет по уравнению

$$\underset{\text{крахмал}}{(C_6H_{10}O_5)_n} + nH_2O \xrightarrow{100^\circ C,\ HCl} \underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6}$$

В том, что в результате получилась глюкоза, убеждаются, проведя реакцию с жидкостью Фелинга. Наблюдается выпадение обильного осадка закиси меди.

Все результаты необходимо записать в сводную таблицу и сделать выводы о физических и химических свойствах глюкозы, сахарозы, мальтозы и крахмала.

Название углевода	Формула	Растворимость в воде	Химическая реакция	
			с йодом	фелинговой жидкостью
Глюкоза Сахароза Мальтоза Крахмал				

Работа № 4. Обнаружение алкалоидов в растениях [6, с. 36]

Цель работы. Анализ растительного материала на наличие алкалоидов.

Принцип метода. Для алкалоидов характерна цветная реакция с йодом (красновато-бурое окрашивание).

Ход работы. В пробирку налить 0,5–1 мл настоя табака или листьев белены. Добавить 1–2 капли раствора йода в йодистом калии. Появление красновато-бурой окраски указывает на наличие алкалоидов в растительном материале.

Работа № 5. Определение общей кислотности в растениях [6, с. 37–38]

Цель работы. Выделение органических кислот из растительного материала и определение суммарной кислотности.

Принцип метода. Кислоты извлекаются из измельченного растительного материала в результате нагревания с водой при темпера-

туре 80–90°С в течение 30 минут. Извлеченные кислоты оттитровывают раствором щелочи. Общее количество кислот обычно пересчитывают на яблочную кислоту.

Ход работы

*Получение экстракта***.** Свежие плоды, овощи или листья тщательно измельчить. Навеску в 10 г перенести без потерь в мерную колбу на 100 мл. Прилить около 70 мл дистиллированной воды и выдержать 30 минут на водяной бане (80–90°С). Затем колбу охладить, довести до метки, отфильтровать содержимое. Фильтрат используется для определения общей кислотности.

*Титрование и расчет***.** В коническую колбу на 100 мл перенести 50 мл фильтрата. Исследуемый раствор оттитровать 0,1 н. раствором NaOH (предварительно добавить по несколько капель раствора фенолфталеина). Объем щелочи, использованный для титрования, соответствует количеству органических кислот во взятой пробе.

Количество миллиэквивалентов кислот, содержащееся в 1 г образца, равняется

$$((X \cdot 0{,}1)/m) \cdot (100/50),$$

где X – число мл 0,1 н NaOH, затраченное на титрование;

m – навеска, г.

Для пересчета на яблочную кислоту (мг/г сырой массы) необходимо полученный результат умножить на 67 (1 мг-экв яблочной кислоты равен 134/2 = 67 мг).

1.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Мономер РНК – это:

1) азотистое основание + рибоза + остаток фосфорной кислоты;

2) азотистое основание + пентоза + остаток фосфорной кислоты;

3) пуриновое основание + рафиноза + остаток фосфорной кислоты;

4) витамин + пентоза + остаток фосфорной кислоты;
5) азотистое основание + гексоза + остаток фосфорной кислоты.

2. В молекуле глюкозы содержится следующее количество карбонильных групп:
1) одна;
2) две;
3) пять;
4) шесть;
5) двенадцать.

3. Молекула жира состоит из остатков высших карбоновых кислот и остатка:
1) одноатомного спирта;
2) кетона;
3) трехатомного спирта глицерина;
4) этилового спирта;
5) альдегида.

4. При помощи каталазы разлагается:
1) окись водорода;
2) перекись водорода;
3) окись углерода;
4) двуокись углерода;
5) озон.

5. Сахароза состоит из остатков:
1) глюкозы и фруктозы;
2) фруктозы и галактозы;
3) двух глюкоз;
4) двух фруктоз;
5) двух рибоз.

6. Молекула крахмала состоит из мономеров:
1) мальтозы;
2) фруктозы;
3) рибозы;
4) амилозы;
5) амилазы.

7. В результате замены одного водорода в метильной группе аланина на SH-группу получится следующее вещество:
1) вода;
2) цистеин;
3) молочная кислота;

4) пролин;
5) гистидин.

8. Специфичность фермента обусловлена наличием:
1) апофермента;
2) яблочной кислоты;
3) простетической группы;
4) АТФ;
5) аминокислоты аланина.

9. Первичную структуру белка определяет:
1) чередование отрицательно и положительно заряженных аминокислотных остатков;
2) порядок расположения полярных и неполярных аминокислот;
3) последовательность остатков аминокислот;
4) прочность пептидной связи;
5) наличие дисульфидных мостиков.

10. При кислотном гидролизе целлюлозы образуется:
1) глюкоза;
2) рибоза;
3) амилаза;
4) амилопектин;
5) амилоза.

11. К редуцирующим сахарам относятся:
1) мальтоза;
2) сахароза;
3) глюкоза;
4) амилоза;
5) амилопектин.

12. Для ферментов характерны следующие свойства:
1) специфичность действия;
2) лабильность структуры;
3) независимость активности от температуры;
4) нерастворимость в воде;
5) обязательное включение в продукты реакции.

13. Под биохимическим термином «редуцирующие сахара» подразумеваются:
1) сахара, которые окрашивают воду в красный цвет;
2) сахара, которые не растворяются в воде;
3) сахара, которые окисляются на воздухе;

4) сахара, которые восстанавливаются в воде;

5) сахара, которые восстанавливают жидкость Фелинга.

14. Ферменты – это:

1) полимерные соединения клетки, состоящие из остатков жирных кислот;

2) химические соединения, не имеющие первичной и третичной структуры полимера;

3) белки, способные катализировать биохимическую реакцию;

4) участки ДНК, ответственные за ферментацию;

5) участки полисахарида с простетической группой.

15. Для ферментов верно утверждение:

1) активность ферментов не зависит от температуры и величины pH среды;

2) ферменты действуют только один раз и затем разрушаются;

3) ферменты изменяют (главным образом снижают) свою активность, если их третичная структура нарушена;

4) ферменты обеспечивают энергию, необходимую для стимулирования реакции;

5) ферменты ингибируют течение химических реакций.

16. В биохимических реакциях метаболизма энергия может запасаться в результате:

1) синтеза ДНК в условиях стресса;

2) синтеза АМФ из АДФ;

3) соединения двух фосфатных групп;

4) отщепления фосфата от фосфолипида;

5) синтеза АТФ из АДФ и фосфатной группы.

17. Сера входит в состав:

1) белков;

2) полимерных углеводов;

3) нейтральных жиров;

4) олигосахаридов;

5) нуклеиновых кислот.

18. Липиды в клетке выполняют функции:

1) энергетическую, транспортную, запасающую;

2) энергетическую, запасающую, структурную;

3) энергетическую, транспортную, сигнальную;

4) информационную, транспортную, сигнальную;

5) информационную и энергетическую.

19. Состав мономеров молекул ДНК и РНК отличается друг от друга содержанием:

1) только азотистых оснований;
2) сахара и аминокислот;
3) сахара и азотистых оснований;
4) остатков жирных кислот;
5) сахара и остатков фосфорных кислот.

20. Белки – это полимеры, состоящие:

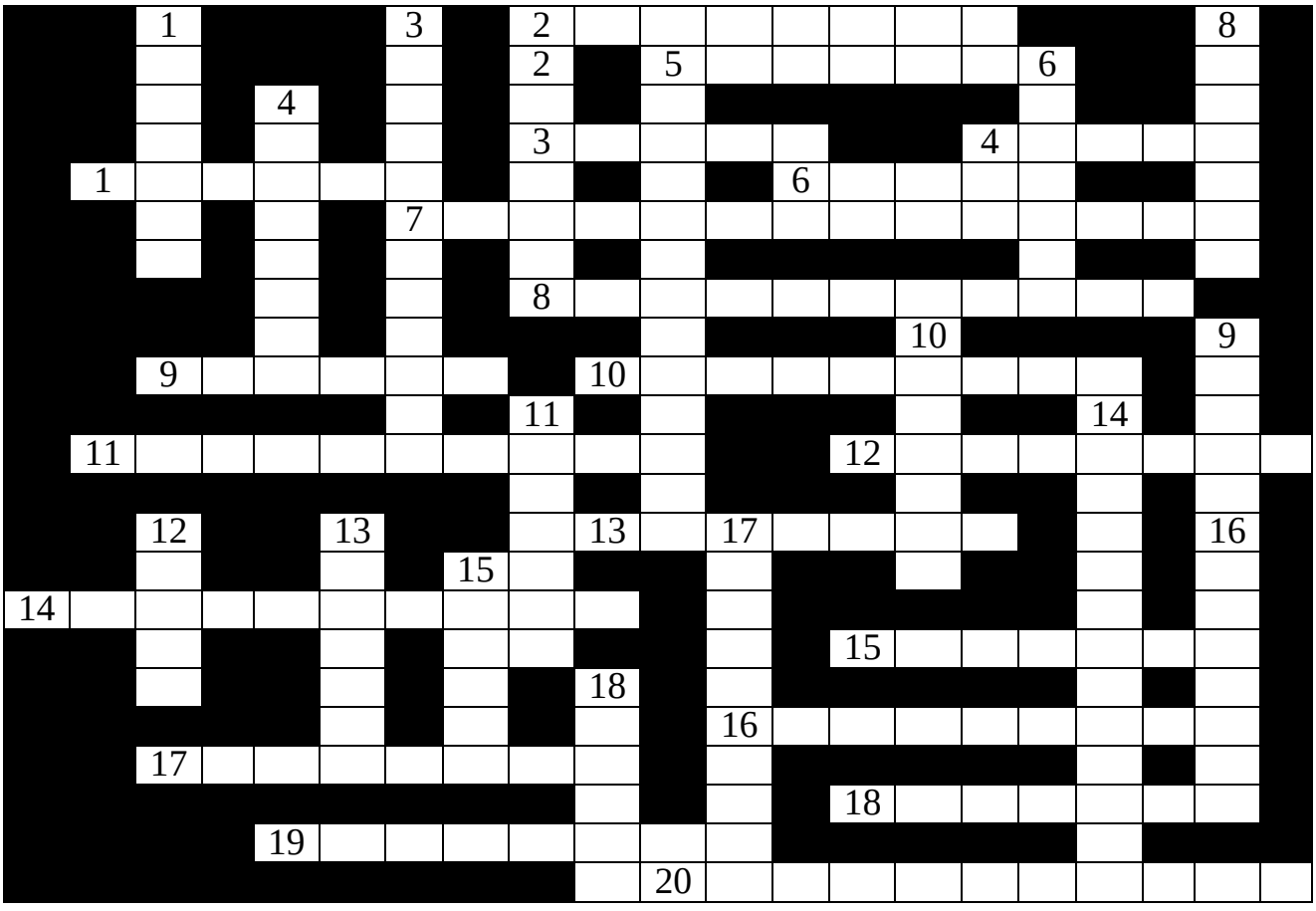
1) из большого количества фосфатных групп, объединенных с сахарными группами;
2) аминокислот**,** соединенных пептидными связями;
3) остатков жирных кислот, соединенных пептидными связями;
4) нуклеотидов;
5) нуклеотидов, связанных с триглицеридами.

Контрольные вопросы

1. Каково химическое строение белковых молекул?
2. Назовите физико-химические свойства белка.
3. Как устроены ферменты?
4. Каков механизм действия и регуляции активности ферментов?
5. Что представляют собой нуклеиновые кислоты: химическое строение, свойства, функциональная роль?
6. Где сильнее связь: между аденином и тимином или гуанином и цитозином?
7. Что такое макроэргические соединения клетки?
8. Каким образом реализуется в клетке записанная в ядре наследственная информация?
9. Расскажите о строении и физико-химических свойствах липидов.
10. Охарактеризуйте моно- и олигосахариды: строение и химические свойства.
11. Каковы основные функции моно- и олигосахаридов в растении?
12. Каково строение и функциональная роль полисахаридов?
13. Из каких химических веществ состоит клеточная стенка?
14. Назовите основные функции белка в клетке.
15. Каковы функции липидов в растении?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – аминокислота, накапливающаяся в клетках при воздействии на растения стресс-факторов; 2 – вещества, необходимые в очень малых количествах для существования любого живого организма; 3 – вещества, образующиеся из дикарбоновых аминокислот путем присоединения к ним аммиака; 4 – полимеры, состоящие из аминокислот; 5 – линейная цепочка, составная часть крахмала; 6 – незаменимая аминокислота (C_5); 7 – белки, имеющие в своем составе углеводы; 8 – составная часть крахмала, имеющая разветвленную структуру; 9 – азотистое основание; 10 – водорастворимые белки; 11 – белковая часть молекулы фермента; 12 – спирт, участвующий в построении молекулы жира; 13 – шестиуглеродные углеводы; 14 – вещества, состоящие из двух моносахаров; 15 – полимер, включение которого в состав клеточной стенки приводит к ее одревеснению; 16 – незаменимая аминокислота, содержащая атом серы; 17 – полимер, участвующий в регуляции транспорта органических веществ по флоэме; 18 – дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и галактозы; 19 – пятиуглеродный моносахарид; 20 – полимер, при полном гидролизе которого образуются моносахариды.



По вертикали: 1 – вещество, входящее в состав вторичной клеточной стенки и придающее ей свойство газо- и водонепроницаемости; 2 – первичная аминокислота (C_3); 3 – первичная оксиаминокислота (C_3); 4 – дисахарид, состоящий из остатков глюкозы; 5 – соединения, содержащие амино- и карбоксильные группы; 6 – азотистое основание; 7 – первичная аминокислота (C_2); 8 – незаменимая аминокислота, участвующая в орнитиновом цикле; 9 – незаменимая аминокислота (C_6); 10 – фермент, гидролизующий крахмал до мальтозы; 11 – низкомолекулярные соединения, состоящие из аминокислот; 12 – гидрофобные вещества, входящие в состав кутикулы; 13 – запасной полисахарид; 14 – моносахарид, входящий в состав нуклеотидов ДНК; 15 – азотистое основание; 16 – дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы; 17 – небелковая часть молекулы фермента; 18 – моносахарид, входящий в состав нуклеотидов РНК.

1.2.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьев [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 288 с.

6. Гусейнова В.Е., Моисеева Н.П., Моргун В.Н. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

Дополнительная:

7. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

8. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

9. Дерябин, Д.Г. Функциональная морфология клетки / Д.Г. Дерябин. – М.: Изд-во КДУ, 2005. – 320 с.

10. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модуль 2. ВОДНЫЙ И МИНЕРАЛЬНЫЙ ОБМЕНЫ РАСТЕНИЙ

Модульная единица 2.1. Водный обмен

2.1.1. Состояние, поглощение, транспорт и выделение воды в растениях

Состояние воды в клетке

В клетке в основном содержится связанная вода. Выделяют три формы такой воды: 1) осмотически связанная с ионами в результате их гидратации – формирования слоя молекул-диполей воды вокруг ионов; 2) коллоидно связанная с биомолекулами – белками и полисахаридами и 3) капиллярно связанная, находящаяся в межклеточном пространстве или клеточных стенках, которые обладают высокой гигроскопичностью и удерживают воду за счет большой гидрофильности целлюлозных и пектиновых компонентов.

Чем выше содержание в клетке химически или физически связанной воды, тем ниже ее активность, т.е. способность воды выступать, например, в качестве растворителя. Мера активности воды в клетке представляет собой ее водный потенциал. Он выражается в единицах давления – атмосферах, барах, паскалях. Условно потенциал чистой воды равен нулю. Водный потенциал любого водного раствора является отрицательной величиной, так как присутствие растворенного вещества понижает свободную энергию молекул воды. Водный потенциал клетки равен сумме осмотического потенциала, потенциала давления, гравитационного потенциала и потенциала набухания.

Показатель состояния воды в клетке, определяемый концентрацией растворенного вещества, называется осмотическим потенциалом. Он характеризует способность воды диффундировать через мембраны или поглощаться клеткой.

Величина, отражающая влияние на активность воды силы тяжести и заставляющая воду двигаться вниз до тех пор, пока силе гравитации не будет противостоять равная ей по величине другая сила, называется гравитационным потенциалом. Эта составляющая водного потенциала заметно сказывается на нем лишь при поднятии воды на относительно большую величину (например, в кроны деревьев).

При поглощении воды клеткой возникает эластичное растяжение клеточной стенки. Тургорное противодавление клеточной стенки, отражающее влияние на активность воды механического (гидростатического) давления, называется потенциалом давления. При равенстве потенциала давления осмотическому потенциалу клетки последняя перестает поглощать воду, так как в этом случае ее водный потенциал становится равным нулю.

Состояние растительных клеток или тканей, характеризующееся величиной напряжения, степенью насыщенности их водой, называется тургором. При увеличении объема вакуоли и прижимания цитоплазмы к клеточной стенке возникает тургорное давление. Оно придает механическую прочность растительным тканям и поддерживает их форму в пространстве.

Сосущая сила, которая связана с поглощением воды клетками в процессе гидратации белков и других высокомолекулярных соединений, есть потенциал набухания. Он, главным образом, реализуется при поглощении воды сухими семенами.

Поглощение и транспорт воды в растениях

Градиент водного потенциала между клеткой и окружающим пространством создает движущую силу потока воды через мембрану. Если окружающая клетку среда представляет собой гипертонические, более концентрированные, чем клеточный сок, растворы, то вода станет выходить из клетки наружу. Это приведет к потере тургора клеткой, отделению плазмалеммы от клеточной стенки и обособлению протопласта – явлению плазмолиза.

Обычно градиент осмотической компоненты водного потенциала в системе клетка–окружающая среда имеет такое направление, что происходит пассивное поглощение воды клеткой. Сила, которая обусловливает поглощение корневой системой воды и ее поднятие по растению, называется корневым давлением. Этот процесс косвенно зависит от энергии дыхания. Поэтому на поглощение воды корнем из внешних факторов основное влияние оказывает температура и газовый состав корнеобитаемой среды (содержание кислорода и углекислого газа), из внутренних – обеспечение корней ассимилятами, активность ростовых процессов и мощность развития корневой системы.

Механизм, обеспечивающий поднятие воды по растению за счет корневого давления, – носит название нижнего концевого двигателя

водного тока. Работу этого механизма можно проследить, наблюдая: 1) плач растений – процесс выделения пасоки из сосудов срезанного стебля или 2) гуттацию – выделение капель воды через гидатоды – комплексы специализированных клеток, расположенные на краях или кончиках листьев, функцией которых является выделение капельно-жидкой воды. Гуттация обычно имеет место в условиях высокой влажности воздуха, когда «выключен» верхний концевой двигатель водного тока – транспирация.

Транспирация и водный баланс растений

Транспирация – есть физиологический процесс испарения воды надземными органами растений. Он осуществляется в основном из листьев через устьица и кутикулу. Устьичная транспирация состоит из четырех этапов: 1) передвижение воды из сосудов в клеточные стенки мезофилла; 2) испарение с поверхности клеток мезофилла; 3) диффузия водяных паров в воздушные полости листа; 4) выход водяных паров в атмосферу через устьичные щели.

Механизм открывания устьиц в ответ на световое воздействие представляет следующую последовательность событий: воздействие света – включение протонной помпы плазмалеммы замыкающих клеток – выход H^+ из замыкающих клеток – повышение внутриклеточного pH – образование в клетках малата – транспорт ионов калия и хлора в замыкающие клетки – снижение осмотического потенциала этих клеток – поступление воды в замыкающие клетки – повышение их тургора – открывание устьиц. При закрывании устьиц в ответ на выключение света последовательность событий носит обратный характер.

Кутикулярная транспирация заключается в испарении воды в атмосферу из клеточных стенок эпидермальных клеток листа. При открытых устьицах вклад выхода водяного пара через кутикулу в общую транспирацию составляет в среднем около 10 процентов. Интенсивность кутикулярной транспирации обычно выше у молодых листьев, имеющих тонкую кутикулу, и у старых листьев, у которых кутикула начинает разрушаться.

Водный обмен складывается из процессов поглощения воды корневой системой, ее транспорта, распределения по растению и выделения воды за счет транспирации или гуттации. Характер водообмена обусловлен состоянием воды в клетках (тканях) и

параметрами внешней среды. Результатом водообмена растения является его водный баланс.

Если выход водяных паров из листьев существенно превосходит по интенсивности поглощение влаги корневой системой, то появляется водный дефицит. В ночной период при отсутствии транспирации и активной работе нижнего концевого двигателя водного тока водный дефицит, как правило, исчезает. Не покрываемый к утру водный дефицит при отсутствии восстановления водного баланса растения называется остаточным водным дефицитом. Значение влажности или водного потенциала почвы, при котором наступает стойкое и длительное подвядание листьев, называется уровнем устойчивого завядания. Такое состояние водного режима растений не восстанавливается за ночной период.

Водообмен растений может подстраиваться к факторам окружающей среды за счет изменения интенсивности транспирации при помощи изменения ширины раскрытия (апертуры) устьичных щелей. Из внешних факторов наиболее сильное влияние на устьичные движения оказывают свет синей области спектра и влажность воздуха, а из внутренних факторов – концентрация фитогормона абсцизовой кислоты и содержание углекислого газа.

В регуляции водного баланса, кроме устьиц, большую роль играет водоудерживающая способность – величина, характеризующаяся скоростью потери влаги побегом или листом. На нее влияет физическое водоудержание клеток, строение кутикулы, морфология листа и его ярус. Существует строгая ярусная изменчивость анатомического строения листа: чем выше расположен лист на стебле (дальше от корневой системы), тем сильнее у него выражены признаки ксероморфности, повышающие уровень засухоустойчивости (закон Заленского).

По отношению к воде как экологическому фактору растения подразделяются: на гигрофиты – растения, произрастающие преимущественно в условиях повышенной атмосферной влажности, которые плохо переносят почвенную и воздушную засуху; гидрофиты – растения, способ обитания которых состоит в полном или частичном погружении в воду; ксерофиты – растения, которые хорошо переносят почвенную и воздушную засуху; мезофиты – растения, занимающие по способности регулировать свой водный режим промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. Абсолютное большинство сельскохозяйственных растений относится к мезофитам.

Связь между транспирацией, с одной стороны, и фотосинтезом, продуктивностью, с другой, выражается через транспирационный коэффициент – величину, выражающуюся количеством граммов воды, которая выделилась растением в процессе транспирации за время накопления им одного грамма сухого вещества. Значение транспирационного коэффициента у культурных растений варьирует от 100 до 500. Относительно низкими его значениями характеризуются просовидные злаки (просо, сорго). В сельскохозяйственной практике большее значение имеет коэффициент водопотребления – отношение эвапотранспирации (суммарного расхода воды за вегетацию одним гектаром посева или насаждения, включая испарение с поверхности почвы и собственно транспирацию растений) к созданной биомассе или хозяйственно полезному урожаю. Этот коэффициент зависит от вида растений и почвенно-климатических условий. Например, коэффициент водопотребления основных зерновых культур составляет 400–600 во влажные годы и 2000–2500 в засушливые.

2.1.2. Базовые термины и понятия

Активность воды – способность воды совершать работу, например выступать в качестве растворителя или агента гидролитической диссоциации. Чем выше содержание в клетке связанной (химически, физически) воды, тем ниже показатель ее активности. Максимальная активность характерна для дистиллированной воды.

Водный дефицит – степень ненасыщенности растительных тканей (обычно листьев) водой, разность между содержанием воды в полностью тургесцентной ткани и ее содержанием в данное время. Этот физиологический показатель выражается в процентах от максимального содержания воды в ткани. Водный дефицит появляется в то время, когда выход водяных паров из листьев существенно превосходит по интенсивности поглощение влаги корневой системой. В ночной период при отсутствии транспирации и активной работе нижнего концевого двигателя водного тока рассматриваемый дефицит, как правило, исчезает. Не покрываемый к утру водный дефицит, при отсутствии восстановления водного баланса растения, называется остаточным водным дефицитом. Значение водного дефицита растительной ткани, при котором еще не происходит негативного воздействия на процессы жизнедеятельности, составляет 15–20 процентов.

Водный обмен – процессы, складывающиеся из поглощения воды корневой системой, ее транспорта, распределения по растению и выделения воды за счет транспирации или гуттации. Характер водообмена обусловлен состоянием воды в клетках (тканях) и параметрами внешней среды.

Водный потенциал – свободная энергия молекул воды, мера активности воды в клетке, ткани, любой содержащей воду среде. Условно потенциал чистой воды равен нулю. Водный потенциал любого водного раствора является отрицательной величиной, так как присутствие растворенного вещества понижает свободную энергию молекул воды. Водный потенциал клетки, ткани представляет собой сумму осмотического потенциала, потенциала давления, гравитационного потенциала и потенциала набухания (матричного потенциала). Градиент водного потенциала между клеткой и окружающим пространством создает движущую силу потока воды через мембрану. Водный потенциал выражается в единицах давления – атмосферах, барах, паскалях. Значения водного потенциала травянистых растений составляют: для корневых систем – 100–200 кПа; для листьев – 400–600 кПа.

Водный режим – см. *Водный обмен*.

Водоудерживающая способность – величина, которая характеризуется скоростью потери влаги отделенным побегом или листом. На нее влияет физическое водоудержание цитоплазмы клеток, анатомическое строение кутикулы эпидермиса, степень открытия устьиц.

Высокоосмотические растворы – концентрированные водные растворы, имеющие большую величину осмотического давления или низкий водный потенциал. Например, применяющиеся в экспериментах с растениями для создания искусственной почвенной засухи растворы сахарозы, маннита, полиэтиленгликоля являются высокоосмотическими.

Гигрофиты – растения, произрастающие преимущественно в условиях повышенной атмосферной влажности. Эти виды практически не переносят почвенную и воздушную засуху. Например, папоротник.

Гидатоды – комплекс специализированных клеточных структур, расположенный на краях или кончиках листьев, функцией которого является выделение капельно-жидкой воды. Гидатоды включают в себя эпитему – ткань, состоящую из бесхлорофильных клеток, и водяное устьице. Замыкающие клетки последнего, в отличие от обычных воздушных устьиц, не способны к движению.

Гидратация – процесс формирования слоя молекул-диполей воды, связанных с ионом. При гидратации катиона молекулы воды ориентируются отрицательными полюсами (атомами кислорода) внутрь комплекса. Если же гидратируется анион, то внутрь направлены положительные полюсы молекул-диполей воды (атомы водорода).

Гидрофиты – растения, обычный способ обитания которых состоит в полном или частичном погружении в воду. Например, растения кувшинки.

Гипертонический раствор – раствор, имеющий более высокое осмотическое давление (более низкую величину водного потенциала) по отношению к раствору с меньшим осмотическим давлением. Помещение живых растительных клеток в гипертонический раствор приводит к их плазмолизу.

Гипотонический раствор – раствор, имеющий меньшую величину осмотического давления (более высокую величину водного потенциала) по отношению к другому раствору. Помещение живых растительных клеток в гипотонический раствор повышает степень их тургесцентности либо (если клетка находится в состоянии плазмолиза) сопровождается явлением деплазмолиза.

Гравитационный потенциал – величина, отражающая влияние на активность воды силы тяжести и заставляющая воду двигаться вниз до тех пор, пока силе гравитации не будет противостоять равная ей по величине другая сила. Зависит от веса поглощенной воды. Гравитационный потенциал заметно сказывается на водном потенциале при поднятии воды на относительно большую величину (например, в кроны высоких деревьев).

Гуттационная жидкость (гуттат) – водный раствор, выделяющийся растением через гидатоды. Поскольку гуттат профильтровывается через клетки эпитемы, он имеет значительно меньшую (почти на порядок) концентрацию органических веществ и минеральных солей, чем пасока.

Гуттация – процесс выделения капель воды через гидатоды, обусловленный работой нижнего концевого двигателя (корневым давлением). Гуттация регистрируется, как правило, в условиях высокой влажности воздуха, когда «выключен» верхний концевой двигатель водного тока – транспирация. В естественных условиях умеренной зоны этот процесс можно наблюдать на листьях или семядолях молодых растений ранним утром. Интенсивно гутируют пшеница, ячмень, огурец, земляника.

Диполь – совокупность двух разноименных зарядов, расположенных на некотором расстоянии друг от друга. В молекуле воды со стороны кислорода образуется отрицательный заряд, а со стороны каждого атома водорода – положительный. В результате при общей электронейтральности вода является полярной молекулой – диполем. Слабые электростатические взаимодействия между атомами водорода и кислорода в соседних молекулах воды обеспечиваются за счет водородных связей.

Закон Заленского – существование строгой ярусной изменчивости анатомического строения листа. Чем выше расположен лист на стебле (дальше от корневой системы), тем сильнее у него выражены признаки ксероморфности, повышающие уровень засухоустойчивости.

Изотонические растворы – растворы, имеющие одинаковую величину осмотического давления (равные значения водного потенциала).

Капиллярно-связанная вода – вода, находящаяся в межклеточном пространстве или клеточных стенках. Последние обладают высокой гигроскопичностью и удерживают воду за счет большой гидрофильности целлюлозных и пектиновых компонентов.

Коллоидно-связанная вода – вода, связанная с биомолекулами, коллоидами. Вода, находящаяся внутри коллоидной системы, называется интрамицеллярной, а вода, расположенная на поверхности коллоидов и между ними, относится к интермицеллярной. Таким способом вода связывается с белками и полисахаридами.

Корневое давление – механизм, обеспечивающий поглощение корневой системой и поднятие воды по растению. Этот осмотический процесс происходит пассивно, но косвенно зависит от энергии дыхания. Поэтому на поглощение воды корнем из внешних факторов основное влияние оказывает температура и газовый состав корнеобитаемой среды (содержание кислорода и углекислого газа), из внутренних – обеспечение корней ассимилятами, активность ростовых процессов и мощность развития поверхности корневой системы.

Корнеобеспеченность – отношение массы корневой системы растения к общей биомассе или надземной ее части. Этот показатель имеет большое значение в приспособлении растений к почвенной засухе. Корнеобеспеченность увеличивается при воздействии этого стрессора, особенно у засухоустойчивых видов и сортов.

Коэффициент водопотребления – отношение эвапотранспирации к созданной биомассе или хозяйственно полезному урожаю. Этот

коэффициент зависит от вида растений и почвенно-климатических условий. Например, коэффициент водопотребления основных зерновых культур составляет 400–600 во влажные годы и 2000–2500 в засушливые.

Кутикулярная транспирация – процесс испарения воды в атмосферу из клеточных стенок эпидермальных клеток листа. При открытых устьицах вклад выхода водяного пара через кутикулу в общую транспирацию составляет в среднем около 10 процентов. Интенсивность кутикулярной транспирации обычно выше у молодых листьев, имеющих тонкую кутикулу, и у старых листьев, у которых кутикула начинает разрушаться.

Матричный потенциал – см. *Потенциал набухания биоколлоидов.*

Мезофиты – растения, по способности регулировать свой водный режим занимающие промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. К мезофитам относится подавляющее большинство культурных растений.

Набухание семян – увеличение массы и объема семян, происходящее в результате поглощения воды за счет матричных сил. При набухании биоколлоидов имеют место чисто физические процессы адгезии (прилипания) воды к высокомолекулярным соединениям, например целлюлозе в микрокапиллярах воздушно-сухого семени, и взаимодействие с различными гидрофильными биополимерами – белками, гемицеллюлозой и др.

Нижний концевой двигатель водного тока – механизм, обеспечивающий поднятие воды по растению за счет корневого давления. Визуально работа нижнего концевого двигателя может регистрироваться по интенсивности процесса гуттации, а также «плача» растений.

Осмос – односторонняя диффузия молекул воды или другого растворителя через полупроницаемую мембрану, как правило, по градиенту осмотического потенциала.

Осмотически связанная вода – молекулы воды, связанные с ионами в результате их гидратации. В основе этого явления лежит то, что молекула воды представляет собой диполь.

Осмотический потенциал – показатель состояния воды в системе, определяемый концентрацией растворенного вещества, который характеризует способность воды диффундировать или поглощаться. Поглощение воды корневой системой происходит по гради-

енту осмотической компоненты водного потенциала. Осмотический потенциал системы (клетки, ткани, раствора) – величина равная, но противоположная по знаку ее осмотическому давлению.

Относительная транспирация – отношение интенсивности транспирации к скорости испарения с открытой водной поверхности такой же площади, как и площадь листьев. Величина относительной транспирации варьирует от 0,01 до 1,0.

Плазмолиз – явление отделения плазмалеммы от клеточной стенки и обособления протопласта, происходящее вследствие потери тургора клеткой в результате выхода из нее воды по градиенту осмотической компоненты водного потенциала. Более низкое значение водного потенциала в окружающей клетку среде экспериментально создается при помещении тонких срезов растительных тканей в гипертонические, более концентрированные, чем клеточный сок, водные растворы.

Плач растений – процесс выделения ксилемного сока или пасоки из сосудов срезанного стебля. Интенсивность выделения пасоки у травянистых растений в сутки составляет 50–500 мл, у древесных – до нескольких литров.

Потенциал давления – тургорное противодавление клеточной оболочки, которое возникает при ее эластичном растяжении в процессе поглощения воды. Он отражает влияние на активность воды механического (гидростатического) давления. При равенстве потенциала давления осмотическому потенциалу ее водный потенциал равен нулю. Если клетка помещена в чистую воду, имеющую, как известно, значение водного потенциала, равное нулю, то клетка перестает поглощать воду, так как отсутствует градиент водного потенциала клетка–среда.

Потенциал набухания биоколлоидов – сосущая сила, которая связана с поглощением воды клетками за счет процесса гидратации белков и других высокомолекулярных соединений (главным образом в прорастающих семенах).

Продуктивность транспирации – величина, оцениваемая количеством граммов сухой биомассы, накопленной растением за время, в течение которого им испарилась масса воды, равная одному литру. В зависимости от условий выращивания и видовых особенностей растений продуктивность транспирации составляет 2–8 г/л, чаще 3–5 г/л.

Свободная вода – чистая, лишенная каких-либо примесей и растворенных веществ вода с высокой подвижностью.

Связанная вода – содержащаяся в гетерогенных системах вода, которая имеет ограниченную подвижность и не может выступать в качестве растворителя каких-либо веществ. Выделяют три формы связанной воды: осмотически-связанную, коллоидно-связанную и капиллярно-связанную.

Транспирационный коэффициент – величина, выражающаяся количеством граммов воды, которая выделилась растением в процессе транспирации за время накопления им одного грамма сухого вещества. Транспирационный коэффициент у культурных растений варьирует от 100 до 500. Относительно низкими его значениями характеризуются просовидные злаки (просо, сорго).

Транспирация – физиологический процесс испарения воды надземными органами растений. Интенсивность транспирации характеризуется количеством воды, испаренной единицей поверхности листьев за единицу времени (обычно г/м^2 за час). Транспирация осуществляется в основном из листьев растений через устьица и кутикулу. Значения интенсивности транспирации в среднем составляют 25–250 г/м^2 в час.

Тургор – состояние растительных клеток или тканей, которое характеризуется величиной напряжения, степенью насыщенности их водой.

Тургорное давление – давление, которое возникает при увеличении объема вакуоли и прижимания цитоплазмы к клеточной стенке. Оно придает механическую прочность растительным тканям и поддерживает их форму.

Устойчивого завядания уровень – значение влажности или водного потенциала почвы, при котором наступает стойкое и длительное подвядание листьев. Такое состояние водного режима растений не восстанавливается за ночной период. Средний уровень устойчивого завядания выражается величинами водного потенциала почвы 1,0–1,5 МПа.

Устьичная регуляция – подстройка водообмена растений за счет изменения интенсивности транспирации при помощи изменения ширины раскрытия (апертуры) устьичных щелей. Из внешних факторов наиболее сильное влияние на устьичные движения оказывают свет синей области спектра и влажность воздуха, а из внутренних факторов – концентрация абсцизовой кислоты и содержание углекислого газа.

Устьичная транспирация – физиологический процесс испарения воды через устьица листа. Устьичная транспирация включает четыре последовательных этапа: 1) передвижение воды из сосудов ксилемы в клеточные стенки мезофилла; 2) испарение воды с поверхности клеток мезофилла; 3) диффузия водяных паров в воздушные полости листа; 4) выход водяных паров в окружающую атмосферу через устьичные щели.

Устьичные движения фотоактивные – процессы открывания и закрывания устьиц в ответ на световое воздействие. К открыванию устьиц приводит следующая последовательность событий: воздействие света – включение протонной помпы плазмалеммы замыкающих клеток – выход H^+ из замыкающих клеток – повышение внутриклеточного pH – образование в клетках малата – транспорт ионов калия и хлора в замыкающие клетки – снижение осмотического потенциала этих клеток – поступление воды в замыкающие клетки – повышение их тургора – открывание устьиц. При закрывании устьиц в ответ на выключение света последовательность событий носит обратный характер.

Эвапотранспирация – суммарный расход воды за вегетацию одним гектаром посева или насаждения. В эту величину включаются испарение с поверхности почвы и собственно транспирация растений, произрастающих на данной площади (культурные виды вместе с сорняками). Сезонная величина эвапотранспирации однолетних сельскохозяйственных культур составляет в среднем 3–5 тысяч $м^3$/га.

2.1.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Сравнение транспирации верхней и нижней сторон листа хлоркобальтовым методом [5, с. 49–51; 61–62]

Основную роль в испарении воды растением играют устьица. Интенсивность транспирации в значительной мере зависит от количества устьиц на листовой пластинке и степени их открытия. Количество устьиц на нижней и верхней стороне листа неодинаково. У растений, листья которых располагаются не вертикально, а горизонтально или под некоторыми углами к горизонту, как правило, устьица в большем количестве располагаются на нижней стороне листа. Поэто-

му транспирация происходит интенсивнее с нижнего эпидермиса. У вертикально ориентированных листьев (злаки) количество устьиц на нижней и верхней сторонах листа примерно равное. У плавающих на воде листьев (гидрофиты) устьица в большем количестве располагаются на верхней стороне.

Метод основан на изменении цвета пропитанной хлористым кобальтом и высушенной фильтровальной бумаги в зависимости от ее увлажнения. В сухом состоянии она имеет голубой цвет (цвет сухого $CoCl_2$), при увлажнении – розовеет (цвет кристаллогидрата хлористого кобальта). Если прижать к листу полоску такой фильтровальной бумаги, то она, поглощая водяные пары, будет менять свою окраску, переходя из голубой в розовую. По быстроте изменения цвета хлоркобальтовой бумаги можно судить об интенсивности процесса транспирации.

Цель работы. Сравнить скорость транспирации нижней и верхней сторон листа.

Ход работы

1. *Определение интенсивности транспирации.* С помощью скрепки осторожно зажать лист вместе с наложенными на него полосками бумаги так, чтобы не нарушить ткани листа. Отметить время, прошедшее до начала порозовения бумаги. Наблюдают разницу в окраске хлоркобальтовой бумаги с нижней и верхней стороны листа.

2. *Учет количества устьиц методом реплик*. С обеих сторон листовой пластинки наносят тонкий слой лака для ногтей. После высыхания пленок их снимают и помещают в капли воды на предметные стекла, закрывают покровными стеклами и подсчитывают количество устьиц в поле зрения микроскопа. Подсчеты необходимо сделать в 2–3 различных местах и на основании этого определить среднее количество устьиц на нижнем и верхнем эпидермисе. Результаты записать в таблицу.

Сторона листа	Начало опыта	Конец опыта (начало порозовения бумаги)	Длительность экспозиции, мин	Среднее количество устьиц в поле зрения
Нижняя				
Верхняя				

Необходимо сделать выводы о причинах различной транспирации верхней и нижней сторон листа на основании подсчета количества устьиц в поле зрения.

Работа № 2. Определение интенсивности транспирации при помощи технических весов [5, с. 51–53]

Водообмен растений складывается из трех основных этапов: поступления, передвижения и расходования воды растением. В водном режиме растений важное значение отводится интенсивности транспирации. Это количество воды, испаряемой растением с единицы листовой поверхности в единицу времени. Она может быть выражена в г/м^2 в час или в г/см^2 в час. Испаряемую воду можно отнести и к сырой массе листьев – г/г в час. Интенсивность транспирации зависит от внешних факторов, состояния самого растения и колеблется в пределах 15–250 г/м^2 в час.

К основному методу измерения интенсивности транспирации относится весовой метод, который основан на учете потери воды при ее испарении. Этим методом можно определить транспирацию целого растения, отдельных его побегов или листьев.

Цель работы. Изучить влияние света на интенсивность транспирации.

Ход работы

1. *Измерение интенсивности транспирации*. Черешок срезанного листа подрезать наискось под водой. Лист с подрезанным черешком быстро поставить в колбу с водой, обернув верхнюю часть черешка ватой для предотвращения непосредственного испарения воды из колбы. Снаружи колбу тщательно обсушить фильтровальной бумагой и весь прибор взвесить на технических весах. Результаты взвешивания занести в таблицу. Прибор поставить к источнику света на один час. Подготовленный таким же образом второй прибор поставить в темноту. Через час обе колбы взвесить повторно. Разница в конечной и начальной массе соответствует количеству испарившейся из листа воды.

2. *Определение испаряющей поверхности листа.* Для этого целесообразно использовать весовой метод: взвесить 5–10 высечек известной площади из листа; определить массу всего листа. По пропорции найти площадь листа.

Интенсивность транспирации выражается в г/м^2 в час. Ее рассчитывают по формуле

$$J_{тр} = 10000 \cdot C/S \cdot t,$$

где С – убыль массы за время опыта, г; S – площадь листа, см^2; t – продолжительность опыта, ч; 10000 – перевод см^2 в м^2.

Условия опыта	Масса колбы, г		Потеря воды листом, г	Площадь листьев, см^2	Продолжительность опыта, ч	Интенсивность транспирации, г/м^2 в час
	до опыта	после опыта				
Свет						
Темнота						

Сравнить интенсивность транспирации листьев на свету и в темноте, сделать вывод о зависимости транспирации от светового фактора.

Работа № 3. Защитная роль покровных тканей при испарении воды [5, с. 48–49]

Цель работы. Изучить значение покровных тканей для защиты растения от потери воды.

Принцип метода. Покровные ткани органов растений оказывают защитное действие на растение при испарении воды. На эпидермисе часто возникают различные волоски, усиливающие защитную функцию. При возникновении у стебля вторичной покровной ткани – перидермы – формируется мощный пробковый слой. В клеточных стенках пробковой ткани откладывается суберин – жироподобное вещество, которое делает клеточные стенки непроницаемыми для воды и газов. После формирования пробки газообмен стебля осуществляется через чечевички.

Ход работы. Взять два небольших клубня картофеля. Один из них очистить – снять вторичную покровную ткань. Взвесить каждый клубень, положить в чашку Петри и оставить на 2 часа. Через 2 часа вновь взвесить, результаты записать в таблицу. Сделать вывод о значении пробки для защиты растения от испарения воды.

Подобный опыт провести с живыми листьями. Взять два листа, у одного снять эпидермис, второй оставить целым. Взвесить листья,

повторное взвешивание сделать через два часа. Результаты записать в таблицу, сделать выводы.

Растение	Вариант опыта	Масса, г		Уменьшение массы	
		исходная	через 2 часа	г	% к исходной массе
Клубень картофеля	С пробкой				
	Без пробки				
Лист герани (бегонии или др.)	С эпидермисом				
	Без эпидермиса				

Работа № 4. Определение состояния устьиц методом инфильтрации (по Молишу) [5, с. 54–55]

Цель работы. Изучить состояние устьиц в зависимости от освещения.

Принцип метода. Метод основан на том, что жидкости, обладающие различной вязкостью, по-разному проникают через малые отверстия, например через устьичные щели листа. Это явление называется инфильтрацией. Прошедшая через устьица жидкость вытесняет из межклетников воздух и вызывает потемнение листа в том месте, где наносилась жидкость. Если жидкость не проходит через устьичную щель, то она испаряется, не оставив следа. Можно подобрать ряд жидкостей, имеющих различную вязкость, например спирт, бензол и ксилол. Спирт более вязкий, он может проникать только в хорошо открытые устьица, а ксилол – наименее вязкий и проникает в слабо открытые устьица. Бензол занимает среднее положение между ними.

Ход работы. На лист герани, предварительно выдержанный в течение 1,5–2 часов на ярком свету, с нижней стороны наносят последовательно на расстоянии друг от друга капли спирта, ксилола и бензола и ведут наблюдение за проникновением жидкостей. Если проникают все три жидкости – устьица открыты хорошо, если проникают ксилол и бензол – устьица открыты средне, если проникает только ксилол – слабо. Такое же наблюдение провести за проникновением жидкостей на листе, выдержанном в темноте. Результаты записать в таблицу и сделать выводы о степени открытия устьиц.

Примечание. Можно взять вместо бензола бензин. Тогда степень открытия устьиц определяется следующим образом: проходит спирт – устьица открыты хорошо, бензин и ксилол – средне, только бензин – слабо.

Условия опыта	Проникновение жидкостей				Степень раскрытия устьиц
	Спирт	Бензин	Ксилол	Бензол	
Свет					
Темнота					

2.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Значение осмотического потенциала 1 М раствора хлористого калия:

1) больше нуля;
2) меньше нуля;
3) равно нулю;
4) больше или равно нулю;
5) меньше или равно нулю.

2. Процесс формирования слоя молекул-диполей воды, связанных с ионом, называется:

1) гидролиз;
2) ассимиляция;
3) гидратация;
4) денатурация;
5) коагуляция.

3. Раствор, имеющий меньшую величину осмотического потенциала по отношению к другому раствору, называется:

1) гипертоническим;
2) гипотоническим;
3) изотоническим;
4) коллоидным;
5) истинным.

4. Растения, произрастающие в условиях повышенной атмосферной влажности, относятся:

1) к ксерофитам;

2) гидатодам;

3) гигрофитам;

4) гидрофобам;

5) мезофитам.

5. Процесс «плача» растений обусловлен:

1) активностью нижнего концевого двигателя водного тока;

2) работой верхнего концевого двигателя водного тока;

3) активностью обоих концевых двигателей водного тока;

4) низкой влажностью воздуха;

5) высокой влажностью воздуха.

6. Корневое давление представляет собой:

1) давление корня на окружающую почву;

2) давление окружающей почвы на корень;

3) механизм, обеспечивающий поглощение корнем воды из почвы;

4) механизм, обеспечивающий процесс выделения воды корнем в окружающую среду;

5) осмотическое давление почвенного раствора.

7. Среднее значение отношения устьичной транспирации к кутикулярной выражается так:

1) 1:1;

2) 1:10;

3) 10:1;

4) 10:10;

5) 100:1.

8. Затрачивается ли энергия АТФ на процесс поглощения воды корнями?

1) Затрачивается всегда.

2) Не затрачивается никогда.

3) Затрачивается днем, не затрачивается ночью.

4) Не затрачивается днем, затрачивается ночью.

5) Затрачивается только при повышенной температуре почвы.

9. Движение воды в системе почва–растение происходит:

1) по градиенту водного потенциала;

2) против градиента водного потенциала;

3) независимо от градиента водного потенциала;

4) по градиенту водного потенциала днем и против градиента водного потенциала ночью;

5) по градиенту водного потенциала ночью и против градиента водного потенциала днем.

10. Относительная транспирация – это:

1) отношение транспирации к испарению с открытой водной поверхности;

2) отношение транспирации в реальных условиях к таковой в оптимальных условиях;

3) отношение устьичной транспирации к кутикулярной;

4) отношение транспирации в дневное время к таковой в ночное время;

5) отношение транспирации в оптимальных условиях к таковой в реальных условиях.

11. Транспирационный коэффициент зависит от величины продуктивности:

1) всегда;

2) никогда;

3) только в темное время суток;

4) только при внесении органических удобрений;

5) только при внесении минеральных удобрений.

12. Водным балансом растений называется:

1) разность между массами поглощенной корнями и испаренной листьями воды;

2) разность между содержанием воды в листьях утром и вечером;

3) разность между содержанием воды в листьях вечером и утром;

4) расход растением воды за сутки;

5) разность между массами воды в почве утром и вечером.

13. Величина осмотического потенциала ниже всего:

1) в клетках корней;

2) в почвенном растворе весной;

3) в ризосфере;

4) в растворе Кнопа;

5) в почвенном растворе осенью.

14. Транспирация позволяет растению:

1) осуществлять вегетативное размножение;

2) иметь запас питательных веществ в разных органах;

3) регулировать температуру надземных органов;

4) поглощать энергию солнца;

5) осуществлять накопление воды в плодах растений.

15. Открывание устьичной щели может произойти из-за изменения в замыкающих клетках устьиц:

1) сил межмолекулярного сцепления воды;

2) величины осмотического потенциала;

3) концентрации фосфатов;

4) концентрации аммония;

5) количества растворенного кислорода.

16. Вода в клетке называется иммобилизованной, если она:

1) связана с нейтральными жирами;

2) связана с неорганическими ионами;

3) включена в третичную структуру белка;

4) химически участвует в процессе фотосинтеза;

5) химически участвует в процессе гидролиза полисахаридов.

17. Движение воды через полупроницаемую мембрану будет происходить:

1) от 1,3 М раствора хлористого калия к 1,0 М раствору хлористого калия;

2) от водопроводной воды к дистиллированной воде;

3) от раствора Хогланда к дистиллированной воде;

4) от дистиллированной воды к 0,05 М раствору хлористого натрия;

5) от водопроводной воды к раствору Кнопа.

18. Для ранней диагностики водообеспеченности растения можно использовать следующие показатели:

1) общее количество устьиц на верхней стороне листовой пластинки;

2) значение концентрации клеточного сока листьев;

3) величину водного дефицита листьев;

4) отношение количества слоев столбчатой паренхимы листа к губчатой;

5) отношение количества клеток ксилемы к клеткам флоэмы в сосудисто-проводящих пучках стебля.

19. Концентрация минеральных веществ в гуттационной жидкости значительно меньше, чем в пасоке, потому что:

1) растение гуттирует летом, а «плачет», в основном весной;

2) потому что гуттат выделяется из листьев, а пасока из стебля;

3) потому что таково анатомическое строение тканей эпитемы;

4) потому что гуттат выделяется из корней, а пасока из стебля;

5) потому что гуттат выделяется из листьев, а пасока из корней.

20. Для оперативного определения физиологического состояния растения и потребности его в поливе рекомендуется использовать следующие показатели:

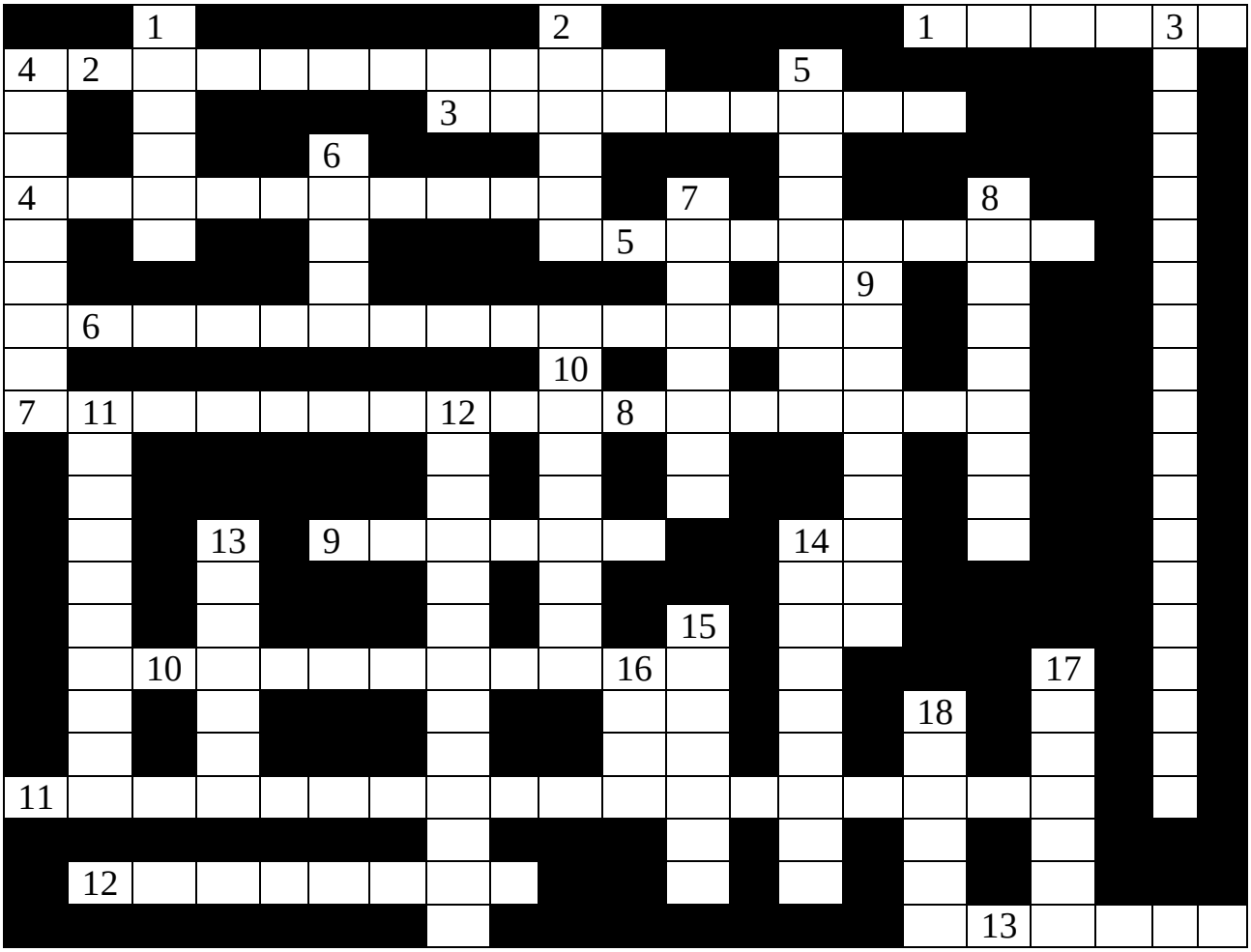
1) ширину раскрытия устьиц;
2) ширину листовой пластинки;
3) общее количество устьиц на нижней стороне листа;
4) разность температур лист–окружающий воздух;
5) общее количество устьиц на верхней стороне листа.

Контрольные вопросы

1. Какие вещества могут связывать воду в клетке?
2. Что такое иммобилизованная вода?
3. В каком состоянии находится вода в вакуоли, клеточной стенке, цитоплазме?
4. Почему клетку называют осмотической системой?
5. Что такое водный потенциал и в каких единицах он измеряется?
6. Какой раствор называется изотоническим по отношению к растительной ткани?
7. Какие вещества называются осмотически активными?
8. Какими способами клетка может понизить свой водный потенциал?
9. Что такое нижний концевой двигатель водного тока? Как он работает?
10. Почему поступление воды в корень зависит от количества кислорода в почве и температуры?
11. Что такое верхний концевой двигатель водного тока? Как он работает?
12. Как изменяется состояние устьиц и интенсивность транспирации в течение суток?
13. Что такое кутикулярная транспирация и как она меняется в онтогенезе листа?
14. Что такое интенсивность и продуктивность транспирации?
15. Какими способами можно определить потребность растений в поливе?
16. Какие особенности в строении листа влияют на транспирацию?
17. Из каких основных фаз состоит устьичная транспирация?
18. Какие существуют механизмы внеустьичной регуляции транспирации?
19. Какую роль играет транспирация в жизни растения?
20. Как влияют температура, влажность воздуха и скорость ветра на транспирацию?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – жидкость, вытекающая из перерезанного стебля; 2 – формирование слоя молекул-диполей воды, связанных с ионом; 3 – растения, которые обычно полностью или частично погружены в воду; 4 – автор закона существования строгой ярусной изменчивости анатомического строения листа (выраженности признаков его ксероморфности); 5 – выделение капель воды через гидатоды под влиянием корневого давления; 6 – физиологический процесс испарения воды надземными органами растений; 7 – потеря тургора листом; 8 – состояние растительных клеток или тканей, характеризующееся степенью насыщенности их водой; 9 – жидкость, выделяемая через гидатоды; 10 – растения, занимающие промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами; 11 – условия доступности для корней растений воды; 12 – условия недостатка кислорода; 13 – макромолекула, имеющая наибольшую способность к набуханию.



По вертикали: 1 – совокупность двух разноименных зарядов, расположенных на некотором расстоянии друг от друга; 2 – вещество, в состав которого входят молекулы воды; 3 – отношение массы корней к общей биомассе растения или надземной ее части; 4 – явление отделения плазмалеммы от клеточной стенки и обособления протопласта в результате выхода из клетки воды; 5 – клеточные структуры, расположенные на краях или кончиках листьев, функцией которых является выделение капельно-жидкой воды; 6 – односторонняя диффузия молекул воды через полупроницаемую мембрану, идущая по градиенту осмотического потенциала; 7 – утолщение клеточных стенок эпидермиса листа; 8 – растения, произрастающие в условиях повышенной влажности воздуха; 9 – процесс, состоящий из поглощения воды корневой системой, ее транспорта, распределения по растению и выделения воды надземной частью; 10 – единица измерения давления; 11 – белок, образующий селективный для транспорта воды канал в бислое мембран; 12 – раствор, имеющий одинаковую величину осмотического давления; 13 – орган, служащий растениям для поглощения воды; 14 – увеличение массы и объема растительной ткани (органа), происходящее в результате поглощения воды за счет матричных сил; 15 – ткань, по которой осуществляется дальний транспорт воды в растениях; 16 – процесс выделения ксилемного сока или пасоки из сосудов срезанного стебля; 17 – специфический комплекс клеток эпидермиса листа, служащий для осуществления процесса транспирации; 18 – комплекс природных метеофакторов, вызывающих водный дефицит у растений.

2.1.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Гусейнова, В.Е. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / В.Е. Гусейнова, Н.П. Моисеева, В.Н. Моргун. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

Дополнительная:

6. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

7. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

8. Дерябин, Д.Г. Функциональная морфология клетки / Д.Г. Дерябин. – М.: Изд-во КДУ, 2005. – 320 с.

9. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

10. Гончарова, Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Э.А. Гончарова. – СПб.: Изд-во ВИР, 2005. – 112 с.

11. Полонский В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.

12. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

13. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 2.2. Минеральное питание растений

2.2.1. Поглощение, транспорт и ассимиляция минеральных элементов в растениях

Роль макро- и микроэлементов в растениях

Основные минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от десятых долей процентов до единиц процентов, называются макроэлементами. К ним относятся: азот, сера, фосфор, калий, магний, кальций, кремний.

В наибольшем количестве растениям нужен азот. Он поглощается корнями из почвы в форме аниона NO_3^- и катиона NH_4^+. Азот входит в состав важнейших для жизни растений химических соединений – белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла. Недостаток азота в первую очередь тормозит рост побегов и листовой поверхности. По-

скольку этот химический элемент может использоваться растением повторно, т. е. относится к реутилизируемым, его дефицит приводит к хлорозу листьев нижнего яруса.

Большая часть другого макроэлемента калия сосредоточена в вакуоли, он присутствует там в виде катионов. Около трети калия адсорбировано на поверхности молекул белков. Изменяя их конформацию, этот ион активирует ряд важнейших ферментов и, таким образом, играет регуляторную роль. Калий является основным осмолитом. Он легко транспортируется из стареющих листьев в молодые, способен к многократной реутилизации.

Самая важная роль кальция состоит в стабилизации структуры клеточных мембран за счет соединения белковых глобул с фосфо- и гликолипидами. Он участвует в передаче геному сигналов, полученных клеточными рецепторами. В клетках растений Са-модулируемые белки представлены белком кальмодулином. При недостатке кальция в растении существенно страдает корневая система: корневые волоски не образуются, клеточные стенки ослизняются. По мере старения клеток кальций переходит в вакуоль, где он присутствует в виде кристаллов оксалата кальция.

Магний входит в состав молекул хлорофилла, выполняет регуляторную роль, активируя или инактивируя ряд ферментов, принимающих участие в фотосинтезе, дыхании, синтезе нуклеиновых кислот. При дефиците магния в растениях наблюдается хлороз листьев, процесс их пожелтения начинается с нижних ярусов и постепенно распространяется на верхние молодые листья.

Сера поглощается корнями в виде аниона серной кислоты. Последний восстанавливается в растениях до сульфгидрильной группы – SH, которая включается в аминокислоту цистеин. Сера может включаться в белки и входить в состав других соединений, например ацетил-КоА: $CH_3CO{\sim}S$-КоА. В молодых органах сера присутствует в органических веществах в восстановленной форме, а в старых органах – в виде анионов сульфата. Поскольку сера относится к нереутилизируемым элементам, ее недостаток сказывается на молодых листьях.

Фосфор поглощается корневой системой в виде анионов ортофосфорной кислоты. В составе всех органических соединений этот элемент находится только в окисленной форме. Все превращения фосфора в клетках сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты. Благодаря реакциям фосфорилирования появляется возможность использования клеткой энергии, освобож-

дающейся при дыхании или улавливаемой при фотосинтезе. Внешним симптомом фосфорного голодания растений является синевато-зеленая окраска листьев с пурпурным оттенком. Основной формой, в которой растения запасают фосфор, является фитиновая кислота. Существенные количества фитина – Ca^{2+} - Mg^{2+} – соли фитиновой кислоты – аккумулируются в семенах.

Большая часть ионов железа в клетке присутствует в простетических группах ферментов. Этот элемент в виде гема входит в состав цитохромов, каталазы, пероксидазы. Ряд ферментов содержат железо в негеминовой форме. Недостаток этого элемента в растениях вызывает типичный хлороз листьев. Поскольку железо относится к нереутилизируемым элементам, то процесс пожелтения листьев начинается с верхних ярусов.

К необходимым для жизнедеятельности растений микроэлементам, содержание которых в биомассе составляет от сотых долей процентов и менее, относятся марганец, бор, цинк, молибден, медь, кобальт, хлор, натрий.

Марганец – незаменимый для функционирования растений минеральный микроэлемент. Известно более трех десятков ферментов, большинство из которых относятся к оксидоредуктазам и гидролазам, для активации которых необходим этот элемент. Симптомы дефицита марганца проявляются у двудольных растений в форме межжилкового хлороза, а у злаков – в виде зеленовато-серых пятен на листовых пластинках.

Медь связана в клетках с ферментами и участвует в окислительно-восстановительных химических реакциях. Около половины меди, находящейся в хлоропластах, включено в состав белка пластоцианина. Первым симптомом дефицита меди являются темно-зеленая окраска и некротические пятна на молодых листьях.

Молибден называют элементом азотного обмена, поскольку он входит в состав активного центра таких ферментов, как нитратредуктаза и нитрогеназа. При дефиците молибдена в тканях растений накапливается большое количество нитратов, тормозится рост растений, происходит деформация листовых пластинок. Известно более двух десятков ферментов, содержащих молибден. Внешне признаки дефицита молибдена напоминают азотное голодание растений. Одной из наиболее чувствительных к недостатку молибдена в почве культур является капуста.

Кобальт нужен растениям для фиксации молекулярного азота бактероидами и находится в основном в клубеньках. В клетках кобальт встречается в ионной форме, а также в качестве цианкобаламина (витамина B_{12}). Симптомы проявления недостатка кобальта внешне похожи на картину азотного голодания.

Бор в растениях может находиться в свободной форме или в виде комплексов с органическими соединениями. Большая часть этого элемента связана с полисахаридами клеточной стенки. Дефицит бора в растениях в первую очередь сказывается на процессах формирования репродуктивных органов, созревания семян и плодоношения. Поскольку бор относится к нереутилизируемым элементам, его недостаток сказывается в молодых тканях: отмирают конусы нарастания, подавляется рост корней.

Хлор – микроэлемент, выполняющий в растениях функцию, связанную с участием в фотолизе воды и выделением кислорода при фотосинтезе. Хлор наряду с калием принимает участие в регулировании осмотического потенциала в вакуоли, где он содержится в значительном количестве.

Цинк поступает из почвы в виде двухвалентного катиона. Он входит в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфолипазы, супероксиддисмутазы и др. Этот микроэлемент необходим для синтеза триптофана, являющегося предшественником индолилуксусной кислоты. Подкормка цинком, активируя образование этого фитогормона, стимулирует рост растений.

Количество зольных элементов в разных органах растения неодинаково. Максимальное их количество характерно для семян (до 30 %), в листьях содержание зольных веществ составляет 10–15 %, в стеблях и корнях – 5 %.

Поглощение и ассимиляция минеральных элементов

Процесс поглощения минеральных элементов разделяют на два этапа: 1) поступление ионов из почвенного или питательного раствора в свободное пространство клетки; 2) передвижение ионов из свободного пространства через внешнюю мембрану плазмалемму в протопласт. Поглощение минеральных элементов корневой системой может быть активным и пассивным. Основное значение в жизни растения отводится активному поглощению ионов, идущему против градиента химического потенциала, с затратой энергии АТФ.

Ближний транспорт минеральных веществ в тканях растений осуществляется по апопластному пути – межфибриллярным полостям клеточных стенок и межклеточному пространству. Дальний транспорт минеральных элементов происходит с водным током по сосудам ксилемы.

Растения способны использовать элементы минерального питания вторично. К реутилизируемым, например, относятся азот, калий, магний, к нереутилизируемым – сера, железо.

После поглощения минеральных элементов клеткой большинство из них включаются в состав органических молекул – аминокислот, нуклеиновых кислот, липидов, кофакторов ферментов и др. Этот процесс, называемый первичной ассимиляцией, требует затраты метаболической энергии.

При этом, в частности, происходит процесс восстановления входящего в состав нитратов азота до аммиака. Он протекает в две фазы: 1. Нитраты восстанавливаются до нитритов при участии фермента нитратредуктазы: $NO_3 + НАДН + H^+ + 2\ e \rightarrow NO_2^- + НАД^+ + H_2O$. Эта химическая реакция происходит в цитозоле. 2. Нитриты восстанавливаются до аммония при участии фермента нитритредуктазы: $NO_2^- + 6\ Фд_{восс} + 8\ H^+ \rightarrow NH_4^+ + 6\ Фд_{окисл} + 2\ H_2O$. Данная химическая реакция проходит в пластидах. Нитрит переходит в аммиак за счет восстановленного ферредоксина, образованного либо в процессе фотосинтеза, либо с использованием НАДФН, созданного в пентозофосфатном пути дыхания.

Так как ионы аммония обладают токсическим действием на растительную клетку, то в норме они не должны в ней накапливаться. Обезвреживание аммония достигается включением его в аминокислоты и амиды. Главным путем введения аммония в аминокислоты является присоединение его к глутаминовой кислоте. Образовавшийся глютамин вступает в реакцию с оксиглютаратом. Второй по значению путь ассимиляции аммония в растениях заключается в присоединении его к оксиглютарату с образованием глутаминовой кислоты. Третий путь принадлежит орнитиновому циклу. В результате образуется мочевина, которая для растительных клеток не является ядовитой.

Физиологические основы применения минеральных удобрений

При изучении минерального питания растений применяют вегетационный метод – способ выращивания растений в искусственных

условиях в специальных вегетационных сосудах. Если сосуды заполнены почвой, то это почвенная культура; если в них находится песок, то такой способ выращивания называется песчаной культурой; при использовании в сосудах только растворов получается водная культура. Обычно в сосуды вносят определенные удобрения или особые питательные смеси.

При выращивании растений без почвы (метод гидропоники) используют питательные растворы, содержащие необходимые макро- и микроэлементы. Примером может служить питательная смесь Кнопа, которая является пригодной для выращивания практически любых видов; содержит все необходимые элементы в доступной для растений форме; имеет сравнительно высокий осмотический потенциал и величину pH около 6,5.

При составлении прописи питательной смеси учитывают: 1) антагонизм ионов, когда физиологический эффект влияния смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности (калий и кальций); 2) синергизм ионов, когда происходит взаимное усиление физиологического влияния каждого из элементов, входящего в раствор (азот и фосфор); 3) является ли данная соль физиологически кислой (как, например, сульфат аммония) или физиологически щелочной (нитрат калия).

В сельском хозяйстве применяют различные минеральные удобрения. Азотные удобрения подразделяются на 4 группы: 1) нитратные; 2) аммонийные и аммиачные; 3) аммонийно-нитратные; 4) амидные. К фосфорным удобрениям относятся суперфосфат, фосфоритная мука, преципитат, томасшлак. Калийные удобрения разделяют на хлоридные и сульфатные. К комбинированным удобрениям относятся нитрофосы, нитроаммофосы, нитрофоски, нитроаммофоски, азофоски. Микроудобрения содержат сернокислые соли цинка, меди, марганца. Железо в качестве удобрений вносят в виде хелатных соединений.

2.2.2. Базовые термины и понятия

Аддитивность ионов – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, при котором общее влияние смеси минеральных элементов в питательном растворе равно сумме действия каждого отдельного элемента.

Азот – минеральный элемент, который необходим растениям в наибольшем количестве. Растения поглощают азот из почвы в форме

аниона NO_3^- и катиона NH_4^+. Азот входит в состав важнейших для жизни растений химических соединений – белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла. Недостаток азота в первую очередь тормозит рост побегов и листовой поверхности. Поскольку этот элемент относится к реутилизируемым, т.е. повторно используемым, его дефицит приводит к хлорозу листьев нижнего яруса. Окраска листовых пластинок вначале становится бледно-зеленой, затем желтой, иногда местами красновато-фиолетовой, и листья начинают засыхать.

Антагонизм ионов – случай взаимодействия минеральных элементов с растением, когда физиологический эффект влияния смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности. Например, к ионам, оказывающим антагонистическое действие на растения, относятся калий и кальций.

Апопласт – единая система (совокупность) кажущегося свободного пространства всех клеток и межклетников растительного организма. Анатомически он представлен межфибриллярными полостями клеточных стенок и межклеточным пространством. Объем свободного пространства составляет 5–10 % от всего объема корневой системы. Свободное пространство является внешним по отношению к протопластам клеток и внутренним по отношению к окружающей среде. По апопластному пути осуществляется ближний транспорт воды и перенос минеральных веществ в тканях растений.

Ассимиляция аммония – процесс химического связывания ионов аммония органическими молекулами. Так как ионы аммония обладают токсическим действием на клетку, то в норме они не должны в ней накапливаться. Обезвреживание аммония достигается включением его в состав аминокислот и амидов. Главным путем введения аммония в аминокислоты является присоединение его к глутаминовой кислоте. Реакция происходит с участием фермента глютаминсинтетазы (ГС): $HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH + NH_4^+ + АТФ \rightarrow H_2NOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH + H_2O + АДФ + Ф_н$. Образовавшийся глютамин вступает в химическую реакцию с оксиглутаратом. Катализирует этот процесс фермент глутаминоксиглутаратаминтрансфераза: $H_2NOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH + HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CO\text{-}COOH + НАДН + H^+ \rightarrow НАД^+ + 2HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH$. Второй по значению путь ассимиляции аммония в растениях заключается в присоединении его к оксиглютарату с образованием глутаминовой кислоты. Химический процесс катализирует фермент глутаматдегидрогеназа: $HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CO\text{-}COOH + NH_4^+ + НАД(Ф)Н + H^+ \rightarrow HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}$

COOH + H_2O + НАД(Ф)$^+$. Третий путь обезвреживания аммония принадлежит орнитиновому циклу. К молекуле орнитина NH_2-$(CH_2)_3$-$CHNH_2$-COOH присоединяется аммиак и углекислый газ, в результате реакции образуется молекула цитруллина NH_2-CONH-$(CH_2)_3$-$CHNH_2$-COOH. С ним реагирует еще одна молекула аммиака и образуется аргинин NH=C(NH_2)-NH-$(CH_2)_3$-$CHNH_2$. Аргинин при участии фермента аргиназы, присоединяя воду, превращается в мочевину и орнитин. Цикл замыкается. Мочевина NH_2CONH_2 для растительных клеток не является ядовитой, она может расщепляться с помощью фермента уреазы.

Аэропоника – бессубстратный метод выращивания растений, когда корни находятся во влажном воздушном пространстве. При этом обеспечение водой и минеральными элементами растений происходит путем периодического опрыскивания питательным раствором корней.

Бор – незаменимый для жизнедеятельности микроэлемент. В растениях он может находиться в свободной форме или в виде комплексов с органическими соединениями. Большая часть этого элемента связана с полисахаридами клеточной стенки. Дефицит бора в растениях в первую очередь сказывается на процессах формирования репродуктивных органов, созревания семян и плодоношения. В этом минеральном элементе особенно нуждаются двудольные растения. Поскольку бор относится к нереутилизируемым элементам, его недостаток сказывается в молодых тканях: отмирают конусы нарастания и подавляется рост корней.

Вегетационный метод – способ выращивания растений в искусственных условиях в специальных вегетационных сосудах. Если сосуды заполнены почвой, то это почвенная культура; если в них находится песок, то такой способ выращивания называется песчаной культурой; при использовании в сосудах только растворов получается водная культура. Обычно в сосуды вносят определенные удобрения или особые питательные смеси, включающие необходимые макро- и микроэлементы.

Восстановление азота – процесс химического восстановления азота, входящего в состав нитратов, до аммиака. Так как в составе органических молекул азот содержится в восстановленной форме, то поглощенные корневой системой нитраты, в которых азот имеет наивысшую степень окисления (+5), первоначально должны быть восстановлены. В растениях процесс восстановления нитратов до аммиа-

ка протекает в две фазы: 1. Нитраты восстанавливаются до нитритов при участии фермента нитратредуктазы: NO_3^- + НАДН + H^+ + 2 е → NO_2^- + $НАД^+$ + H_2O. Эта химическая реакция происходит в цитозоле. 2. Азот нитритов имеет степень окисления +3 и восстанавливается до аммония (степень окисления азота в этом соединении равна -3) при участии фермента нитритредуктазы: NO_2^- + 6 $Фд_{восс}$ + 8 H^+ → NH_4^+ + + 6 $Фд_{окисл}$ + 2 H_2O. Данная реакция проходит в пластидах – в хлоропластах клеток листьев и лейкопластах клеток корней. При этом нитрит переходит в аммиак за счет восстановленного ферредоксина, образованного либо в процессе фотосинтеза (хлоропласты), либо с использованием НАДФН, созданного в пентозофосфатном пути дыхания (лейкопласты).

Гем – циклическая структура, состоящая из четырех пиррольных колец, в центре которой находится атом железа. Гем входит в состав некоторых ферментов, например каталазы, пероксидазы.

Гидропоника – метод выращивания растений без почвы с использованием питательных растворов для обеспечения минерального питания, содержащих, как правило, необходимые макро- и микроэлементы. Гидропоника подразделяется на агрегатопонику (выращивание на твердых инертных или ионообменных субстратах) и аэропонику (культивирование растений в условиях, при которых их корни находятся во влажной воздушной среде).

Глютаминсинтетаза – фермент, катализирующий химическую реакцию присоединения молекулы аммония к глутаминовой кислоте: $HOOC-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH$ + NH_4^+ + АТФ → H_2O + АДФ + $Ф_н$ + + $H_2NOC-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH$. Для прохождения этой реакции необходимо наличие специфических кофакторов – ионов марганца, магния и кобальта. Молекула глютаминсинтетазы состоит из восьми субъединиц. В растениях находятся две формы этого фермента: цитозольная и пластидная.

Глутаминоксиглутаратаминтрансфераза (ГОГАТ) – фермент, катализирующий взаимодействие глютамина с оксиглютаратом: $H_2NOC-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH$ + $HOOC-CH_2-CH_2-CO-COOH$ + + НАДН + H^+ → 2 $HOOC-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH$ + $НАД^+$. Этот фермент существует в двух формах. Одна из них локализована в лейкопластах и использует в качестве донора электронов НАДН, другая форма находится в хлоропластах, и в реакции в качестве донора используется восстановленный ферредоксин.

Железо – необходимый для жизнедеятельности растений минеральный элемент. Большая часть железа в клетке присутствует в простетических группах ферментов. Этот элемент в виде так называемого гема входит в состав цитохромов, каталазы, пероксидазы. Ряд ферментов содержит железо в негеминовой форме. Недостаток элемента в растениях вызывает типичный хлороз листьев. Поскольку железо относится к нереутилизируемым элементам, то процесс пожелтения листьев начинается с верхних ярусов. Основное количество железа запасается в хлоропластах в форме фосфопротеида фитоферритина. В этой белковой молекуле содержится около 6000 атомов железа в форме оксидов, которые покрыты белковой оболочкой.

Зола – смесь нелетучих минеральных веществ, остающихся после сжигания растительной биомассы. Количество золы в разных органах растения неодинаково. В древесине ее содержится меньше всего – приблизительно один процент, максимальное количество золы характерно для семян (до 30 %). В листьях содержание зольных веществ составляет 10–15%, в стеблях и корнях – около 5 %. В золе находятся почти все известные на планете элементы. Основное количество минеральных элементов приходится на фосфор и калий (семена), кремний и кальций (стебли), калий (корни).

Калий – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Большая часть калия в клетке сосредоточена в вакуоли, он присутствует там в свободной форме – в виде катионов. Около трети калия адсорбировано на поверхности молекул белков. Изменяя конформацию белковых молекул, этот элемент активирует ряд важнейших ферментов и, таким образом, играет регуляторную роль. Калий является основным осмолитом: поддерживая внутри высокую концентрацию элемента, клетка создает градиент водного потенциала, необходимый для поглощения ею воды. Калий транспортируется из стареющих листьев в молодые, он способен к многократной реутилизации. При его дефиците снижается образование сахарозы и ее транспорт, подавляется синтез белка. Это сопровождается уменьшением скорости роста и повышением аммиачной формы азота в листьях. Последнее может вызвать отравление растений.

Кальций – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Самая важная его роль состоит в стабилизации структуры клеточных мембран за счет соединения белковых глобул с фосфо- и гликолипидами. Кальций участвует в передаче сигналов, полученных клеточными рецепторами, к геному. При недостатке этого минераль-

ного элемента в растении в сильной степени страдает корневая система: корневые волоски не образуются, клеточные стенки ослизняются. По мере старения клеток кальций переходит в вакуоль, где он присутствует в виде кристаллов щавелевокислого (оксалата) кальция. Многие внешние воздействия приводят к локальному повышению концентрации кальция в цитоплазме и взаимодействию его с различными кальцийсвязывающими белками. При этом одни белки сами изменяют свою активность, другие передают эффект катиона на молекулярные мишени. В клетках растений Са-модулируемые белки представлены белком кальмодулином, протеинкиназой С и др.

Кобальт – необходимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Он нужен для фиксации молекулярного азота бактероидами и находится в основном в клубеньках. В растениях кобальт встречается в ионной форме, а также в качестве порфиринового соединения – цианкобаламина (витамина B_{12}). Растения не способны синтезировать этот витамин. Он вырабатывается бактероидами клубеньков бобовых и небобовых растений. Симптомы проявления недостатка кобальта внешне похожи на картину азотного голодания.

Кремний – минеральный элемент, влияющий на жизнедеятельность лишь некоторых растений. К таковым относятся, в частности, злаки. Кремний входит в состав клеточных стенок и увеличивает прочность соломины, повышая устойчивость растений к полеганию.

Магний – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Он содержится в клетке в виде свободных или адсорбированных ионов. Примерно десятая часть магния входит в состав молекул зеленого пигмента хлорофилла. Магний выполняет важную регуляторную роль, активируя или инактивируя ряд ферментов, принимающих участие в фотосинтезе, дыхании, синтезе нуклеиновых кислот. Этот макроэлемент стабилизирует структуру мембран благодаря соединению радикалов белковых молекул с заряженными «головками» молекул фосфолипидов. При дефиците магния в растениях наблюдается хлороз листьев, который состоит в появлении пятен и полос светло-зеленого, а затем желтого цвета между зелеными жилками листовой пластинки. Процесс их пожелтения начинается с нижних ярусов и постепенно распространяется на верхние молодые листья.

Макроэлементы – основные минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от десятых долей процентов до единиц процентов. К

макроэлементам относятся: азот, сера, фосфор, калий, магний, кальций, кремний.

Марганец – незаменимый для функционирования растений минеральный микроэлемент. Известно более трех десятков ферментов, большинство из которых относятся к оксидоредуктазам и гидролазам, для активации которых необходим этот элемент. Марганец входит в состав каталитического центра супероксиддисмутазы, фермента, участвующего в процессе детоксикации активных форм кислорода. Марганец активирует ферменты реакций цикла Кребса, азотного обмена. При дефиците марганца в растениях снижается выделение кислорода при фотосинтезе. Симптомы недостатка элемента проявляются у двудольных растений в форме межжилкового хлороза, а у злаков – в виде зеленовато-серых пятен на листовых пластинках.

Медь – необходимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Медь связана в клетках с ферментами и участвует в окислительно-восстановительных химических реакциях. Ионы этого микроэлемента образуют комплексы с органическими соединениями, в основном с белками. Около половины меди, находящейся в хлоропластах, включено в состав белка пластоцианина, который осуществляет перенос электронов между двумя фотосистемами. Ионы меди входят в состав ферментов аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы, цитохромоксидазы и др. При недостатке меди в растениях происходит нарушение лигнификции клеточных стенок, снижается интенсивность процессов дыхания и фотосинтеза. Первым симптомом дефицита меди являются темно-зеленая окраска и некротические пятна на молодых листьях. Недостаток меди приводит к задержке роста и цветения, завяданию и раннему листопаду.

Микроэлементы – незаменимые минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от сотых долей процентов и менее. К микроэлементам относятся: марганец, бор, цинк, молибден, медь, кобальт, хлор, натрий. Микроэлементы образуют комплексные соединения с белками и входят в состав многих ферментов.

Минерализация – процесс разложения органических веществ с образованием минеральных, неорганических соединений. В результате происходящей минерализации биомассы в почву, воду и атмосферу возвращаются биологические элементы.

Минеральные удобрения – неорганические соединения, содержащие необходимые для роста и развития растений питательные

вещества – макро-, микроэлементы. К ним относятся азотные, фосфорные, калийные и комбинированные удобрения, а также микроудобрения. Азотные удобрения подразделяются на четыре группы: 1) нитратные – натриевая и кальциевая селитры; 2) аммонийные и аммиачные – сульфат аммония, аммиачная вода, жидкий безводный аммиак; 3) аммонийно-нитратные – аммиачная селитра; 4) амидные – мочевина, цианамид кальция. К фосфорным удобрениям относятся суперфосфат (кальциевая соль фосфорной кислоты), фосфоритная мука, преципитат, томасшлак. Калийные удобрения разделяют на хлоридные (хлорид калия) и сульфатные (сульфат калия, калимагнезия). К комбинированным, или сложным, удобрениям относятся нитрофосы, нитроаммофосы, нитрофоски, нитроаммофоски, азофоски. Микроудобрения содержат сернокислые соли цинка, меди, марганца. Железо в качестве удобрений вносят в виде хелатных соединений.

Молибден – незаменимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Молибден называют элементом азотного обмена, поскольку он входит в состав активного центра таких ферментов, как нитратредуктаза и нитрогеназа. При дефиците молибдена в тканях растений накапливается большое количество нитратов, тормозится рост растений, происходит деформация листовых пластинок. Известно более двух десятков ферментов, содержащих молибден. К их числу относится альдегидоксидаза, сульфитоксидаза и др. Внешне признаки дефицита молибдена напоминают азотное голодание растений: отмечается торможение ростовых процессов, вследствие нарушения синтеза хлорофилла растения имеют бледно-зеленую окраску, по краям листьев появляются разрывы. Одной из наиболее чувствительных к недостатку молибдена в почве сельскохозяйственных культур является капуста.

Первичная ассимиляция – процесс включения минеральных элементов в состав органических молекул. К таким химическим соединениям относятся: аминокислоты, нуклеиновые кислоты, липиды, кофакторы ферментов, пигменты и др. Для протекания этого химического процесса необходимы затраты метаболической энергии.

Питательная смесь Кнопа – широко известный комплекс минеральных элементов для выращивания растений. В одном литре такого раствора содержится: 1 г нитрата кальция; 0,25 г однозамещенного фосфата калия; 0,25 г сульфата магния; 0,125 г хлористого калия; 0,0125 г хлорного железа; комплекс микроэлементов. Питательная смесь Кнопа является пригодной для выращивания любых видов,

содержит все необходимые элементы в доступной для растений форме, имеет низкое осмотическое давление и pH около 7.

Питательный раствор – комплекс необходимых для нормального роста и развития растений макро- и микроэлементов. Все элементы, входящие в состав питательного раствора, являются одинаково необходимыми для растений и непосредственно участвуют в процессах превращения веществ и энергии. Отсутствие любого из них приводит к остановке развития растения и в дальнейшем к его гибели. Недостаток любого из необходимых элементов вызывает специфические нарушения жизнедеятельности растения.

Поглощение минеральных элементов. Процесс поглощения элементов разделяют на два этапа: 1) поступление ионов из почвенного или питательного раствора в свободное пространство клетки; 2) передвижение поступивших ионов из свободного пространства через внешнюю мембрану плазмалемму в протопласт. Поглощение минеральных элементов корневой системой может быть активным и пассивным. Последнее происходит по градиенту химического потенциала без затраты энергии. Основное значение в жизни растения отводится активному поглощению ионов. Оно идет против градиента химического потенциала, поэтому в процессе такого поглощения необходимы затраты энергии макроэргических связей АТФ. Поглощение минеральных элементов корневой системой определяется потребностями растений. Последнее тесно связано с процессами фотосинтеза и роста.

Реутилизация – вторичное использование растениями элементов минерального питания. Все элементы подразделяют на реутилизируемые, т. е. способные к реутилизации, и нереутилизируемые, которые не могут повторно использоваться. К первым, например, относятся азот, калий, магний, ко вторым – сера, железо. При дефиците какого-либо реутилизируемого элемента происходит его отток из стареющих листьев в меристемы и молодые, растущие органы. В этом случае недостаток поступления элемента в растение вызовет изменение окраски, выражающееся в пожелтении, побурении нижних листьев. Если минеральный элемент не способен к реутилизации, то при его дефиците первыми пожелтеют и начнут отмирать листья верхних ярусов.

Сера – необходимый для растений макроэлемент, который поглощается корнями в виде аниона серной кислоты. В последнем сера, имея степень окисления +6, восстанавливается в растениях до

сульфгидрильной группы SH (степень окисления -2), которая включается в аминокислоту цистеин. Процесс восстановления серы проходит в листьях и частично в корнях. После синтеза цистеина и метионина сера может включаться в белки и другие соединения, например ацетил-КоА: $CH_3CO{\sim}S$-КоА. Восстановленная форма серы может превращаться в окисленную, которая является биологически неактивной. Как правило, сера присутствует в органических веществах в восстановленной форме в молодых органах, а в виде анионов сульфата (окисленная форма) – в старых органах. Внешние признаки недостатка серы в растении сходны с таковыми при дефиците азота: наступление хлороза листьев, угнетение процессов роста. Поскольку сера относится к нереутилизируемым элементам, то ее недостаток сказывается в первую очередь на молодых, а не на старых листьях.

Симпласт – характерная только для растений единая система организма, состоящая из совокупности клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами. Через плазмодесмы осуществляется связь эндоплазматического ретикулюма, а также плазмалеммы соседних клеток. По симпласту происходит транспорт разнообразных химических веществ, передача электрических и гормональных сигналов между клетками (тканями, органами).

Синергизм ионов – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, в результате которого происходит взаимное усиление физиологического влияния каждого из элементов, входящего в раствор. В итоге эффект общей солевой смеси на растение превышает сумму отдельных эффектов каждого из компонентов смеси. Показательным примером синергизма ионов является практический результат от внесения в корнеобитаемую среду одновременно азота и фосфора.

Уравновешенные растворы – питательные минеральные смеси, в которых антагонизм ионов проявляется в минимальной степени. Примером природных уравновешенных растворов является морская вода. Для растений растворы минеральных солей считаются уравновешенными, если молярная концентрация одновалентных катионов десятикратно превышает концентрацию двухвалентных катионов.

Физиологически кислая соль – соль, из раствора которой растение быстрее поглощает катион. Примером такой соли является сульфат аммония.

Физиологически щелочная соль – соль, из раствора которой растение быстрее поглощает анион. В качестве примера следует привести калийную селитру (нитрат калия).

Фосфор – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Фосфор поглощается корневой системой в виде анионов ортофосфорной кислоты. В составе всех органических соединений этот элемент находится только в максимально окисленной форме (степень окисления фосфора равна +5). С позиций химии все превращения фосфора в клетках сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты. Эти процессы называются соответственно фосфорилированием и трансфосфорилированием. Благодаря реакциям фосфорилирования, которые приводят к образованию богатых энергией химических связей, появляется возможность использования клеткой энергии, освобождающейся в процессе дыхания или улавливаемой при фотосинтезе. Дефицит фосфора приводит к задержке роста надземных органов и формирования плодов. Внешним симптомом фосфорного голодания растений является синевато-зеленая окраска листьев с пурпурным оттенком. Основной формой, в которой растения запасают фосфор, является фитиновая кислота (миоинозитгексафосфорная кислота). Существенные количества фитина – Ca^{2+}-Mg^{2+} – соли фитиновой кислоты – аккумулируются в семенах.

Хлор – микроэлемент, выполняющий важную функцию в растениях, связанную с участием в фотолизе воды и выделением кислорода при фотосинтезе. Хлор наряду с калием принимает участие в регулировании осмотической составляющей водного потенциала в вакуоли клетки, где он содержится в значительном количестве. При дефиците хлора отмечается увядание и преждевременное старение листьев, подавление процессов деления и растяжения клеток. Хлор (наряду с натрием) может накапливаться в значительных количествах в биомассе растений, приспособленных к существованию в засоленных условиях, например солеросов.

Цинк – необходимый для растений микроэлемент. Он поступает из почвы в виде двухвалентного катиона. Цинк входит в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфолипазы, супероксиддисмутазы и др. Этот микроэлемент необходим для синтеза аминокислоты триптофана, которая является предшественником индолилуксусной кислоты. Подкормка цинком, активируя образование этого фитогормона, стимулирует в итоге рост растений. При дефиците цинка в растениях нарушается фосфорный обмен.

2.2.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Микрохимический анализ золы растений [6, с. 21–23]

Микрохимический метод анализа золы удобен тем, что выполняется быстро и не требует больших количеств золы и реактивов. Метод основан на том, что определенные соли при кристаллизации дают кристаллы определенной формы и цвета.

Цель работы. Провести качественный анализ золы растений.

Ход работы

1. *Приготовление вытяжки.* Приготовить водную и солянокислую вытяжки золы. В водном фильтрате обнаруживают хлориды в золе, а в солянокислой вытяжке – остальные соли (кальций, магний, фосфор, серу и железо).

2. *Приготовление препаратов.* На предметные стекла нанести стеклянными палочками каплю изучаемой вытяжки золы и каплю соответствующего реактива. Обе капли тщательно смешать стеклянной палочкой. Жидкость на стекле подсушить над плиткой. Затем под микроскопом рассмотреть образовавшиеся на предметном стекле кристаллы солей зольных элементов.

3. *Обнаружение хлоридов*. Их обнаруживают в водной вытяжке с помощью 1 %-го раствора азотнокислого серебра $AgNO_3$. При наличии хлоридов выпадает белый осадок хлористого серебра. Реакция идет так: $KCl + AgNO_3 \rightarrow AgCl\downarrow + KNO_3$.

4. *Обнаружение кальция.* Использовать 1 %-й раствор серной кислоты, реакция происходит следующим образом: $CaCl + H_2SO_4 \rightarrow CaSO_4\downarrow + 2HCl$. В итоге выпадают игольчатые кристаллики гипса.

5. *Открытие магния*. Химическая реакция идет по следующему пути: $MgCl_2 + NH_3 + Na_2HPO_4 \rightarrow NH_4MgPO_4 + 2NaCl$. В результате образуются кристаллики фосфорно-аммиачно-магнезиальной соли, имеющие вид квадратов, прямоугольников, крышек, крыльев.

6. *Обнаружение фосфора.* Капельку вытяжки золы соединить с 1%-м раствором молибдата аммония в 15 %-й азотной кислоте. В итоге реакции после подсыхания жидкости получается красивый скрытокристаллический осадок аммонийно-фосфорного молибдена, принимающий все более интенсивную зеленую окраску.

7. *Обнаружение серы.* Использовать 1 %-й раствор азотнокислого стронция. Реакция идет так: $Na_2SO_4 + Sr(NO_3)_2 \rightarrow SrSO_4 + 2NaNO_3$. В

результате образуются мелкие закругленные кристаллики сернокислого стронция.

8. *Открытие железа.* Для этой цели применяется обычная цветная реакция с 1 %-м раствором желтой кровяной соли. Химическая реакция идет таким образом: $4FeCl_3 + 3K_4[Fe(CN)_6] \rightarrow Fe_4[(CN)_6]_3 + 12KCl$. В итоге образуется берлинская лазурь интенсивного голубого цвета.

Записать уравнения проделанных реакций, зарисовать цветными карандашами форму и цвет наблюдаемых кристалликов.

Работа № 2. Влияние отдельных элементов питательной смеси на рост растений [6, с. 30–34]

Исключение любого из макро- и микроэлементов приводит к расстройству структур и обмена веществ растений, торможению их роста и в последующем – к гибели. Однако видимые повреждения проявляются не сразу и не одновременно. Наиболее быстро сказывается исключение азота и кальция: первого из-за высокой потребности в нем растущих растений, второго – из-за неспособности к повторному использованию, или реутилизации. К нереутилизируемым или трудноутилизируемым минеральным элементам относятся многие микроэлементы, кроме бора, селена, мышьяка. Высокой степенью реутилизации отличаются азот, фосфор, сера, калий, натрий, в меньшей степени – магний. Поэтому недостаток перечисленных элементов проявляется в длительных опытах (более двух недель).

Цель работы. 1. Научиться рассчитывать химический состав питательных смесей при исключении из их прописи любого элемента путем замены одной соли на эквивалентное количество другой соли, не содержащей данный элемент. 2. Изучить влияние отдельных элементов питательной смеси на рост растений.

Ход работы. *Приготовление питательных смесей***.** Приготовить полную питательную смесь по Хогланду-Снайдерсу и питательные смеси с исключением азота, фосфора и калия. При исключении из питательной смеси любого элемента связанные с ним элементы внести в эквивалентных количествах в виде солей, не содержащих исключаемый элемент.

Для приготовления концентрированных маточных растворов солей, входящих в смесь Хогланда-Снайдерса, составить рабочие таблицы, в которых указать необходимое количество солей на выбранный объем раствора. Маточную смесь готовить из того расчета, что 10 мл

раствора солей макроэлементов соответствует их количеству в 1 н. смеси Хогланда-Снайдерса (на 1 л или 1 кг субстрата). Микроэлементы внести по 2 мл на 1 л питательной смеси. (Необходимость внесения микроэлементов и их выбор определяет преподаватель.)

Смесь без азота. В состав смеси азот входит в виде солей $Ca(NO_3)_2$ и KNO_3. Для того чтобы после исключения его из питательного раствора концентрации калия и кальция сохранялись на прежнем уровне, KNO_3 заменить на KCl, а $Ca(NO_3)_2$ на $CaSO_4 \cdot 2H_2O$.

Определить количество калия, связанного с анионом NO_3^-, в соли KNO_3. Грамм-молекула KNO_3 (101,11 г) содержит 39,10 г калия, а в 0,51 г KNO_3 его находится *x* г; составить пропорцию:

$$101{,}11 \text{ г} - 39{,}10 \text{ г}$$
$$0{,}51 \text{ г} - x \text{ г}.$$

Отсюда:

$$x = \frac{39{,}10 \cdot 0{,}51}{101{,}11} = 0{,}20 \text{ г}.$$

Определить, какое количество KCl необходимо внести в питательную смесь, чтобы сохранить количество калия, эквивалентное его содержанию в 0,51 г KNO_3. Грамм-молекула KCl (74,60 г) содержит 39,10 г калия, а 0,20 г калия находится в *x* г KC1:

$$74{,}60 \text{ г} - 39{,}10 \text{ г}$$
$$x \text{ г} - 0{,}20 \text{ г}.$$

Отсюда:

$$x = \frac{74{,}60 \cdot 0{,}20}{39{,}10} = 0{,}38 \text{ г}.$$

Итак, вместо 0,51 г KNO_3, исключенного по азоту из питательной смеси, в раствор внести эквивалентное по содержанию калия количество KCl, равное 0,38 г.

Определить количество кальция, связанного в соли $Ca(NO_3)_2$. Грамм-молекула $Ca(NO_3)_2$ (164,10 г) содержит 40,08 г кальция, а в 0,82 г $Ca(NO_3)_2$ его находится *x* г:

$$164{,}10 \text{ г} - 40{,}08 \text{ г}$$
$$0{,}82 \text{ г} - x \text{ г}.$$

Отсюда:

$$x = \frac{0{,}82 \cdot 40{,}08}{164{,}10} = 0{,}20 \text{ г}.$$

Определить, сколько необходимо внести $CaSO_4 \cdot 2H_2O$, чтобы сохранить количество кальция, эквивалентное его содержанию в 0,82 г $Ca(NO_3)_2$. Грамм-молекула $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ (172,16 г) содержит 40,08 г кальция, а в 0,20 г находится x г $CaSO_4 \cdot 2H_2O$:

$$172{,}16 \text{ г} - 40{,}08 \text{ г}$$
$$x \text{ г} - 0{,}20 \text{ г}.$$

Отсюда:

$$x = \frac{172{,}16 \cdot 0{,}20}{40{,}08} = 0{,}86 \text{ г}.$$

Следовательно, вместо 0,82 г $Ca(NO_3)_2$ внести 0,86 г $CaSO_4 \cdot 2H_2O$.

Смесь без фосфора. Соль KH_2PO_4 заместить солью KCl. Расчеты выполнить по приведенному выше образцу:

KH_2PO_4 – K
136,20 – 39,10
0,136 – x_1,

$$x_1 = \frac{39{,}10 \cdot 0{,}136}{136{,}20} = 0{,}04 \text{ г};$$

KCl – K
74,60 – 39,10
x_2 – 0,04,

$$x_2 = \frac{74{,}60 \cdot 0{,}04}{39{,}10} = 0{,}07 \text{ г}.$$

Итак, вместо 0,136 г KH_2PO_4 взять 0,07 г KCl.

Смесь без калия. Соль KH_2PO_4 заменить $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$, а соль KNO_3 – $NaNO_3$. Вначале по известным пропорциям определить содержание P в 0,136 г KH_2PO_4, затем вычислить эквивалентное по фосфору количество $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$:

KH_2PO_4 – P
136,20 г – 31,00 г
0,136 г – x_1,

$$x_1 = \frac{31{,}00 \cdot 0{,}136}{136{,}20} = 0{,}031 \text{ г};$$

$NaH_2PO_4 \cdot H_2O$ – P
138,00 г – 31,00 г
x_2 г – 0,031 г

$$x_2 = \frac{138{,}00 \cdot 0{,}031}{31{,}00} = 0{,}138 \text{ г}.$$

Следовательно, на приготовление 1 л смеси взять 0,138 г соли NaH_2PO_4. Аналогично вычислить необходимое и эквивалентное по азоту количество $NaNO_3$ вместо 0,51 г KNO_3. Из таблицы известно, что концентрация калия в соли KNO_3 составляет 0,005 г-моль/л. Зная, что масса грамм-молекулы $NaNO_3$ составляет 85,00 г, необходимое количество этой соли, соответствующее 0,005 моль/л Na, будет равно:

$$85{,}00 \cdot 5/1000 = 0{,}42 \text{ г}.$$

Подобным же образом можно проводить расчеты при исключении других катионов и анионов смеси.

*Закладка опыта и учет результатов***.** В литровую банку налить 700 мл водопроводной воды, поочередно ввести туда в виде растворов все соли питательной смеси ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$ вносят в порошке). После прибавления очередного раствора содержимое сосуда помешивать стеклянной палочкой. После внесения всех солей долить воду до отметки 850 или 900 мл. Закрыть банку деревянной пробкой, служащей опорой для растения. Высадить в отверстия пробки одинаковое число выравненных проростков и закрепить их негигроскопичной ватой.

Корни погрузить в раствор, уровень которого должен быть ниже пробки, в зависимости от длины корней на 1–5 см. Закрыть корни от света и предохранить раствор от перегрева, для чего обернуть банку бумажным чехлом или поместить ее в холщовый мешок (желательно, чтобы внутренняя сторона его была черная, а наружная – белая). Прикрепить этикетку, на которой простым карандашом обозначить факультет, номер группы, фамилию и вариант опыта.

Питательные растворы ежедневно продувать воздухом через распылители при помощи компрессора или резиновой груши в течение 15–20 мин. По мере убыли питательного раствора за счет транспирации сосуды доливать водой до исходного уровня. Длительность опыта четыре недели. Результаты опыта занести в сводную таблицу.

Примечание. Из расчетов исключаются погибшие и очень слабо развитые растения. Таким образом, число повторностей определяется индивидуально в каждом опыте. Средние величины всех показателей определяются в расчете на одно растение.

2.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. У большинства видов растений азот в основном поглощается корнями из почвы в форме:

1) нитритов;
2) цианидов;

3) аммония;
4) молекулярного азота;
5) нитратов.

2. Обезвреживание аммония в клетках растений происходит путем:
1) окисления аммония в цикле Кребса;
2) включения аммония в аминокислоты и амиды;
3) присоединения аммония к воде;
4) образования мочевины;
5) выделения мочевины.

3. Сера поглощается корнями из почвы главным образом в форме:
1) сульфитов;
2) сульфидов;
3) сульфатов;
4) элементарной серы;
5) цистеина.

4. Фосфор поглощается корнями из почвы в основном в форме:
1) фосфорсодержащих органических соединений;
2) анионов ортофосфорной кислоты;
3) анионов аденозинтрифосфорной кислоты;
4) пятиокиси фосфора;
5) анионов аденозиндифосфорной кислоты.

5. В первой стадии восстановления нитрата участвует фермент:
1) нитритредуктаза;
2) нитратредуктаза;
3) нитратоксидаза;
4) нитраткиназа;
5) нитратфосфоредуктаза.

6. При недостатке железа в почве в первую очередь хлорозу подвержены листья:
1) верхних ярусов;
2) нижних ярусов;
3) средних ярусов;
4) всего растения;
5) нижних и средних ярусов.

7. Из перечисленных элементов не входит в состав зольных веществ:
1) фосфор;
2) азот;

3) калий;
4) кремний;
5) углерод.

8. В состав молекулы хлорофилла входит минеральный элемент:
1) железо;
2) медь;
3) марганец;
4) магний;
5) кальций.

9. Этот минеральный элемент по мере старения клетки переходит в вакуоль, где накапливается в виде соли оксалата:
1) железо;
2) марганец;
3) бор;
4) кальций;
5) молибден.

10. Амид кальция относится к удобрениям:
1) фосфорным;
2) азотным;
3) микроудобрениям;
4) органическим;
5) калийным.

11. Минеральная смесь Кнопа обычно применяется:
1) для борьбы с вредителями;
2) введения в корнеобитаемую среду при выращивании растений;
3) проведения дефолиации;
4) предохранения растений от УФ-излучения;
5) предохранения растений от заморозков.

12. Повторное использование минеральных элементов в растениях называется:
1) азотфиксацией;
2) реутилизацией;
3) нитрификацией;
4) аммонификацией;
5) репарацией.

13. Если действие на растение смеси минеральных элементов в растворе больше, чем суммарное действие каждого отдельного элемента, то это называется:
1) антагонизмом;

2) нитрификацией;
3) синергизмом;
4) симбиозом;
5) аллелопатией.

14. Радиальное перемещение ионов в корнях в общем виде происходит:
1) только по апопласту;
2) только по симпласту;
3) последовательно по апопласту – симпласту – апопласту;
4) последовательно по ксилеме и флоэме;
5) одновременно по симпласту и апопласту.

15. После поглощения фосфора корнями из почвенного раствора этот элемент претерпевает в клетках следующие превращения:
1) восстанавливается;
2) окисляется;
3) не изменяет своей степени окисления;
4) вначале восстанавливается и затем сразу окисляется;
5) вначале окисляется и затем сразу восстанавливается.

16. Основным источником азота для минерального питания большинства видов сельскохозяйственных растений являются:
1) атмосферный воздух;
2) почвенный воздух;
3) почвенный раствор;
4) азот клубеньковых бактерий;
5) гуминовые кислоты почвы.

17. После поглощения корнями из почвы нитрат-ионов последние подвергаются:
1) денитрификации;
2) нитрификации;
3) ступенчатому восстановлению до аммония;
4) немедленному химическому соединению с органическими кислотами с образованием аминокислот и амидов;
5) превращению в молекулярный азот.

18. Процессы ослизнения клеточных стенок и разрушения клеток корней наблюдаются:
1) при недостатке кальция;
2) избытке кальция;
3) недостатке железа;
4) избытке азота;
5) недостатке фосфора.

19. Росту надземных вегетативных органов в наибольшей мере способствует минеральное удобрение:

1) фосфорное;
2) калийное;
3) азотное;
4) зола;
5) навоз.

20. Элементы минерального питания, не способные к реутилизации, при недостатке которых страдают прежде всего молодые листья и верхушки побегов:

1) фосфор, сера, калий;
2) кальций, цинк, азот;
3) бор, марганец, железо;
4) кальций, железо, калий;
5) азот, бор, марганец.

Контрольные вопросы

1. Что такое зольные элементы и в каких органах их находится больше всего?
2. Какие элементы минерального питания относят к макроэлементам?
3. Какова физиологическая роль основных макроэлементов в растениях?
4. Какие элементы минерального питания относят к микроэлементам?
5. Какие физиолого-биохимические процессы нарушаются в растениях при дефиците микроэлементов?
6. В чем состоит отличие листовой диагностики дефицита реутилизируемых и нереутилизируемых элементов минерального питания?
7. Почему поглощение веществ корнем зависит от интенсивности дыхания и фотосинтеза?
8. На каком основании минеральные соли делят на физиологически кислые, физиологически щелочные и физиологически нейтральные?
9. Что такое антагонизм ионов?
10. Что такое синергизм ионов?

11. Какую роль играют вакуоли в транспорте веществ по симпласту?

12. Что такое гидропоника?

13. Каковы основные принципы составления питательных смесей?

14. Какие внешние условия приводят к избыточному накоплению нитратов в продукции?

15. Что означают понятия «симпласт» и «апопласт»?

16. Как происходит процесс восстановления поглощенного корнем нитратного азота?

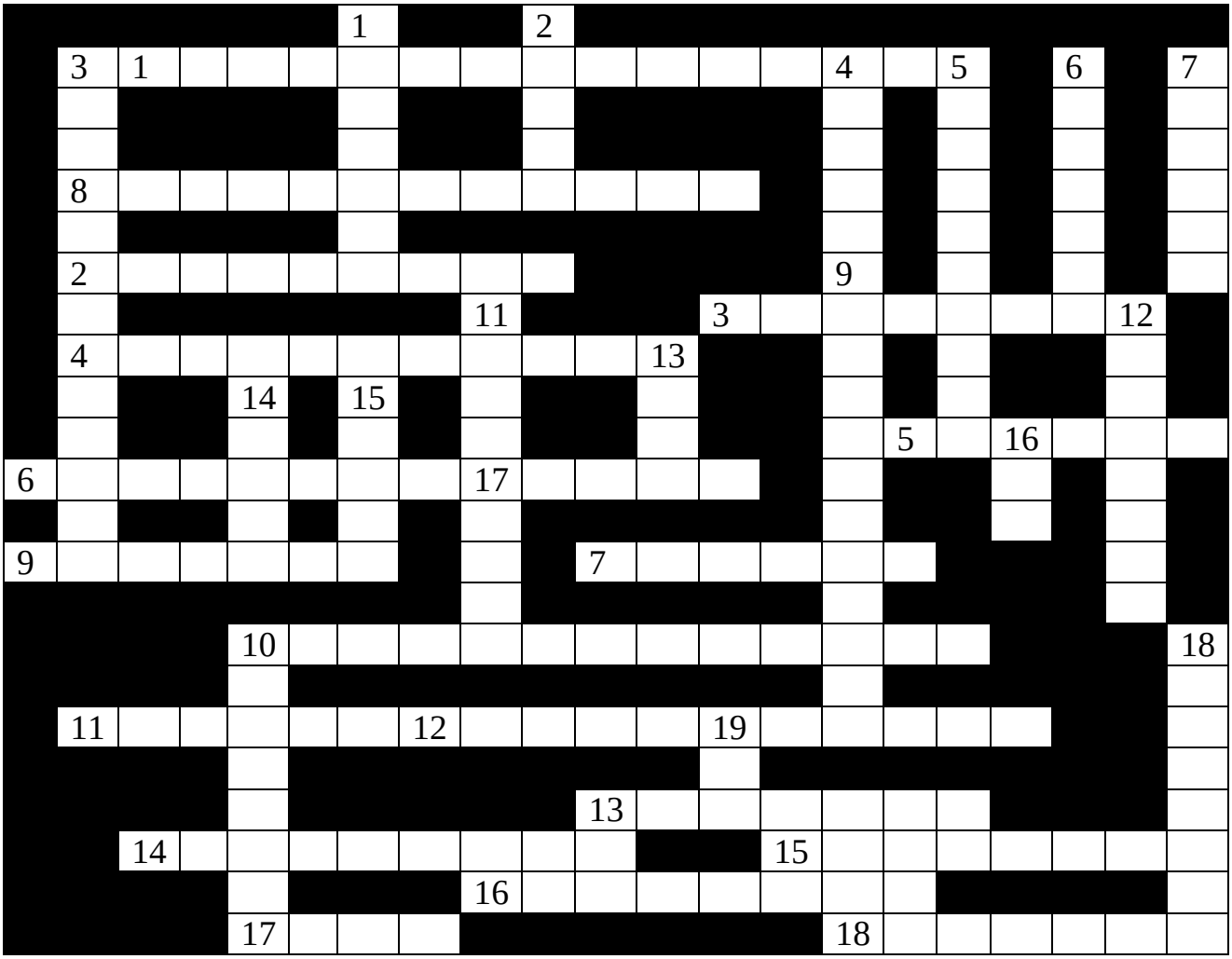
17. Каков механизм ассимиляции аммиака?

18. Каков химизм усвоения фосфора и серы?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – фермент, ответственный за 1 ступень химического восстановления азота; 2 – перемещение ионов по растению; 3 – элемент, входящий в состав клеточных стенок и увеличивающий прочность стебля; 4 – метод выращивания растений без почвы с использованием питательных растворов; 5 – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент, входящий в состав молекул хлорофилла; 6 – незаменимые минеральные элементы, содержание которых в биомассе растений составляет от сотых долей процентов и менее; 7 – минеральный элемент, большая часть которого присутствует в простетических группах ферментов, в частности каталазы и пероксидазы; 8 – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, при котором общее влияние смеси элементов равно сумме действия каждого элемента; 9 – ион, содержащий восстановленный азот; 10 – разложение органических веществ с образованием минеральных соединений; 11 – пожелтение листьев из-за дефицита некоторых минеральных элементов; 12 – процесс химического усвоения минеральных элементов растением; 13 – непротеиногенная аминокислота, участвующая как акцептор в цикле связывания аммиака в клетке; 14 – тип взаимодействия смеси минеральных элементов с растением, в результате которого происходит взаимное усиление физиологического влияния каждого из них; 15 – удобрение, содержащее азот в составе аминогрупп; 16 – биологическая пограничная структура, состоящая из липидов и белков; 17 – микроэлемент, входящий в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфо-

липазы, супероксиддисмутазы; 18 – микроэлемент, входящий в состав цианкобаламина (витамина B_{12}).



По вертикали: 1 – минеральный элемент, поглощаемый корнями при засолении почвы; 2 – макроэлемент, который входит в состав белков; 3 – смесь нелетучих минеральных веществ, остающихся после сжигания растительной биомассы; 4 – химические вещества, которые синтезируются из дикарбоновых аминокислот путем присоединения молекулы аммиака; 5 – бессубстратный метод выращивания растений, при котором происходит периодическое опрыскивание питательным раствором корней; 6 – макроэлемент, необходимый для стабилизации структуры мембран, а также передачи сигналов, полученных клеточными рецепторами; 7 – макроэлемент, необходимый для реакций, которые приводят к образованию богатых энергией химических связей; 8 – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, когда физиологический эффект влияния смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности;

9 – вторичное использование растениями элементов минерального питания; 10 – микроэлемент, необходимый для активации многих ферментов, при дефиците которого в растениях снижается выделение кислорода при фотосинтезе; 11 – автор широко известной смеси минеральных элементов для выращивания растений; 12 – микроэлемент, входящий в состав активного центра ряда ферментов азотного обмена, при его дефиците в тканях растений накапливается большое количество нитратов; 13 – макроэлемент, который входит в состав белков и нуклеиновых кислот; 14 – микроэлемент, принимающий участие в фотолизе воды и выделении кислорода при фотосинтезе, а также в регулировании осмотической составляющей водного потенциала в вакуоли клетки; 15 – макроэлемент, играющий регуляторную роль, а также поддерживающий в клетке градиент осмотического потенциала; 16 – циклическая структура, в центре которой находится атом железа, входящая в состав некоторых ферментов, например каталазы и пероксидазы; 17 – микроэлемент, входящий в состав белка хлоропластов пластоцианина и ряда ферментов; 18 – совокупность кажущегося свободного пространства всех клеток и межклетников растительного организма; 19 – электрически заряженная часть молекулы, образующаяся при ее диссоциации.

2.2.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – Ч. 2. – 72 с.

6. Практикум по физиологии растений / В.Б. Иванов, И.В. Плотникова, Е.А. Живухина [и др.]. – М.: Академия, 2001. – 144 с.

Дополнительная:

7. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

8. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

9. Гончарова, Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Э.А. Гончарова. – СПб.: Изд-во ВИР, 2005. – 112 с.

10. Полонский, В.И. Оценка зерновых злаков на устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам / В.И. Полонский, Н.А. Сурин. – Новосибирск: Изд-во СО РАСХН, 2003. – 128 с.

11. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.

12. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

13. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

МОДУЛЬ 3. АССИМИЛЯЦИЯ И ДИССИМИЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ

Модульная единица 3.1. Фотосинтез

3.1.1. Фотосинтез: от молекулярных механизмов до урожая

Фотосинтетические пигменты. Световые реакции фотосинтеза

Растение представляет собой фотоавтотрофный организм, в котором происходит образование органических веществ из простых неорганических соединений с прямым участием солнечной энергии.

Процесс трансформации поглощенной лучистой энергии в химическую энергию органических веществ называется фотосинтезом. Этот процесс выражается суммарным уравнением: $CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2$. При этом происходит восстановление не только углекислого газа, но и нитратов, сульфатов, а запасенная энергия в виде АТФ может быть использована в различных физиологических процессах.

Фотосинтез идет в специализированной ткани зеленых листьев – хлоренхиме, в клетках которой содержатся хлоропласты. Эти клетки мезофилла окружены развитой системой межклетников. За счет последних внутренняя рабочая поверхность, через которую происходит поглощение углекислого газа, превышает наружную площадь листа примерно в 10 раз. При этом на один квадратный сантиметр листа приходится в среднем 200 $см^2$ поверхности хлоропластов.

Главную роль в поглощении лучистой энергии в процессе фотосинтеза играет зеленый пигмент растений – хлорофилл. По химическому строению он является сложным эфиром дикарбоновой кислоты хлорофиллина $MgN_4OH_{30}C_{32}(COOH)_2$, у которой одна карбоксильная группа этерифицирована остатком метилового спирта CH_3OH, а другая – остатком спирта фитола $C_{20}H_{39}OH$. Молекула хлорофилла полярна: порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный «хвост» – гидрофобными. Максимумы поглощения хлорофиллов находятся в сине-фиолетовой и красной областях спектра, в частности у хлорофилла *а* – в диапазоне длин волн 428–430 нм и 660–663 нм.

Молекулы хлорофилла способны излучать поглощенные кванты света. Явление кратковременного (вишнево-красного) свечения в результате перехода молекул из синглетного возбужденного состояния в синглетное основное называется флуоресценцией, а длительное свечение молекул в результате их излучательного перехода из триплетного возбужденного состояния в синглетное основное состояние – обозначается термином «фосфоресценция».

В кислой среде в молекуле хлорофилла атом магния замещается двумя протонами (ионами водорода), в результате образуется пигмент феофитин красно-бурого цвета.

В состав хлоропластов кроме хлорофиллов входят каротиноиды – жирорастворимые желтые, оранжевые или красные пигменты растений, принимающие участие в поглощении лучистой энергии и защите хлорофилла от фотоокисления. Спектры их поглощения имеют максимумы в фиолетово-синей области. К этим пигментам относятся каротины $C_{40}H_{56}$ и ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$).

Для молекул фотосинтетических пигментов характерно наличие конъюгированных связей – двойных или тройных химических связей, разделенных простой связью, которые обусловливают оптические свойства пигментов.

В реакциях фотосинтеза молекулы хлорофилла непосредственного участия не принимают, выступая в качестве фотосенсибилизатора. Хлорофилл поглощает лучистую энергию, превращает ее в энергию электронного возбуждения и фотохимически преобразует энергию возбужденного состояния в химическую энергию.

В процессе фотосинтеза свет поглощают пигменты-сборщики (хлорофиллы, каротиноиды) и передают энергию квантов пигменту-ловушке – длинноволновым формам хлорофилла P_{700} и P_{680}.

Процесс поглощения лучистой энергии и ее трансформации в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФН) происходит в световой фазе фотосинтеза. Преобразование лучистой энергии в химическую происходит на мембранах, в гранах хлоропластов. В их состав входят пять согласованно работающих белковых комплексов: светособирающий, фотосистемы I и II, цитохромный и АТФ-азный комплексы.

В состав фотосистемы II в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 680 нм (P_{680}), а также хлорофиллы *a* с максимумом поглощения 670–680 нм, играющие роль пигментов-сборщиков. Первичным акцептором электронов выступает феофитин, передающий электроны на пластохинон. В состав фото-

системы II входит также белковый комплекс, окисляющий воду, и переносчик электронов Z. Комплекс фотосистемы II восстанавливает пластохинон и осуществляет фоторазложение воды с выделением молекулярного кислорода и протонов.

В состав фотосистемы I в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 700 нм (P_{700}), а также хлорофиллы *a* с максимумом поглощения 675–695 нм – пигменты-сборщики. Первичным акцептором электронов является мономерная форма хлорофилла *a* с максимумом поглощения 695 нм, вторичными акцепторами – железосерные белки. Комплекс фотосистемы I под действием поглощенной лучистой энергии восстанавливает железосодержащий белок ферредоксин и окисляет медьсодержащий белок пластоцианин.

В ходе функционирования фотосистем I и II в хлоропластах осуществляется нециклический транспорт электронов, с которым сопряжен процесс образования АТФ из АДФ и $Ф_н$ – нециклическое фотофосфорилирование. Для этого используется энергия, освобожденная при транспорте электрона, донором электронов является вода, конечным акцептором – $НАДФ^+$.

При определенных условиях в хлоропластах может функционировать только фотосистема I. Сначала электрон от пигмента P_{700} переходит к железо-серному белку, затем к железосодержащему белку ферредоксину. Далее электрон возвращается на P_{700} через ряд промежуточных переносчиков (цитохром b_6, пластохинон, цитохром *f* и пластоцианин). Во время транспорта по этому циклическому пути электрон как бы «скатывается с горки», образованной переносчиками с убывающим уровнем восстановленности, а механизмы сопряжения (АТФ-азный комплекс) обеспечивают на этом отрезке пути использование выделяющейся энергии на синтез АТФ, т. е. происходит циклическое фотофосфорилирование.

Пути ассимиляции углекислого газа (CO_2)

Процесс восстановления углекислого газа до уровня углеводов происходит в темновой фазе фотосинтеза – в циклах биохимических реакций при использовании энергии АТФ и восстановителя НАДФН. Ассимиляция углекислого газа (CO_2) у различных видов растений происходит по-разному. Различают C_3-путь фотосинтеза (цикл Каль-

вина), C_4-путь фотосинтеза (цикл Хетча и Слэка), фотосинтез по типу толстянковых (*CAM*-метаболизм).

Ассимиляция углекислого газа в цикле Кальвина присуща абсолютному большинству зеленых растений. Этот цикл состоит из трех этапов: 1) карбоксилирования; 2) восстановления и 3) регенерации акцептора CO_2. На первом этапе образуются две молекулы 3-ФГК. Во втором звене цикла происходит восстановление фосфоглицериновой кислоты до 3-ФГА с помощью НАДФН и АТФ. Именно здесь скрещиваются световая и темновая фазы фотосинтеза. Третий этап, связанный с прохождением процесса регенерации первичного акцептора CO_2 (1,5-РДФ), завершает цикл Кальвина. При этом промежуточными соединениями являются фруктозо-6-фосфат, эритрозо-4-фосфат, ксилулозо-5-фосфат, рибозо-5-фосфат, седогептулезо-1,7-дифосфат. В итоге в цикле Кальвина при фиксации трех молекул CO_2 образуется шесть молекул 3-ФГА, пять из них используется затем в регенерации акцептора, а одна молекула участвует в дальнейшем в синтезе глюкозы. Суммарно цикл Кальвина выражается уравнением: 3 РДФ + 3 CO_2 + 3 H_2O + 6 НАДФН + 9 АТФ → 3 РДФ + ФГА + + 6 $НАДФ^+$ + 9 АДФ + 8 $Ф_н$. Для синтеза одной молекулы глюкозы затрачивается 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФН.

Ключевым ферментом темновой стадии фотосинтеза является РДФ-карбоксилаза. С участием фермента происходит первая реакция цикла Кальвина, связывание молекулы CO_2 с ее первичным акцептором – молекулой рибулезо-1,5-дифосфата (процесс карбоксилирования).

Растениям преимущественно тропического и субтропического происхождения (так называемым C_4-растениям) присущ способ фиксации углекислого газа в цикле Хетча и Слэка. Этот путь состоит из двух стадий: 1) карбоксилирования, происходящего в клетках мезофилла; 2) декарбоксилирования и синтеза углеводов, идущих в клетках обкладки сосудисто-проводящих пучков листьев. Карбоксилированию подвергается фосфоенолпируват, ФЕП COOH-CO(P)=CH_2, в результате чего образуется щавелево-уксусная кислота, ЩУК HOOC-CO-CH_2-COOH. Последняя восстанавливается до малата HOOC-CH(OH)-CH_2-COOH или аминируется с образованием аспарагиновой кислоты HOOC-CH_2-CH(NH_2)-COOH. Во второй стадии цикла малат переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктами которого являются пируват CH_3CO-COOH, НАДФН и CO_2. Пируват вновь диффундирует в мезофилл, где происходит регенерация акцеп-

тора ФЕП. Образовавшиеся CO_2 и НАДФН участвуют в клетках обкладки в цикле Кальвина.

Путь ассимиляции углекислого газа, присущий преимущественно растениям-суккулентам, называется *CAM*-метаболизмом. Данный путь усвоения CO_2 состоит из двух стадий. На начальной стадии (в ночное время) поступающая углекислота связывается с ФЕП, в результате чего образуется ЩУК. Последняя восстанавливается до малата, который накапливается в вакуолях клеток. Днем малат транспортируется в цитоплазму, и там от него отщепляется CO_2. Образующийся углекислый газ включается затем в цикл Кальвина.

В результате фотосинтетического процесса образуются низкомолекулярные органические вещества – фотоассимиляты, представляющие собой главным образом сахара, органические кислоты и аминокислоты. Транспортной формой ассимилятов в растениях, как правило, является сахароза.

Интенсивность фотосинтеза и продуктивность

Интенсивность фотосинтеза – это количество CO_2, усваиваемое (или O_2 выделяемое) единицей листовой поверхности в единицу времени. Интенсивность фотосинтетического процесса обычно выражается в мг CO_2/дм^2 в час или мкмоль CO_2/м^2 в секунду. Интенсивность фотосинтеза измеряется газометрическим, радиометрическим, полярографическим и другими методами. Она зависит от внутренних и внешних факторов. К первым относятся: наличие энергии в виде АТФ и НАДФН, концентрация субстратов (CO_2 и РДФ), количество фермента РДФ-карбоксилазы, содержание гормонов (в первую очередь АБК), донорно-акцепторные отношения, фаза развития растения, возраст листа, содержание в нем углеводов. Из внешних факторов основную роль в процессе фотосинтеза играют: интенсивность и спектральный состав света, температура, концентрация CO_2 и O_2, водный режим, обеспеченность минеральным питанием.

Интенсивность фотосинтеза растительного объекта зависит от длины волны падающего на него излучения. Спектр действия фотосинтеза показывает эффективность определенных световых лучей в осуществлении этого фотобиологического процесса.

Скорость фотосинтеза зависит от интенсивности ФАР. Световая зависимость (кривая) фотосинтеза имеет два участка. На линейном участке скорость процесса определяется скоростью световой фазы.

На втором участке кривой, где регистрируется световое насыщение фотосинтеза, скорость процесса в основном зависит от активности темновых реакций и поступления углекислого газа. В пункте пересечения световой кривой фотосинтеза с осью абсцисс значение интенсивности ФАР соответствует световой компенсационной точке фотосинтеза. При этом уровне облученности фотосинтез растения (листа, ценоза) уравновешивается его дыханием, в результате скорость общего (видимого) CO_2-газообмена равна нулю.

Скорость фотосинтеза зависит от сопротивления прохождению молекул углекислого газа или проводимости листа для CO_2. Различают устьичную и остаточную проводимость. Первая зависит от ширины раскрытия устьичных щелей, апертуры. Вторая величина характеризуется проводимостью мезофилла, она включает прохождение молекул CO_2 в жидкой фазе, транспорт через клеточные стенки, мембраны хлоропластов к местам карбоксилирования и определяется главным образом активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза.

Фотосинтез фитоценоза или посева зависит от архитектоники растений – пространственного расположения фитоэлементов – органов, геометрической формы растений или структуры фитоценоза. Архитектоника растений имеет важное значение для эффективного улавливания лучистой энергии. К примеру, у высокопродуктивных зерновых культур листья на стебле по направлению снизу вверх располагаются под все уменьшающимся углом и не затеняют друг друга.

Фотосинтез ценоза зависит от индекса листовой поверхности – отношения площади всех листьев растений к поверхности почвы, занимаемой этими растениями. Средние значения этого показателя составляют для сельскохозяйственных культур умеренной зоны 3–5.

Важным показателем работы фитоценоза служит его фотосинтетический потенциал – суммарная величина площади листьев ценоза за каждые сутки, образованных в течение всего вегетационного периода в расчете на единицу посевной площади. Это число «рабочих дней» листовой поверхности посева, рассчитываемое как произведение полусуммы площадей листьев за два последовательных определения на длительность периода между этими учетами в днях. Фотосинтетический потенциал тесно коррелирует как с величиной биологической, так и хозяйственной продуктивности. Он составляет в оптимальных условиях выращивания 2,5–3,0 для зерновых и 1,5–2,0 млн $м^2$ дней/га.

Комплексный параметр, определяемый интенсивностью не только фотосинтеза растения, но и его дыхания, есть чистая продуктивность фотосинтеза – количество граммов сухого вещества, накопленного растением за единицу времени в расчете на единицу листовой площади. Этот физиологический показатель выражается в граммах сухой массы на 1 $м^2$ за сутки.

Скорость накопления фитоценозом общей или хозяйственно полезной биомассы при расчете на единицу посевной площади (кг/га в сутки) определяет продуктивность растений.

Долю хозяйственно полезной части урожая в общей биомассе убранных растений показывает коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза (обозначается $К_{хоз}$).

У фототрофных организмов свет индуцирует поглощение кислорода и выделение углекислого газа. В этом процессе, называемом фотодыханием, участвуют три клеточные органеллы: хлоропласты, пероксисомы и митохондрии. В хлоропластах 1,5-рибулезодифосфат расщепляется на 3-ФГК $CH_2O(P)$-CHOH-COOH и 2-фосфогликолевую кислоту $CH_2O(P)$-COOH. Первое соединение поступает в цикл Кальвина, а от 2-фосфогликолевой кислоты отщепляется фосфат, в результате чего образуется гликолат CH_2OH-COOH. Последний из хлоропласта поступает в пероксисому, где окисляется до глиоксилата CHO-COOH. Образующаяся при этом перекись водорода расщепляется каталазой. Глиоксилат в свою очередь превращается в глицин CH_2NH_2-COOH. Это соединение транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина образуется серин CH_2OH-$CHNH_2$-COOH и происходит освобождение CO_2. Поскольку первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, такой путь окисления называется гликолатным.

3.1.2. Базовые термины и понятия

Архитектоника растений – внешний облик, пространственное расположение органов, форма растений или фитоценоза. Она характеризуется рядом морфологических параметров, важнейшие из которых: высота растений, количество и площадь поверхности фитоэлементов (междоузлий, листьев и др.) на стебле, углы наклона листовых пластинок, наличие боковых побегов. Архитектоника растений имеет важное значение для эффективного улавливания ими лучистой энергии. К примеру, у высокопродуктивных зерновых

культур листья на стебле снизу вверх располагаются под все уменьшающимся углом и в плотном фитоценозе не затеняют друг друга.

Ассимиляционное число – отношение количества поглощенного в результате фотосинтеза углекислого газа листом (растением) к количеству хлорофилла, содержащемуся в этом листе (растении).

Биосинтез – совокупность ферментативных реакций в клетке, приводящих к образованию определенного вещества. Как правило, при этом происходит процесс химического восстановления соединений.

Доза облучения – количество падающей на объект лучистой энергии, равное произведению интенсивности облучения на время его действия.

Донор энергии – молекула, поглощающая свет и миграционным путем передающая энергию электронного возбуждения молекуле акцептора. Например, донорами энергии являются хлорофиллы, каротиноиды.

Изопрен – ненасыщенный углеводород 2-метил-1,3-бутадиен $CH_2=C(CH_3)-CH=CH_2$, являющийся структурным элементом терпенов. К терпенам, в частности, относятся каротиноиды и входящий в состав молекулы хлорофилла спирт фитол.

Индекс листовой поверхности (ИЛП) – отношение площади всех листьев растений к поверхности почвы, занимаемой этими растениями. Средние значения этого показателя составляют для сельскохозяйственных культур умеренной зоны 3–5, а для растений южных широт с влажным климатом 8–10. Оптимальная для продуктивности фитоценоза величина ИЛП зависит от расположения листьев на стебле. У растений с вертикальным расположением листьев (злаки) по сравнению с горизонтальными (розеточные формы) верхние листья в меньшей степени затеняют нижние ярусы, поэтому значение оптимального ИЛП может быть существенно выше.

Интенсивность фотосинтеза – количество CO_2, усваиваемое (или O_2 выделяемое) единицей листовой поверхности в единицу времени. Интенсивность фотосинтетического процесса обычно выражается в мг CO_2/дм^2 в час или мкмоль CO_2/м^2 в секунду. Один мкмоль CO_2/м^2 в секунду = 1,58 мг CO_2/дм^2 в час.

Интеркомбинационная конверсия – безызлучательный переход между синглетными и триплетными электронно-возбужденными состояниями с изменением суммарного спина молекулы.

Каротиноиды – жирорастворимые желтые, оранжевые или красные пигменты растений. Они содержат в своей структуре длинные полиизопреноидные цепи, включающие систему сопряженных (чередующихся) двойных связей. Исходным продуктом биосинтеза каротиноидов выступает ацетил-КоА. Спектры поглощения этих пигментов характеризуются максимумами в фиолетово-синей области (от 400 до 500 нм). Каротиноиды входят в состав хлоропластов и хромопластов. В хлоропластах они принимают участие в поглощении лучистой энергии и защите молекул хлорофилла от фотоокисления. Каротиноиды подразделяются на каротины и ксантофиллы.

Каротины – жирорастворимые пигменты оранжевого цвета, углеводороды, имеющие формулу $C_{40}H_{56}$. При гидролизе β-каротина по центральной двойной связи образуются две молекулы витамина А (ретинола). Каротины входят в состав фотосистемы I.

Квантовый выход фотосинтеза – отношение количества ассимилированных молекул углекислого газа в процессе фотосинтеза к количеству поглощенных при этом квантов лучистой энергии.

Квантовый расход фотосинтеза – отношение количества поглощенных квантов лучистой энергии к количеству ассимилированных молекул углекислого газа в процессе фотосинтеза.

Конъюгированные (сопряженные) связи – кратные (двойные или тройные) химические связи, разделенные простой связью. Система таких чередующихся связей имеется в молекулах веществ, поглощающих лучистую энергию в видимой области спектра, в частности в молекулах пигментов хлорофиллов и каротиноидов.

Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза – доля хозяйственно полезной части урожая (зерна, клубней, плодов и др.) в общей биомассе убранных растений (сокращенно обозначается $К_{хоз}$). Величина $К_{хоз}$ зависит от вида и сорта сельскохозяйственных растений. Так, у зерновых культур она составляет от 0,25 до 0,45; у сахарной свеклы – 0,5. В последние годы селекция культурных растений направлена на увеличение $К_{хоз}$.

Ксантофиллы – группа кислородсодержащих химических производных каротина. Ксантофилл лютеин происходит от α-каротина, а производным β-каротина является ксантофилл зеаксантин ($C_{40}H_{56}O_2$). При дополнительном включении двух атомов кислорода в молекулы лютеина и зеаксантина образуются соответственно неоксантин и виолаксантин ($C_{40}H_{56}O_4$). Молекулы ксантофиллов входят в состав фотосистемы II.

Люминесценция – процесс сверхслабого свечения живых тканей, возникающий в результате неферментативного окисления органических веществ, главным образом при свободнорадикальных реакциях. Люминесценция характерна в основном для молекул липидов.

Миграция энергии – безызлучательный перенос энергии электронно-возбужденных состояний между молекулами. Это явление существует в хлоропластах в процессе передачи энергии от молекул-сборщиков к пигменту-ловушке.

Неполярный растворитель – жидкое органическое вещество, используемое, как правило, в качестве растворителя липидов, молекулы которого не содержат электрически полярных групп. К неполярным растворителям относятся петролейный эфир, бензин, гексан.

Нециклическое фотофосфорилирование – процесс образования АТФ из АДФ и $Ф_н$ в хлоропластах, сопряженный с нециклическим транспортом электронов, в ходе функционирования фотосистем I и II. Для биосинтеза АТФ используется энергия, освобожденная при транспорте электрона от возбужденной фотосистемы II на фотосистему I. При нециклическом пути происходит не замкнутый по циклу транспорт электронов. Донором электронов является вода, конечным акцептором – $НАДФ^+$.

Переносчики электронов – специализированные молекулы, способные к обратимым окислительно-восстановительным превращениям, например, цитохромы. Переносчики электронов представлены в электронно-транспортной цепи.

Пигменты – вещества (биологического происхождения или искусственно синтезированные), интенсивно и избирательно поглощающие лучистую энергию в видимой области спектра. Например, растительные зеленые пигменты хлорофиллы, оранжевые пигменты каротины.

Пигменты-ловушки – особые длинноволновые формы хлорофилла *a*, которые обозначаются как P_{700} и P_{680} и соответственно имеют максимумы поглощения при длинах волн 700 и 680 нм. Пигмент-ловушка P_{700} входит в комплекс фотосистемы I, а P_{680} – в состав фотосистемы II.

Пластохинон – химическое соединение, входящее в комплекс фотосистемы II и принимающее участие в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. При этом молекула претерпевает окислительно-восстановительные превращения.

Пластоцианин – медьсодержащий белок, входящий в комплекс фотосистемы I и участвующий в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. При этом атом меди в молекуле пластоцианина претерпевает окислительно-восстановительные превращения: Cu^{+} – Cu^{++}.

Поляризуемость – способность электронных оболочек атомов, молекул и ионов деформироваться под действием внешнего электрического поля, что приводит к возникновению индуцированного диполя.

Полярный растворитель – растворитель, характеризующийся большой диэлектрической постоянной, высокими значениями дипольных моментов молекул. Как правило, молекулы этого вещества имеют асимметричное строение и полярные группы. Например, к полярным растворителям относятся: вода, ацетон, этиловый спирт.

Потенциальная продуктивность фитоценоза – величина максимально возможной продуктивности (урожая), которая может быть достигнута данным сортом, гибридом или линией в специально подобранных (не обязательно оптимальных для отдельных растений) условиях. Как правило, потенциальная продуктивность фитоценоза может быть выявлена в контролируемых условиях внешней среды (использование климатических камер, вегетационных шкафов).

Проводимость листа для молекул CO_2 – величина, обратная сопротивлению прохождения молекул углекислого газа, которая измеряется в сантиметрах в секунду. Различают устьичную и остаточную проводимость. Первая зависит от ширины раскрытия устьичных щелей (апертуры). Вторая величина характеризуется проводимостью клеток мезофилла, включает прохождение молекул CO_2 в жидкой фазе, перенос через клеточные стенки, мембраны хлоропластов, транспорт к местам карбоксилирования и определяется главным образом активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза.

Продуктивность растений – скорость накопления фитоценозом общей или хозяйственно полезной биомассы при расчете на единицу посевной площади (кг/га в сутки).

Пул – общий запас (фонд) какого-либо химического вещества в органелле, клетке, органе.

Рассеяние света – взаимодействие света с веществом, сопровождающееся изменением направления его распространения в пространстве.

Режим облучения – значения световых параметров при выращивании растений в контролируемых условиях: 1) спектральные характеристики источников излучения; 2) интенсивность фотосинтетически активной радиации; 3) интенсивность инфракрасной радиации; 4) продолжительность фотопериода; 5) распределение уровня облученности и спектра излучения в течение суток; 6) распределение уровня облученности и спектра излучения в течение вегетационного периода.

Рибулезодифосфаткарбоксилаза (РДФ-карбоксилаза) – ключевой фермент темновой стадии фотосинтеза. С участием этого энзима происходит первая реакция цикла Кальвина, связывание молекулы CO_2 с ее первичным акцептором – рибулезо-1,5-дифосфатом (процесс карбоксилирования).

C_4-путь фотосинтеза (цикл Хетча и Слэка) – способ фиксации углекислого газа, который присущ растениям преимущественно тропического и субтропического происхождения (так называемым C_4-растениям). Этот фотосинтетический путь состоит из двух стадий: 1) карбоксилирования, происходящего в клетках мезофилла; 2) декарбоксилирования и синтеза углеводов, идущего в клетках обкладки сосудисто-проводящих пучков листьев. Карбоксилированию подвергается фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП) $COOH\text{-}CO(P)=CH_2$, в результате чего образуется щавелево-уксусная кислота (ЩУК) $HOOC\text{-}CO\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Последняя восстанавливается до яблочной кислоты (малата) $HOOC\text{-}CH(OH)\text{-}CH_2\text{-}COOH$ или аминируется с образованием аспарагиновой кислоты $HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH(NH_2)\text{-}COOH$. Во второй стадии цикла малат переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктами которого являются пировиноградная кислота $CH_3CO\text{-}COOH$, НАДФН и CO_2. Пируват вновь диффундирует в мезофилл, где происходит регенерация акцептора ФЕП. Образовавшаяся углекислота и НАДФН участвуют в цикле Кальвина в клетках обкладки сосудистого пучка листа. Из сельскохозяйственных культур к C_4-растениям относятся кукуруза, сорго, просо.

***CAM*-метаболизм** – путь ассимиляции углекислого газа, присущий преимущественно растениям-суккулентам. Данный фотосинтетический путь усвоения CO_2 состоит из двух стадий. На начальной стадии (в ночное время) поступающая углекислота связывается с фосфоенолпируватом, в результате чего образуется

щавелево-уксусная кислота. Последняя восстанавливается до яблочной кислоты (малата), которая накапливается в вакуолях клеток. Днем малат транспортируется в цитоплазму, и там от него отщепляется CO_2 (процесс декарбоксилирования). Образующийся углекислый газ включается затем в цикл Кальвина.

Световая компенсационная точка – значение интенсивности фотосинтетически активной радиации в пункте пересечения световой кривой фотосинтеза с осью абсцисс. При этом уровне облученности фотосинтез растения (листа, фитоценоза) уравновешивается его дыханием, в результате чего скорость общего (видимого) CO_2-газообмена равна нулю.

Световая кривая фотосинтеза – зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности фотосинтетически активной радиации. Световая кривая имеет два участка. На линейном участке, когда отмечается прямая пропорциональность между интенсивностью фотосинтеза и увеличением уровня облученности, общая скорость процесса определяется активностью световой фазы фотосинтеза. На втором участке световой кривой, горизонтальном оси абсцисс (плато), где регистрируется световое насыщение фотосинтеза, скорость этого процесса в основном зависит от активности темновых реакций и поступления к местам карбоксилирования молекул углекислого газа.

Световая фаза фотосинтеза – процесс поглощения лучистой энергии и ее трансформации в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФН). Наличие последней необходимо для восстановления углекислого газа до уровня углеводов в последующих темновых реакциях фотосинтеза. Преобразование лучистой энергии в химическую происходит на мембранах, в гранах хлоропластов. В состав таких фотохимически активных мембран входят пять структурно-функциональных согласованно работающих белковых комплексов: светособирающий, фотосистема I, фотосистема II, цитохромный и АТФ-азный комплексы.

Светокультура – метод выращивания растений при использовании искусственного облучения, создаваемого при помощи различных источников лучистой энергии.

Свободная энергия – термодинамическая функция, отражающая количество энергии в системе, способной превращаться в работу, и определяющая возможное направление протекающих процессов.

Самопроизвольно происходят те процессы, которые характеризуются уменьшением свободной энергии.

Свободный радикал – высокореактивная форма молекулы, имеющая один (монорадикал) или два (бирадикал) неспаренных электрона, в результате чего свободный радикал легко вступает в различные химические реакции, в том числе в неферментативное или свободнорадикальное окисление различных органических соединений в клетке (преимущественно липидов).

Система жизнеобеспечения человека биологическая – биолого-технический комплекс, состоящий из автотрофного звена (высшие растения, микроводоросли), звена-деструктора (микроорганизмы, высшие грибы) и гетеротрофного звена (человека). Фотосинтезирующие растения обеспечивают человека и микроорганизмы кислородом, водой и пищей; в свою очередь человек и микроорганизмы поставляют растениям углекислый газ. Система получает извне лучистую энергию и выделяет в окружающее пространство излишек тепла. Таким образом, в созданном комплексе происходит круговорот – замкнутый цикл углекислого газа, кислорода, воды и основных минеральных элементов. Подобная экспериментальная система жизнеобеспечения человека для трех испытателей была разработана и успешно испытана в Институте биофизики СО РАН в Красноярске. Максимальная длительность выполненных экспериментов по замыканию такой биологической системы составляла 6 месяцев.

Спектр действия фотосинтеза – кривая зависимости интенсивности фотосинтеза растительного объекта от длины волны падающего на него излучения. Спектр действия показывает эффективность определенных световых лучей в осуществлении этого фотобиологического процесса.

Углекислотная кривая фотосинтеза – зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2. Она выражается логарифмической зависимостью, по форме напоминающей световую кривую фотосинтеза. На кривой имеется линейный участок и область углекислотного насыщения. Последняя наступает при содержании углекислого газа в воздухе, равном 0,1–0,3 %. Концентрация CO_2, при которой наблюдается равенство процессов фотосинтеза и дыхания (общий газообмен растений равен нулю), называется углекислотной компенсационной точкой. У C_3-растений она равна 0,005 %, у C_4-растений – на порядок ниже, 0,0005 % CO_2.

Удельная поверхностная плотность листьев – величина сухой или свежей массы единицы площади листовой пластинки (г/дм^2). В некоторых случаях этот показатель коррелирует с интенсивностью фотосинтеза.

Урожай – величина хозяйственно полезной части биомассы, полученная за вегетационный период на единице посевной площади (кг/м^2, ц/га, т/га).

Феофитин – химическое соединение, производное хлорофилла, в молекуле которого атом магния замещен двумя протонами (ионами водорода). Это вещество образуется при взаимодействии хлорофилла с разбавленной соляной кислотой: $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg + 2\ HCl \rightarrow MgCl_2 + + C_{55}H_{72}O_5N_4$. Феофитин в отличие от зеленого хлорофилла имеет красно-бурый цвет.

Ферредоксин – железосодержащий белок, входящий в комплекс фотосистемы I и участвующий в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. Восстановленный ферредоксин является очень сильным восстановителем, способным окислять кислород воды.

Фитотрон – станция искусственного климата, сооружение, в котором работают климатические камеры, вегетационные шкафы и другое специальное оборудование, предназначенное для выращивания растений в контролируемых условиях.

Флуоресценция хлорофилла – явление излучения молекулами хлорофилла поглощенных квантов света, кратковременное вишнево-красное свечение со временем затухания 10^{-8}–10^{-9} с в результате перехода молекул из синглетного возбужденного состояния в синглетное основное. На основании измерения интенсивности флуоресценции хлорофилла в живом листе можно сделать заключение об эффективности процесса фотосинтеза. Чем выше уровень флуоресценции, тем меньшая доля поглощенных квантов преобразуется в химическую энергию и, следовательно, тем ниже КПД фотосинтеза.

Фосфоглицериновая кислота (3-ФГК) – продукт первого этапа цикла Кальвина $CH_2O(P)$-CHOH-COOH. Она образуется в результате распада нестойкого шестиуглеродного соединения, которое в свою очередь получается в результате карбоксилирования рибулезо-1,5-дифосфата.

Фосфоглицериновый альдегид (3-ФГА) – продукт второго этапа цикла Кальвина CHO-CHOH-$CH_2O(P)$. Он получается в результате восстановления 3-фосфоглицериновой кислоты. По

уровню восстановленности углерода этот альдегид соответствует углеводу с общей формулой $(CH_2O)_3$.

Фосфоресценция хлорофилла – относительно длительное свечение (время затухания свыше 10^{-4} с) молекул хлорофилла в результате их излучательного перехода из триплетного возбужденного состояния в синглетное основное состояние.

Фотоавтотрофный организм (орган) – организм (орган), в котором происходит образование органических веществ из простых неорганических соединений с прямым участием солнечной энергии, т. е. процесс фотосинтеза.

Фотоассимиляты – разнообразные низкомолекулярные органические вещества, которые образуются в результате фотосинтетического процесса и представляют собой главным образом сахара, органические кислоты и аминокислоты. Транспортной формой ассимилятов в растениях в основном является сахароза.

Фотодыхание – индуцированное светом поглощение кислорода и выделение углекислого газа фототрофными организмами. Этот процесс наблюдается только в растительных клетках, содержащих хлоропласты.

Фотоинактивация – потеря макромолекулами (главным образом ферментами) биологической активности под действием поглощенной лучистой энергии.

Фотосенсибилизированная реакция – физическая или химическая реакция, которая инициируется энергией света, поглощающейся молекулой сенсибилизатора, непосредственно не принимающей участия в реакции. В растениях в качестве фотосенсибилизатора выступают молекулы хлорофилла.

Фотосинтез – процесс трансформации поглощенной лучистой энергии в химическую энергию органических веществ. В течение фотосинтеза происходит фотолиз воды, синтез восстановителей и АТФ, ассимиляция углекислого газа и выделение кислорода. Этот физиологический процесс выражается суммарным уравнением: $CO_2 + H_2O + АДФ + Ф_н \rightarrow [CH_2O] + O_2 + АТФ$. При фотосинтезе происходит восстановление не только углекислого газа, но и нитратов, сульфатов, а запасенная энергия может быть использована в различных физиологических процессах, например в осуществлении транспорта веществ через биологические мембраны.

Фотосинтетически активная радиация (ФАР) – воспринимаемая (видимая) глазом область спектра (400–700 нм), в которой осуществляется поглощение лучистой энергии основными пигментами листьев растений и происходит ее усвоение в процессе фотосинтеза. Интенсивность фотосинтетически активной радиации измеряется в Вт/м^2, моль/м^2 с. Максимальная интенсивность ФАР на планете (в безоблачный полдень на экваторе) составляет примерно 400 Вт/м^2.

Фотосинтетический коэффициент – отношение объема выделенного кислорода к объему поглощенного углекислого газа в процессе фотосинтеза. Если при этом синтезируются углеводы, то фотосинтетический коэффициент равен единице. В случае образования белков он составляет 1,25, а при синтезе молекул липидов – 1,44. Средняя величина фотосинтетического коэффициента у различных растений немного превышает единицу.

Фотосинтетическое фосфорилирование – процесс образования АТФ из АДФ и неорганического фосфата в хлоропластах, сопряженный с инициируемым светом транспортом электронов. Фотофосфорилирование подразделяется на циклическое и нециклическое. В первом случае функционирует лишь фотосистема I, а во втором – работают обе фотосистемы.

Фотосистема I – структурно-функциональный комплекс разнообразных химических соединений (пигментов, белков и др.), участвующих в световых реакциях фотосинтеза. В состав фотосистемы I в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 700 нм (пигмент P_{700}), а также хлорофилл с максимумом поглощения 675–695 нм, играющий роль антенного компонента (пигментов-сборщиков). Первичным акцептором электронов является мономерная форма хлорофилла *a* с максимумом поглощения 695 нм, вторичными акцепторами – железосерные белки. В комплексе фотосистемы I под действием поглощенной лучистой энергии восстанавливается железосодержащий белок ферредоксин и окисляется медьсодержащий белок пластоцианин.

Фотосистема II – структурно-функциональный комплекс различных химических веществ (пигментов, белков и др.), которые участвуют в световых реакциях фотосинтеза. В ее состав в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 680 нм (пигмент P_{680}), а также хлорофиллы с максимумом поглоще-

ния 670–683 нм, играющие роль антенного компонента (пигментов-сборщиков). Первичным акцептором электронов выступает феофитин, передающий электроны на пластохинон. В состав фотосистемы II входит также белковый комплекс, окисляющий воду, и переносчик электронов Z. Комплекс фотосистемы II восстанавливает пластохинон и осуществляет фоторазложение воды с выделением молекулярного кислорода и протонов.

Фотоэлектрон – валентный электрон (реже электрон неподеленной пары азота и кислорода), переходящий при взаимодействии с квантом света на возбужденный синглетный уровень.

Хлорофилл – зеленый пигмент растений, играющий главную роль в поглощении лучистой энергии в процессе фотосинтеза. Он является сложным эфиром дикарбоновой кислоты хлорофиллина $MgN_4OH_{30}C_{32}(COOH)_2$, у которой одна карбоксильная группа этерифицирована остатком метилового спирта CH_3OH, а другая – остатком одноатомного непредельного спирта фитола $C_{20}H_{39}OH$. В основе молекулы хлорофилла лежит порфириновое ядро, состоящее из четырех пиррольных колец, соединенных метиновыми мостиками (-CH=). Молекула хлорофилла полярна: порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный «хвост» – гидрофобными. Благодаря своей полярности, молекула хлорофилла закреплена фитольным «хвостом» в липидном бислое мембран, а порфириновое ядро располагается в гидрофильной среде, снаружи мембран. Максимумы поглощения хлорофиллов находятся в сине-фиолетовой и красной областях. К примеру, у хлорофилла *а* они находятся в диапазоне длин волн 428–430 и 660–663 нм.

Хлорофиллид – химическое производное хлорофилла, в структуре которого отсутствует спирт фитол. Хлорофиллид образуется в результате омыления хлорофилла при его обработке раствором щелочи.

Хромофор – определенная химическая группа в молекуле (или сама молекула), способная к поглощению биологически активной лучистой энергии.

Цикл Кальвина (C_3-путь фотосинтеза) – способ ассимиляции углекислого газа, присущий абсолютному большинству зеленых растений на планете. Фотосинтетический цикл состоит из трех этапов: 1) карбоксилирования, 2) восстановления и 3) регенерации акцептора CO_2.

3.1.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Оптические и химические свойства пигментов листа [6, с. 47–56]

У высших растений процесс фотосинтеза осуществляется в зеленых пластидах, в которых содержатся пигменты: хлорофилл *a,* хлорофилл *b* и каротиноиды. Хлорофиллы по химическому строению являются сложными эфирами кислоты хлорофиллина и двух спиртов – фитола ($C_{20}H_{39}OH$) и метанола (CH_3OH). Каротиноиды по химической природе являются тетратерпеноидами, они состоят из восьми остатков изопрена – C_5H_8.

Пигменты листа поглощают световые лучи избирательно. Для определения того, какие лучи поглощает пигмент, используется прибор спектроскоп.

Цель работы. Познакомиться с физическими, химическими и оптическими свойствами пигментов листа.

Ход работы

1. *Разделение пигментов по Краусу.* К спиртовой вытяжке хлорофилла добавить бензин, смесь встряхнуть. Происходит разделение смеси на два слоя: верхний бензиновый окрашен в зеленый цвет, а нижний (спиртовой) – в желтый. Зеленый цвет верхнего слоя говорит о том, что в бензин перешел хлорофилл. Кроме него в бензине растворяется и каротин. Внизу остается ксантофилл.

2. *Омыление хлорофилла щелочью*. В результате реакции хлорофилла с раствором NaOH происходит отщепление спиртов и образование натриевой соли хлорофиллина, которая, в отличие от хлорофилла, не растворяется в бензине. В бензиновый слой (верхний) перейдет каротин (цвет будет желтый), а в спиртовой – натриевая соль хлорофиллиновой кислоты и ксантофилл.

3. *Получение феофитина и обратное замещение водорода атомом металла.* При реакции хлорофилла со слабой кислотой образуется пигмент бурого цвета – феофитин. В результате реакции феофитина с уксуснокислой медью образуется вещество зеленого цвета – хлорофиллоподобное производное меди.

Сделать рисунок пробирок, отметив окраску бензинового и спиртового слоя вытяжки пигментов. Зарисовать пробирки с растворами хлорофилла, феофитина и медьпроизводного хлорофилла.

4. *Исследование спектров поглощения хлорофилла и каротиноидов*. Вплотную к щели спектроскопа поместить пробирку с раствором пигментов. Глядя в окуляр прибора, определить положение темных полос по отношению к спектральным областям, которые соответствуют лучам, поглощаемым хлорофиллом или каротиноидами. Для изучения каротина и ксантофилла целесообразно использовать растворы, полученные в опытах по разделению пигментов методом Крауса и омылению хлорофилла щелочью.

Зарисовать спектр поглощения пигментов: хлорофилла, каротина и ксантофилла.

5. *Наблюдение флюоресценции хлорофилла.* Раствор вытяжки пигментов рассмотреть в отраженном свете на фоне темной бумаги. Для этого пробирку нужно поместить таким образом, чтобы свет падал вначале на раствор, а затем отражался от него и попадал в глаз. Флуоресценцию лучше видно на солнечном свету, но можно увидеть и в отраженном свете мощной электрической лампы. Полученная вытяжка хлорофилла обладает флюоресценцией: в проходящем свете она зеленая, а при рассматривании в отраженном свете – вишнево-красная.

Работа № 2. Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода [6, с. 57–58]

Фотосинтез происходит только с участием хлорофилла и только на свету. В световой фазе с помощью лучистой энергии, поглощенной хлорофиллом, происходит окисление воды до молекулярного кислорода. При этом освобождающиеся электроны через цепь промежуточных переносчиков передаются к $НАДФ^+$ и восстанавливают его до НАДФН, часть энергии расходуется на образование АТФ.

Реакция фотоокисления воды может быть представлена в следующем виде:

$$H_2O + НАДФ^+ + АДФ + H_3P0_4 \rightarrow НАДФН + H^+ + АТФ + 1/2O_2.$$

Хлорофилл при этом выполняет функцию фотосенсибилизатора, т.е. вещества, которое превращает поглощенную световую энергию в химическую и передает ее на реакцию отнятия водорода и переноса его к $НАДФ^+$.

Цель работы. С помощью модельного опыта продемонстрировать фотосенсибилизирующую активность хлорофилла.

Ход работы

В три пробирки налить зеленую спиртовую вытяжку пигментов, в четвертую – раствор спирта. Во все пробирки добавить по 1–2 мл раствора метилового красного. Затем в 1-, 2- и 4-ю пробирки внести кристаллическую аскорбиновую кислоту. Вторую пробирку поместить в темноту, остальные три пробирки выставить на солнце или поставить вблизи яркой электролампы на 15–20 минут. Регистрируют восстановление зеленого цвета только в первой пробирке.

Результаты занести в таблицу и объяснить причину изменения окраски.

Состав смеси в пробирках				Условия опыта	Результаты опыта
Вытяжка хлорофилла, мл	Спирт, мл	Аскорбиновая кислота, мг	Метиловый красный, мл		
5	-	30-50	1-2	Свет	
5	-	30-50	1-2	Темнота	
5	-	-	1-2	Свет	
-	5	30-50	1-2	Свет	

3.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Максимумы спектров поглощения каротиноидов находятся:
1) в сине-фиолетовой области спектра;
2) красной области;
3) зеленой;
4) синей и красной;
5) ультрафиолетовой.

2. Максимумы спектров отражения нативных хлорофиллов находятся:
1) в сине-фиолетовой области спектра;

2) красной области;
3) зеленой;
4) синей и красной;
5) ультрафиолетовой.

3. При нециклическом пути транспорта электронов в хлоропластах на свету донором электронов является вода, а конечным акцептором:

1) ФАД;
2) $НАД^+$;
3) $НАДФ^+$;
4) АТФ;
5) молекулярный кислород.

4. Источником выделения кислорода в процессе фотосинтеза является:

1) углекислый газ;
2) вода;
3) глюкоза;
4) хлорофилл;
5) НАДФН.

5. В процессе фотосинтеза у $С_3$-растений карбоксилированию подвергается химическое соединение:

1) ЩУК;
2) ФЕП;
3) ФГА;
4) рибоза;
5) пентоза, содержащая два остатка фосфата.

6. При взаимодействии хлорофилла *а* с разбавленной соляной кислотой образуется химическое соединение:

1) фитол;
2) феофитин;
3) хлорофиллид;
4) протохлорофиллид;
5) хлорофилл *в*.

7. Наибольшая интенсивность процесса фотосинтеза регистрируется:

1) у самых молодых листьев;
2) самых старых листьев;
3) нелистовых органов (колос, стебель и др.);
4) полностью сформировавшихся зрелых листьев;
5) этиолированных листьев.

8. Молекула пигмента, входящего в состав хлоропластов, при делении которой пополам образуется витамин А:

1) лютеин;
2) неоксантин;
3) виолаксантин;
4) каротин;
5) хлорофилл.

9. При взаимодействии хлорофилла со щелочью образуются следующие химические соединения:

1) фитол, метанол, соль хлорофиллиновой кислоты;
2) фитол, метанол, феофитин;
3) фитол, метанол, хлорофиллид;
4) фитол, метанол, протохлорофиллид;
5) фитол, метанол, феофитин.

10. Фотосинтетическое фосфорилирование представляет собой процесс образования:

1) молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии поглощенных квантов видимого излучения, преобразованной в энергию движущихся электронов по электрон-транспортной цепи фотосинтеза;

2) молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии окисления дыхательных субстратов в цепи переносчиков электронов;

3) молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии поглощенных квантов видимого света, преобразованной в энергию излучения – флуоресценцию;

4) молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии окисления молекул глюкозы в гликолизе;

5) молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии окисления молекул пировиноградной кислоты в цикле Кребса.

11. Процесс восстановления углекислого газа зелеными растениями относится:

1) к световой фазе фотосинтеза;
2) фотодыханию;
3) темновой фазе фотосинтеза;
4) фотофосфорилированию;
5) переносу электронов между двумя фотосистемами.

12. Важнейшая роль C_4-пути фотосинтеза у растений заключается в том, что этот механизм:

1) обеспечивает дополнительную поставку АТФ в цикл Кальвина;

2) обеспечивает дополнительную поставку НАДФН в цикл Кальвина;

3) обеспечивает дополнительную поставку углекислого газа в цикл Кальвина;

4) активирует восстановление углекислого газа в клетках мезофилла листа;

5) обеспечивает дополнительную поставку кислорода из цикла Кальвина.

13. Темновая стадия фотосинтеза состоит из следующих основных этапов:

1) фотофосфорилирования;

2) присоединения углекислого газа к рибулезо-1,5-дифосфату и выделения кислорода;

3) фотолиза воды и переноса водорода на $НАДФ^+$;

4) восстановления углекислого газа водородом воды, перенесенным на $НАДФ^+$, с участием энергии макроэргических связей АТФ;

5) переноса электронов по электрон-транспортной цепи и поглощения углекислого газа.

14. C_4-путь фотосинтеза характерен для следующих сельскохозяйственных растений:

1) рис, бобы, ячмень;

2) сорго, турнепс, пшеница;

3) кукуруза, сорго, сахарный тростник;

4) лен, картофель, кукуруза;

5) подсолнечник, редис, овес.

15. Появление электрохимического потенциала на мембранах тилакоидов вследствие одностороннего транспорта протонов под действием лучистой энергии сопровождается:

1) увеличением КПД фотосинтеза;

2) повышением интенсивности фотосинтеза;

3) синтезом АТФ;

4) поглощением углекислого газа;

5) выделением кислорода.

16. Зеленая окраска хлорофилла обусловлена присутствием в его формуле:

1) спирта фитола;

2) спирта метанола;

3) порфиринового кольца;

4) магния и конъюгированных двойных химических связей;

5) эфирной связи между дикарбоновой хлорофиллиновой кислотой и двумя спиртами.

17. В результате химического взаимодействия хлорофилла со щелочью растворимость в полярных растворителях образованного зеленого продукта:

1) повышается;
2) снижается;
3) не изменяется;
4) повышается только при нагревании;
5) повышается только в темноте.

18. Накопление органических веществ растением зависит главным образом:

1) от скорости поглощения корнем калия и кальция;
2) темпов поглощения воды корнем;
3) интенсивности транспирации;
4) интенсивности дыхания;
5) интенсивности фотосинтеза.

19. Максимум спектра флюоресценции хлорофилла сдвинут в более длинноволновую область по сравнению с максимумом спектра поглощения этого пигмента:

1) на основании закона Стокса;
2) на основании закона Сакса;
3) в соответствии с принципом Ле Шателье;
4) на основании закона Заленского;
5) в соответствии с формулой Эйнштейна.

20. Растения в процессе фотосинтеза:

1) поглощают кислород, а выделяют окись углерода;
2) поглощают кислород, а выделяют двуокись углерода;
3) поглощают двуокись углерода, а выделяют окись азота;
4) поглощают двуокись углерода, а выделяют кислород;
5) поглощают двуокись азота, а выделяют кислород.

Контрольные вопросы

1. Какие лучи видимого спектра зеленый лист поглощает, пропускает и отражает?

2. В чем состоит суть световой фазы фотосинтеза?

3. Что такое фотосинтетическое фосфорилирование?

4. Какие вещества являются продуктами световой фазы фотосинтеза?

5. Какие вещества являются акцептором CO_2 и первичным продуктом в цикле Кальвина?

6. Какие функции выполняет C_4-цикл фотосинтеза?

7. Почему у суккулентов поглощение CO_2 и его восстановление разделены во времени? Когда происходит первичное карбоксилирование?

8. Что такое квантовый расход и квантовый выход фотосинтеза?

9. Что такое чистая продуктивность фотосинтеза?

10. Чем отличаются световые кривые фотосинтеза светолюбивых и теневыносливых растений?

11. Что такое спектр действия фотосинтеза?

12. Как зависит интенсивность фотосинтеза от концентрации CO_2?

13. Чем объясняется снижение интенсивности фотосинтеза в полдень?

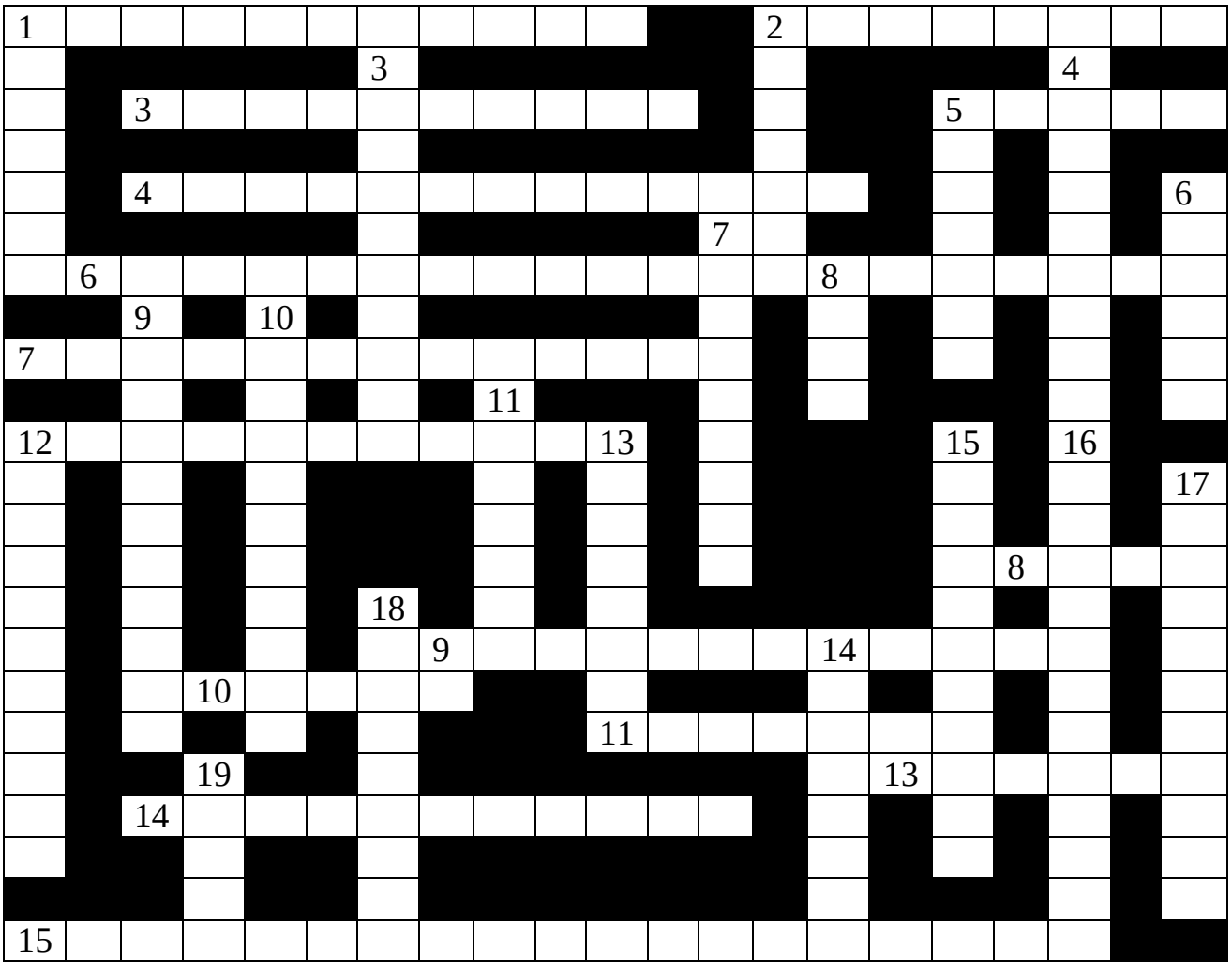
14. Что такое индекс листовой поверхности?

15. Как влияет на величину биологического урожая скорость формирования листьев и продолжительность их активной жизни?

Кроссворд

По горизонтали: 1– жирорастворимые желтые, оранжевые или красные пигменты растений; 2 – мембрана хлоропластов; 3 – процесс трансформации поглощенной лучистой энергии в химическую энергию органических веществ; 4 – излучение возбужденными молекулами поглощенных квантов света; 5 – макроэлемент, играющий важную роль в регуляции работы устьиц; 6 – образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата в хлоропластах, сопряженное с инициируемым светом транспортом электронов; 7 – величина, обратная сопротивлению прохождения молекул углекислого газа через лист; 8 – орган растения, в котором осуществляется процесс фотосинтеза; 9 – железосодержащий белок, входящий в комплекс фотосистемы I; 10 – спирт, часть молекулы хлорофилла; 11 – совокупность двух разноименных зарядов, расположенных на некотором расстоянии друг от друга; 12 – органелла, в которой осуществляется процесс фотосинтеза; 13 – молекула, передающая энергию или электрон молекуле акцептора; 14 – химическое соединение, входящее в комплекс фотосис-

темы II; 15 – молекула вещества, которая поглощает энергию света и инициирует физическую или химическую реакцию, непосредственно не принимая в ней участия.



По вертикали: 1 – жирорастворимый пигмент оранжевого цвета, при гидролизе которого по центральной двойной связи образуются две молекулы витамина А; 2 – витамин, образующийся в растениях на свету и играющий важную роль в углеводном обмене; 3 – кислородсодержащее химическое производное каротина; 4 – специализированная хлорофиллоносная ткань, в которой идет процесс фотосинтеза; 5 – автор, открывший восстановительный цикл углерода; 6 – зависимость фотопроцесса от длины волны инициирующего излучения; 7 – основной пигмент, участвующий в акте фотосинтеза; 8 – количественные изменения в растениях, отмечающиеся в результате фотосинтеза; 9 – структурно-функциональный комплекс разнообразных химических соединений, участвующих в световых реакциях фотосинтеза; 10 – индуцированное светом поглощение кислорода и

выделение углекислого газа фототрофными организмами; 11 – специфический комплекс клеток эпидермиса листа, служащий для осуществления процесса газо- и водообмена; 12 – химическое производное хлорофилла, в структуре которого отсутствует спирт фитол; 13 – газ, образующийся в процессе фотосинтеза; 14 – единица количества теплоты; 15 – газ, усваивающийся в процессе фотосинтеза; 16 – внешний облик, пространственное расположение органов, форма растений или фитоценоза; 17 – область биологической науки, изучающая оборудование станций искусственного климата, предназначенное для выращивания растений в контролируемых условиях; 18 – производное хлорофилла, в молекуле которого атом магния замещен двумя протонами; 19 – участок на световой кривой фотосинтеза, в котором отсутствует зависимость процесса от интенсивности света.

3.1.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьев [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 288 с.

6. Гусейнова, В.Е. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / В.Е. Гусейнова, Н.П. Моисеева, В.Н. Моргун. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

Дополнительная:

7. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

8. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

9. Семихатова, О.А. Физиология дыхания растений / О.А. Семихатова, Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 224 с.

10. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 3.2. Дыхание

3.2.1. Физиология и биохимия процесса дыхания

Пути окисления субстратов

Дыхание – это универсальный физиологический процесс ферментативного окисления сложных органических веществ при участии кислорода, в результате которого освобождается энергия и образуются предельно окисленные вещества: углекислый газ и вода. Суммарное уравнение дыхания выглядит так: $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$. Выделяемая в этом процессе энергия запасается в форме макроэргических связей молекул АТФ. Окисляемые в процессе дыхания органические вещества называются дыхательным субстратом. В растениях последний представлен в основном углеводами. Главными путями окисления углеводов является гликолиз, цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса) и пентозофосфатный цикл. Дыхание поставляет не только энергию в форме АТФ, но и выступает одновременно источником промежуточных веществ, химически активных метаболитов, которые необходимы для жизнедеятельности клетки. Дыхание, являясь центральным процессом обмена веществ, объединяет обмен углеводов, жиров и белков.

Ферменты, которые катализируют окислительно-восстановительные реакции в клетке, связанные с переносом протонов и электронов, относятся к классу оксидоредуктаз. Они подразделяются на аэробные дегидрогеназы, или оксидазы, и анаэробные дегидрогеназы. Последние осуществляют перенос протонов (электронов) на промежуточный субстрат, а затем по дыхательной цепи на цитохромы, которые катализируют перенос только электронов. Важнейшими коферментами дегидрогеназ являются $НАД^+$, $НАДФ^+$, ФАД, ФМН.

В состав коферментов $НАД^+$ и $НАДФ^+$ входит амид никотиновой кислоты или никотинамид. Флавиновые коферменты дегидрогеназ содержат в своем составе рибофлавин, который претерпевает превращения при окислительно-восстановительных реакциях. Различают флавинмононуклеотид (ФМН) и флавинадениндинуклеотид (ФАД).

Аэробные дегидрогеназы – оксидазы – катализируют окисление субстратов путем переноса водорода непосредственно на молекулярный кислород.

Процесс окисления и постепенного превращения глюкозы в пировиноградную кислоту, в результате которого выделяется энергия, называется гликолизом. Он представляет первую анаэробную фазу дыхания и происходит в цитозоле, пластидах. Гликолиз состоит из трех стадий: 1) активирования глюкозы; 2) расщепления гексозы и 3) окисления и восстановления с образованием АТФ и пирувата. Во время начальной стадии гликолиза происходит фосфорилирование и превращение глюкозы в неустойчивое соединение фруктозо-1,6-дифосфат, которое во второй стадии процесса распадается на две молекулы триоз: 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА) CHO-CHOH-CH_2O(P) и фосфодиоксиацетон CH_2O(P)-CO-CH_2OH. Последний затем превращается в ФГА. Третья стадия гликолиза начинается с окисления двух молекул ФГА до двух молекул 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (1,3-ФГК) CH_2O(P)-CHOH-COO(P). От этой кислоты передается остаток фосфата на молекулу АДФ; в результате такого, так называемого субстратного фосфорилирования возникает макроэргическое соединение АТФ. Образовавшаяся в реакции 2-ФГК COOH-CHO(P)-CH_2OH при участии фермента энолазы превращается в фосфоенолпируват COOH-CO(P)=CH_2. При этом происходит выделение воды, а в остатке фосфорной кислоты возникает высокоэнергетическая связь. Заканчивается третья стадия переносом фосфатной группы на АДФ и образованием пирувата. Реакции гликолиза суммарным уравнением можно выразить так: $C_6H_{12}O_6 + 2НАД^+ + 2АДФ + 2H_3PO_4 \rightarrow 2CH_3$-CO-COOH + 2НАДН + $+ H^+ + 2АТФ$.

В анаэробных условиях пировиноградная кислота включается в реакции брожения. При спиртовом брожении вначале из пирувата образуется углекислый газ и уксусный альдегид CH_3COH, затем последний превращается в этиловый спирт: $CH_3COH + НАДН + H^+ \rightarrow CH_3CH_2OH + НАД^+$. В аэробных условиях пируват окисляется и декарбоксилируется, образующийся двухуглеродный остаток присое-

диняется к коферменту А. Продуктом реакции является ацетил-КоА. Суммарно уравнение выглядит таким образом: CH_3-CO-COOH + + НАД$^+$ + КоА-SH → CO_2 + НАДН + H^+ + CH_3-CO ~ SКоА.

Кофермент А входит в состав ферментов, которые катализируют процесс активирования, а также перенос ацетильного радикала – CO-CH_3. Кофермент А активирует и переносит, кроме того, другие кислотные остатки (ацилы). По химическому строению коэнзим А представляет собой соединение, в котором остаток 3-фосфоаденозин-5-дифосфата соединен с остатком пантотеновой кислоты, азот которой в свою очередь связан с остатком тиоэтиламина. В качестве реакционно-способного компонента молекулы КоА в биохимических процессах выступает сульфгидрильная группа (-SH). Кофермент А принимает широкое участие в обменных процессах растений: цикле трикарбоновых кислот, окислении и биосинтезе жирных кислот, окислительном декарбоксилировании α-кетокислот и других процессах окисления и биосинтеза.

Образовавшийся при декарбоксилировании пирувата двухуглеродный остаток присоединяется к коферменту А. Окисление ацетильного остатка этого комплекса происходит в цикле трикарбоновых кислот (цикле Кребса). Первая реакция цикла состоит в переносе ацетильного остатка от ацетилКоА (CH_3CO~SКоА) к щавелево-уксусной кислоте (оксалоацетату) HOOC-CO-CH_2-COOH. В результате образуется шестиуглеродная трикарбоновая лимонная кислота (цитрат) HOOC-CH_2-COH(COOH)-CH_2-COOH. Далее цитрат превращается в изоцитрат, затем окисляется до щавелево-янтарной кислоты (оксалосукцината) HOOC-CO-CH(COOH)-CH_2-COOH, от которой происходит отщепление CO_2, в результате образуется α-кетоглутаровая кислота HOOC-CO-CH_2-CH_2-COOH. Последняя претерпевает окислительное декарбоксилирование с образованием янтарной кислоты (сукцината) HOOC-CH_2-CH_2-COOH, из которой получается фумаровая кислота HOOC-CH=CH-COOH, затем яблочная HOOC-CH(OH)-CH_2-COOH и оксалоацетат – конечный продукт цикла. В итоге каждая поступающая в цикл ацетильная группа (предварительно образовавшаяся из пирувата) расщепляется до углекислого газа, при этом восстанавливаются НАД$^+$, ФАД и происходит синтез одной молекулы АТФ. Суммарная реакция цикла Кребса выглядит следующим образом: CH_3CO ~ SКоА + 3H_2O + 3НАД$^+$ + ФАД +АДФ +$Ф_н$ → КоА-SH + + 2CO_2 + АТФ+ 3НАДН + 3H^+ + $ФАДН_2$.

Глюкоза может окисляться еще одним путем, в так называемом пентозофосфатном цикле. Цикл разделяют на две фазы: окисления глюкозо-6-фосфата и регенерации этого соединения. В первой фазе в результате окислительного декарбоксилирования образуется рибулезо-5-фосфат и углекислый газ. Во второй фазе химический процесс идет от пентоз через образование седогептулезо-7-фосфата, эритрозо-4-фосфата, фруктозо-6-фосфата и фосфоглицеринового альдегида. Далее из двух триоз через промежуточное соединение образуется глюкозо-6-фосфат. Цикл замыкается. Из поступивших в пентозофосфатный цикл шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до углекислого газа, а пять молекул регенерируют вновь и выходят из цикла. В результате восстанавливаются 12 молекул $НАДФ^+$. Процесс окисления субстратов в пентозофосфатном цикле происходит без участия кислорода.

Образование макроэргических связей АТФ

В процессе распада органических веществ происходит образование АТФ (субстратное фосфорилирование) и восстановление коферментов $НАД^+$, $НАДФ^+$ и ФАД.

Две молекулы АТФ образуются при субстратном фосфорилировании в процессе гликолиза. В третьей стадии гликолиза одновременно с окислением 3-ФГА до 3-ФГК происходит фосфорилирование 3-фосфоглицериновой кислоты и образование макроэргического соединения 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (1,3-ФГК) $CH_2O(P)$-CHOH-COO(P). На этапе первого субстратного фосфорилирования под действием фосфоглицераткиназы остаток фосфата передается с 1,3-ФГК на молекулу АДФ, в результате чего возникает макроэргическое соединение АТФ.

Образовавшаяся 3-ФГК изомеризуется с образованием 2-ФГК COOH-CHO(P)-CH_2OH. Последняя при участии фермента энолазы дегидратируется и превращается в макроэргическое соединение – фосфоенолпируват (ФЕП) COOH-CO(P)=CH_2. После этого следует этап второго субстратного фосфорилирования, в ходе которого происходит перенос остатка фосфорной кислоты с ФЕП на АДФ, синтез АТФ и образование пирувата.

Одна молекула АТФ синтезируется в цикле Кребса. Изоцитрат дважды подвергается окислительному декарбоксилированию, в результате чего образуется сукцинил-КоА. Поскольку последний явля-

ется высокоэнергетическим тиоэфиром, при его превращении в сукцинат происходит субстратное фосфорилирование АДФ и синтез АТФ, катализируемые сукцинил-КоА-синтетазой.

Восстановленные коферменты $НАД^+$, $НАДФ^+$ и ФАД поступают в так называемую дыхательную (электронно-транспортную) цепь – ансамбль молекул-переносчиков электронов, который встроен во внутреннюю мембрану митохондрий. Порядок расположения компонентов в дыхательной цепи зависит от величины их окислительно-восстановительных потенциалов: НАДН → ФМН (ФАД) → убихинон → цит. b → цит. c_1 → цит. c → цит. a → цит. a_3 → O_2. Движущей силой транспорта электронов по этой цепи является разность окислительно-восстановительных потенциалов между НАДН и кислородом воздуха. Перенос электронов по цепи начинается от отнятия гидрид-иона от НАДН. При этом образуется $НАД^+$, а гидрид-ион превращается в протон и два электрона. Два протона (один от НАДН и один из матрикса митохондрии) и два электрона передаются на ФМН. Далее, пройдя всю цепь переносчиков, электроны оказываются на цитохроме a_3, который, связывая кислород, переносит на него эти электроны. К кислороду присоединяются еще два протона, и образуется вода.

Цитохромы, участвующие в передаче электронов по дыхательной цепи, содержат железопорфириновые простетические группы, сходные с гемом гемоглобина. В ходе каталитического процесса валентность содержащегося в цитохромах железа обратимо изменяется. Цитохромы отличаются друг от друга своими простетическими группами и белковыми компонентами (апоферментами).

С транспортом электронов в дыхательной цепи переносчиков от восстановленных коферментов к кислороду сопряжен процесс образования молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата, который называется окислительным фосфорилированием. Внутренняя мембрана митохондрии выполняет сопрягающую функцию, т.е. соединяет два процесса – транспорт электронов и синтез АТФ. Последний сопряжен с транспортом электронов и перекачиванием протонов. Суммарное уравнение процесса окислительного фосфорилирования выглядит таким образом: НАДН + H^+ + 3 АДФ + 3 $Ф_н$ + 1/2 O_2 →$НАД^+$ + 3 АТФ + H_2O.

Физиологическим показателем эффективности дыхания является отношение Р/О, где Р – число молей неорганического фосфата, использованного для фосфорилирования АДФ; О – количество молей поглощенного в процессе дыхания кислорода. Этот параметр харак-

теризует степень сопряжения окисления и фосфорилирования. Максимальное значение физиологического показателя эффективности дыхания равно 3, минимальное – 0. В последнем случае можно говорить о состоянии полного разобщения процессов окисления и фосфорилирования. Такое бывает, например, при воздействии на растения повышенной температуры, при обезвоживании или набухании митохондрий, при действии на клетки дыхательных ядов.

Интенсивность дыхания обычно выражается количеством кислорода, поглощенного за один час одним граммом растительного материала (в расчете на сухую или свежую массу), а также количеством углекислого газа, выделенным за один час одним граммом растительной массы. На интенсивность дыхательного процесса влияют: 1) внешние факторы – водообеспеченность, температура, химический состав среды, газовый состав атмосферы; 2) внутренние факторы – возраст растений, физиологическое состояние организма или органа, активность ферментов, соотношение имеющихся количеств АТФ и АДФ, концентрация метаболитов, присутствие ингибиторов и др. Интенсивность процесса биологического окисления может регулироваться с помощью различных физиолого-биохимических механизмов.

Качественный показатель процесса дыхания определяется с помощью дыхательного коэффициента – отношения количества выделенного растениями углекислого газа к количеству поглощенного ими кислорода. Он зависит от химической природы окисляемого субстрата. Когда окисляются углеводы, дыхательный коэффициент равен единице. Если дыхательным субстратом являются органические кислоты, то он выше единицы, если в качестве субстрата выступают белки и жиры, то дыхательный коэффициент ниже единицы.

3.2.2. Базовые термины и понятия

АТФ-синтетаза – структурно-функциональный белковый комплекс, представляющий собой трансмембранный канал для протонов. Последние проходят через этот канал из межмембранного пространства митохондрий в матрикс, т.е. по своему электрохимическому градиенту, и одновременно из АДФ и неорганического фосфата $Ф_н$ синтезируется АТФ. Предполагается, что при прохождении через АТФ-азу каждых двух протонов образуется одна молекула аденозинтрифосфата.

Ацетил-КоА-синтетаза – фермент класса лигаз, который катализирует химическую реакцию присоединения уксусной кислоты CH_3-COOH к коферменту А. При этом происходит отщепление молекулы воды. Данный фермент играет важную роль в предварительных реакциях цикла Кребса.

Гексокиназа – фермент класса трансфераз, который катализирует перенос фосфатных групп от молекулы аденозинтрифосфорной кислоты или других полифосфатов на шестиуглеродные моносахара – гексозы. В результате образования фосфорных эфиров сахаров (гексозо-6-фосфатов) реакционная способность молекул сахаров увеличивается. Поэтому такие химические реакции с участием гексокиназы происходят на первых стадиях расщепления гексоз, например в начале процесса гликолиза. Активатором фермента гексокиназы выступают ионы магния.

Гликолиз – ферментативный процесс окисления и постепенного превращения глюкозы в пировиноградную кислоту, в результате которого запасается энергия. Гликолиз представляет первую анаэробную фазу дыхания и происходит в цитозоле, пластидах. Этот химический процесс состоит из трех стадий: 1) активирование глюкозы; 2) расщепление гексозы и 3) окисление и восстановление с образованием АТФ и пирувата. Во время начальной стадии гликолиза происходит фосфорилирование и превращение глюкозы в неустойчивое соединение фруктозо-1,6-дифосфат, которое во второй стадии процесса распадается на две молекулы триоз: 3-фосфоглицериновый альдегид CHO-CHOH-CH_2O(P) и фосфодиоксиацетон CH_2O(P)-CO-CH_2OH. Последний затем превращается в 3-ФГА. Третья стадия гликолиза начинается с окисления двух молекул 3-ФГА до двух молекул 1,3-дифосфоглицериновой кислоты CH_2O(P)-CHOH-COO(P). От этого соединения остаток фосфата передается на молекулу АДФ. В результате такого, так называемого субстратного фосфорилирования возникает макроэргическое соединение АТФ. Образовавшаяся в реакции 2-ФГК COOH-CHO(P)-CH_2OH при участии фермента енолазы превращается в 2-фосфоенолпируват COOH-CO(P)=CH_2. При этом происходит выделение воды, а в остатке фосфорной кислоты возникает высокоэнергетическая связь. Заканчивается третья стадия гликолиза переносом фосфатной группы на АДФ (второе субстратное фосфорилирование) и образованием молекулы пирувата. Суммарное уравнение реакций гликолиза можно выразить следующим образом:

$C_6H_{12}O_6 + 2НАД^+ + 2АДФ + 2H_3PO_4 \rightarrow 2CH_3\text{-}CO\text{-}COOH + 2НАДН + + H^+ + 2АТФ$.

Дегидрогеназа фосфоглицеринового альдегида – фермент класса оксидоредуктаз, катализирующий химическую реакцию окисления 3-фосфоглицеринового альдегида $CHO\text{-}CHOH\text{-}CH_2O(P)$ в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту $CH_2O(P)\text{-}CHOH\text{-}COO(P)$. В этой химической реакции кислород участия не принимает, а окисление субстрата происходит путем отнятия от него водорода (дегидрирования). Водород присоединяется к коферменту $НАД^+$, в результате последний восстанавливается.

Дегидрогеназы – ферменты класса оксидоредуктаз, которые катализируют окислительно-восстановительные реакции в растениях, протекающие путем дегидрирования окисляемых субстратов. В качестве коферментов в состав дегидрогеназ входят $НАД^+$, $НАДФ^+$, ФАД, ФМН. Дегидрогеназы катализируют химические реакции окисления разнообразных субстратов: при гликолизе, в цикле трикарбоновых кислот, при β-окислении жиров и др.

Декарбоксилазы – ферменты, которые катализируют отщепление CO_2 от карбоксильной группы аминокислот или кетокислот (реакции декарбоксилирования). Коферментами декарбоксилаз выступают витамины B_1 и B_6. Например, в процессе окислительного декарбоксилирования расщепляются α-кетокислоты, которые образуются в растениях при обмене углеводов, жиров, аминокислот. В результате таких химических реакций декарбоксилирования выделяется энергия, запасающаяся в макроэргических связях молекул АТФ.

Диоксиацетонфосфат – фосфорный эфир триозы, промежуточный продукт углеводного обмена (гликолиза), который образуется при расщеплении фруктозо-1,6-дифосфата. На следующей стадии гликолиза диоксиацетонфосфат $CH_2O(P)\text{-}CO\text{-}CH_2OH$ превращается в фосфоглицериновый альдегид $CHO\text{-}CHOH\text{-}CH_2O(P)$ и затем в пировиноградную кислоту $CH_3\text{-}CO\text{-}COOH$.

Дыхание – универсальный биологический процесс постепенного окисления сложных органических веществ при участии кислорода, в результате которого освобождается энергия и образуются предельно окисленные вещества углекислый газ и вода. Суммарное уравнение дыхания выглядит так: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$. Выделяемая в этом процессе энергия (в уравнении не показана) запасается в форме макроэргических связей молекул АТФ. Окисляемые в химических реакциях дыхания вещества называются дыхательными субстра-

тами. В растениях последние представлены в основном углеводами. Главным путем ферментативного окисления углеводов в клетках является гликолиз и цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Дыхание поставляет клетке не только энергию в форме АТФ, но и является одновременно источником промежуточных веществ, химически активных метаболитов, необходимых для жизнедеятельности клетки. Дыхание, являясь центральным процессом обмена веществ, объединяет обмен углеводов, жиров и белков.

Дыхательная (электронно-транспортная) цепь – ансамбль молекул-переносчиков электронов, который встроен во внутреннюю мембрану митохондрий. Порядок расположения компонентов в дыхательной цепи зависит от величины их окислительно-восстановительного потенциала: НАДН → ФМН (ФАД) → убихинон → цит. b → цит. c_1 → цит. c → цит. a → цит. a_3 → O_2. Движущей силой транспорта электронов по этой дыхательной цепи является разность окислительно-восстановительных потенциалов между донором электронов НАДН и их терминальным акцептором – кислородом воздуха. Перенос электронов по цепи начинается от НАДН, при этом образуется $НАД^+$, а гидрид-ион превращается в протон и два электрона. Два электрона и два протона (один от НАДН и один из матрикса митохондрии) передаются на ФМН. Далее, пройдя всю цепь переносчиков, электроны оказываются на цитохроме a_3, который, связывая кислород, переносит на него эти электроны. К кислороду присоединяются еще два протона, и в результате образуется вода. Сопряженно с передачей электронов по ЭТЦ на трех ее участках происходит биосинтез молекул АТФ – процесс окислительного фосфорилирования.

Дыхательный коэффициент – отношение количества выделенного растениями углекислого газа к количеству поглощенного ими кислорода. Этот коэффициент является качественным показателем процесса дыхания, так как его величина зависит от химической природы окисляемого субстрата. Когда окисляются углеводы, дыхательный коэффициент равен единице. Если дыхательным субстратом являются более окисленные вещества – органические кислоты, то дыхательный коэффициент выше единицы, если в качестве субстрата выступают более восстановленные соединения, чем углеводы – белки и жиры, то дыхательный коэффициент ниже единицы.

Енолаза – фермент, который катализирует процесс превращения 2-фосфоглицериновой кислоты $COOH\text{-}CHO(P)\text{-}CH_2OH$ в фосфоенолпировиноградную кислоту $COOH\text{-}CO(P)=CH_2$ с отщеплением мо-

лекулы воды. Эта химическая реакция является важным этапом в процессе анаэробного распада углеводов (гликолиза) в растительном организме.

Изомеразы – группа ферментов, катализирующих химические процессы внутримолекулярного перемещения различных групп, связей, взаимопревращение различных изомеров и др. К изомеразам, например, относятся триозофосфатизомераза, которая катализирует обратимую реакцию между 3-фосфоглицериновым альдегидом и фосфодиоксиацетоном, а также фосфоглицератмутаза, которая участвует в каталитическом превращении 3-фосфоглицериновой кислоты в 2 фосфоглицериновую кислоту. Эти химические реакции протекают в процессе гликолиза.

Интенсивность дыхания – количество кислорода, поглощенного за один час одним граммом растительного материала (в расчете на сухую или свежую массу), а также количество углекислого газа, выделенное за один час одним граммом растительной массы. На интенсивность дыхательного процесса влияют как внешние факторы (влажность, температура, химический состав среды, газовый состав атмосферы), так и внутренние – физиологическое состояние организма или органа, возраст растений, и др.

α-Кетоглютаровая кислота – дикарбоновая кетокислота, которая является важным промежуточным продуктом углеводного обмена COOH-CO-CH_2-CH_2-COOH. Клетки получают эту кислоту из цикла трикарбоновых кислот (Кребса) и могут ее использовать для синтеза других соединений. Молекулы α-кетоглютаровой кислоты в этом цикле претерпевают окислительное декарбоксилирование, происходящее при участии ферментативного комплекса α-кетоглютаратдегидрогеназы.

Киназы – группа ферментов, которые катализируют присоединение фосфатной группы к молекулам различных химических соединений. Например, фермент гексокиназа участвует в превращении глюкозы в глюкозо-6-фосфат; фермент фосфофруктокиназа катализирует присоединение к глюкозо-6-фосфату еще одной фосфатной группы и превращение его в фруктозо-1,6-дифосфат. Эти реакции характерны для процесса гликолиза.

Лимонная кислота (цитрат) – трикарбоновая кислота, которая как промежуточное соединение участвует в окислительном распаде углеводов в цикле Кребса COOH-CH_2-OHC(COOH)-CH_2-COOH.

Липоевая кислота – кофермент ферментных систем, осуществляющих окислительное декарбоксилирование α-кетокислот (например, α-кетоглютаровой кислоты). Липоевая кислота легко может подвергаться восстановлению с образованием дегидролипоевой кислоты $CH_2(SH)$-CH_2-$CH(SH)$-$(CH_2)_4$-COOH. При этом происходит превращение дисульфидной химической группы (-S-S-) в две сульфгидрильные группы (-SH).

Никотинамид – амид никотиновой кислоты, обладающий витаминной активностью. Это соединение широко распространено в растениях, где оно встречается в составе важнейших химических веществ – нуклеотидов и коферментов $НАД^+$ и $НАДФ^+$.

Никотиновая кислота (витамин РР) – химическое соединение, одной из основных функций которого является вхождение его в виде амида в состав ферментов дегидрогеназ. Активной группой этих ферментов является $НАД^+$ или $НАДФ^+$.

Окислительное фосфорилирование – процесс образования молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата, сопряженный с транспортом электронов в дыхательной цепи переносчиков от восстановленных коферментов к кислороду. Внутренняя мембрана митохондрии выполняет сопрягающую функцию, т.е. соединяет два процесса – транспорт электронов и синтез АТФ. Последний сопряжен с транспортом электронов и перекачиванием через мембрану протонов. Суммарное уравнение процесса окислительного фосфорилирования выглядит следующим образом: $НАДН + Н^+ + 3АДФ + 3Ф_н + 1/2O_2 \rightarrow НАД^+ + 3АТФ + H_2O$ либо $ФАДН_2 + 2АДФ + 2Ф_н + 1/2O_2 \rightarrow ФАД + 2АТФ + H_2O$.

Окислительный пентозофосфатный цикл – замкнутый апотомический путь окисления глюкозы. Цикл разделяют на две фазы: окисления глюкозо-6-фосфата и регенерации этого соединения. В первой фазе в результате окислительного декарбоксилирования образуется рибулезо-5-фосфат и углекислый газ. Во второй фазе химический процесс идет от пентоз через образование седогептулезо-7-фосфата, эритрозо-4-фосфата, фруктозо-6-фосфата и фосфоглицеринового альдегида. Далее из двух триоз через промежуточное соединение образуется глюкозо-6-фосфат, и цикл замыкается. Из поступивших в пентозофосфатный цикл шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до углекислого газа, а пять молекул регенерируют вновь и выходят из цикла. В результате восстанавливаются 12 молекул $НАДФ^+$. Процесс окисления субстратов в пентозофосфат-

ном цикле происходит без участия кислорода. Пентозофосфатный цикл важен не только как поставщик энергии, но и как источник НАДФН, необходимого для процессов биосинтеза ряда органических соединений.

Оксидазы – ферменты класса оксидоредуктаз. Оксидазы являются аэробными дегидрогеназами, катализирующими окисление субстратов путем переноса водорода непосредственно на молекулярный кислород. Например, фермент аскорбатоксидаза катализирует окисление аскорбиновой кислоты в дегидроаскорбиновую.

Оксидоредуктазы – класс ферментов, которые катализируют окислительно-восстановительные процессы, протекающие в клетке и связанные с переносом протонов и электронов. Оксидоредуктазы подразделяют на аэробные дегидрогеназы, или оксидазы, и анаэробные дегидрогеназы. Последние осуществляют перенос протонов (электронов) на промежуточный субстрат, а затем по дыхательной цепи на цитохромы, которые катализируют перенос только электронов.

Пантотеновая кислота – водорастворимый витамин, комплексное соединение аланина и дигидрокси-диметилмасляной кислоты $HOCH_2$-$C(CH_3)$-CH(OH)-CO-NH-CH_2-CH_2-COOH. Биологическая роль пантотеновой кислоты в растениях связана в основном с химическими реакциями в дыхательном процессе (цикле Кребса). Эта каталитическая функция витамина реализуется через так называемый кофермент А, в состав которого входит пантотеновая кислота.

Пировиноградная кислота (пируват) – монокарбоновая кетокислота, промежуточный метаболит обмена углеводов и липидов, конечный продукт гликолиза CH_3CO-COOH. В анаэробных условиях это соединение включается в химические реакции брожения. Например, при спиртовом брожении вначале из пирувата образуется углекислый газ и уксусный альдегид CH_3COH, затем последний восстанавливается и превращается в этиловый спирт: CH_3COH + НАДН + + $H^+ \rightarrow CH_3CH_2OH$ + $НАД^+$. В аэробных условиях пируват окисляется и декарбоксилируется, образующийся двухуглеродный остаток (ацетил) присоединяется к коферменту А. Продуктом химической реакции является ацетил-КоА. Суммарно уравнение выглядит следующим образом: CH_3-CO-COOH + $НАД^+$ + КоА-SH $\rightarrow$ CO_2 + НАДН + + H^+ + CH_3-CO ~ SКоА

Регуляция дыхания – изменение скорости процесса биологического окисления органических молекул с помощью

различных физиолого-биохимических механизмов. Интенсивность дыхания в клетках растений, к примеру, зависит от активности дыхательных ферментов, соотношения имеющихся количеств АТФ и АДФ, концентрации дыхательных субстратов и метаболитов, присутствия ингибиторов и активаторов и др.

Сукцинат – см. *Янтарная кислота*.

Сукцинатдегидрогеназа – фермент класса оксидоредуктаз, флавопротеид, в молекуле которого белок ковалентно связан с флавинадениндинуклеотидом (ФАД). Этот фермент содержит негеминовое железо и мобильный атом серы. Сукцинатдегидрогеназа катализирует превращение в цикле Кребса молекулы янтарной кислоты $HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH$ в фумаровую $HOOC\text{-}CH{=}CH\text{-}COOH$.

Убихинон – один из основных компонентов электронтранспортной цепи переносчиков. По химическому строению он является производным бензохинона. Убихинон может существовать как в окисленной (хинон), так и в восстановленной (дигидрохинон) форме. Он так же, как $НАД^+$ и ФАД, участвует в промежуточном переносе протонов и электронов на цитохромную систему в дыхательной цепи переносчиков.

Физиологический показатель эффективности дыхания – отношение Р/О, где Р – число молей неорганического фосфата, использованного для фосфорилирования АДФ; О – количество молей поглощенного в процессе дыхания кислорода. Этот параметр характеризует степень сопряжения химического окисления дыхательных субстратов и фосфорилирования. Максимально возможное значение физиологического показателя эффективности дыхания равно 3, минимальное – 0. В последнем случае можно говорить о состоянии полного разобщения процессов биологического окисления и фосфорилирования. Такое бывает, например, при воздействии на растения повышенной температуры или засоления, при обезвоживании или набухании митохондрий, при действии на клетки дыхательных ядов.

Флавиновые коферменты – прочно связанные с ферментными белками коферменты оксидоредуктаз. Они содержат в своем составе рибофлавин, который претерпевает превращения при окислительно-восстановительных реакциях. Различают флавинмононуклеотид (ФМН) и флавинадениндинуклеотид (ФАД). Флавиновые дегидрогеназы входят в состав ферментов дыхательной цепи, катализирующих перенос электронов на участке от первого промежуточного переносчика ($НАД^+$) к убихинону. Кроме того, ФАД является коферментом

сукцинатдегидрогеназы, катализирующей превращение янтарной кислоты в фумаровую в цикле Кребса.

Фосфоглицераткиназа – фермент, участвующий в окислении углеводов в процессе гликолиза, катализирующий реакцию отщепления фосфата от 1,3-дифосфоглицериновой кислоты и превращения ее в 3-фосфоглицериновую кислоту.

Фосфоглицеромутаза – фермент гликолиза, относящийся к классу изомераз, катализирующий обратимый переход 3-фосфоглицериновой кислоты в 2-фосфоглицериновую кислоту. Активатором фосфоглицеромутазы выступают ионы магния.

Фосфоглюкоизомераза – фермент гликолиза, катализирующий обратимые химические превращения глюкозо-6-фосфата в фруктозо-6-фосфат.

Фосфоглюкомутаза – фермент, который катализирует обратимую реакцию превращения глюкозо-1-фосфата в глюкозо-6-фосфат. Образование глюкозо-6-фосфата необходимо для активирования молекулы глюкозы при ее окислении, а образование глюкозо-1-фосфата необходимо для активирования глюкозы при ее участии в процессе биосинтеза крахмала.

Фосфоенолпировиноградная кислота (фосфоенолпируват) – высокоэнергетическое соединение, образующееся при гликолизе в результате химического превращения 2-фосфоглицериновой кислоты COOH-CHO(P)-CH_2OH. Процесс образования фосфоенолпировиноградной кислоты COOH-CHO(P)=CH_2 сопровождается значительным перераспределением химической энергии внутри молекулы. Реакция катализируется ферментом енолазой.

Фосфофруктокиназа – фермент начальной стадии гликолиза, катализирующий реакцию фосфорилирования фруктозо-6-фосфата, т.е. процесс дальнейшего активирования гексозы и превращения ее во фруктозо-1,6-дифосфат. Химическая реакция идет в присутствии ионов магния.

Фумараза – фермент цикла трикарбоновых кислот, обратимо катализирующий реакцию образования яблочной кислоты из фумаровой кислоты.

Фумаровая кислота (фумарат) – непредельная алифатическая дикарбоновая кислота, промежуточное соединение цикла трикарбоновых кислот HOOC-CH=CH-COOH. Она образуется при окислении янтарной кислоты HOOC-CH_2-CH_2-COOH с участием фермента сукцинатдегидрогеназы.

Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса) – замкнутая последовательность биохимических реакций окисления ацетильного остатка. Первая реакция цикла состоит в переносе ацетильного остатка от ацетилКоА ($CH_3CO{\sim}SKoA$) к щавелево-уксусной кислоте (оксалоацетату) $HOOC\text{-}CO\text{-}CH_2\text{-}COOH$. В результате образуется лимонная кислота (цитрат) $HOOC\text{-}CH_2\text{-}COH(COOH)\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Далее цитрат превращается в изоцитрат, затем окисляется до щавелево-янтарной кислоты (оксалосукцината) $HOOC\text{-}CO\text{-}CH(COOH)\text{-}CH_2\text{-}COOH$, от которой происходит отщепление молекулы CO_2, в результате образуется α-кетоглутаровая кислота $HOOC\text{-}CO\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Последняя претерпевает окислительное декарбоксилирование с образованием янтарной кислоты (сукцината) $HOOC\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH$, из которой получается фумаровая кислота $HOOC\text{-}CH{=}CH\text{-}COOH$, затем яблочная $HOOC\text{-}CH(OH)\text{-}CH_2\text{-}COOH$ и оксалоацетат – конечный продукт цикла. В итоге каждая поступающая в цикл ацетильная группа (предварительно образовавшаяся из пирувата) расщепляется до углекислого газа, при этом восстанавливаются $НАД^+$, ФАД и происходит синтез двух молекул АТФ. Суммарная реакция цикла Кребса выглядит следующим образом: $CH_3CO{\sim}SKoA + 3H_2O + 3НАД^+ + ФАД + 2АДФ + 2Ф_н \rightarrow KoA\text{-}SH + 2CO_2 + 3НАДН + H^+ + ФАДН_2 + 2АТФ$.

Цитохромы – гемсодержащие белки, участвующие в передаче электронов по дыхательной цепи. Они содержат железопорфириновые простетические группы, сходные с гемом гемоглобина. В ходе каталитического процесса валентность содержащегося в цитохромах железа обратимо изменяется. Цитохромы отличаются друг от друга своими простетическими группами и белковыми компонентами.

Щавелево-уксусная кислота (ЩУК), оксалоацетат – дикарбоновая кетокислота: $COOH\text{-}CH_2\text{-}CO\text{-}COOH$. Она является участником цикла трикарбоновых кислот (первая и завершающая химические реакции), а также реакций переаминирования.

Яблочная кислота (малат) – дикарбоновая оксикислота, $COOH\text{-}CH(OH)\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Это химическое соединение принимает участие в цикле трикарбоновых кислот. В нем яблочная кислота образуется из фумаровой кислоты.

Янтарная кислота (сукцинат) – дикарбоновая четырехуглеродная кислота, промежуточное соединение цикла трикарбоновых кислот $COOH\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH$. Молекула янтарной кислоты в этом цикле является непосредственным предшественником фумаровой кислоты.

3.2.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Определение интенсивности дыхания прорастающих семян [7, с. 7–8]

Ход работы

1. *Монтаж прибора Годлевского.* Проросшие семена (навеска 50 г) высыпать в колбу Бунзена и в нее же опустить пробирку с крепким раствором КОН. Горло колбы плотно закрыть мягкой резиновой пробкой. Градуированную пипетку соединить с помощью резиновой трубки с носиком колбы. Конец пипетки опустить в стаканчик с окрашенной водой.

2. *Определение интенсивности дыхания.* В опыте отметить время начала подъема воды в пипетке и ее уровень, а затем через каждые 15 мин – сколько миллилитров воды поднялось в пипетке. Для получения достоверных данных следует сделать не менее трех отсчетов. Результаты опыта нужно записать в таблицу.

Отсчет	Время отсчета		За 15 мин поднялось H_2O, мл		Средняя интенсивность дыхания 100 г семян, мл CO_2 за 1 ч
	Начало	Конец	по отсчетам	в среднем	
1					
2					
3					

Далее вычисляют, сколько CO_2 выделилось или сколько O_2 поглотилось за 1 ч в пересчете на 100 г проросших семян, что выражает собой интенсивность дыхания.

Работа № 2. Определение дыхательного коэффициента прорастающих семян [7, с. 9–10]

Важный показатель химической природы дыхательного субстрата – дыхательный коэффициент (ДК), т.е. отношение объема выделенного диоксида углерода (Vco_2) к объему поглощенного кислорода (Vo_2). При окислении углеводов дыхательный коэффициент равен 1, при окислении жиров (более восстановленных соединений) кислорода поглощается больше, чем выделяется диоксида углерода,

и ДК<1. При окислении органических кислот (менее восстановленных, чем углеводы соединений) ДК>1.

Величина ДК зависит и от других причин. В некоторых тканях из-за затрудненного доступа кислорода наряду с аэробным происходит анаэробное дыхание, не сопровождающееся поглощением кислорода. Это приводит к повышению значения ДК. Величина коэффициента обусловлена также полнотой окисления дыхательного субстрата. Если, кроме конечных продуктов, в тканях накапливаются менее окисленные соединения (органические кислоты), то ДК<1.

Прибор для определения дыхательного коэффициента состоит из большой пробирки с плотно пригнанной каучуковой пробкой, в которую вставлена изогнутая под прямым углом измерительная трубка со шкалой из миллиметровой бумаги.

Цель работы. Познакомиться с методом определения дыхательного коэффициента.

Ход работы. Половину пробирки заполнить прорастающими семенами подсолнечника. Плотно закрыть пробирку каучуковой пробкой с измерительной трубкой. В конец этой трубки при помощи пипетки ввести небольшую каплю воды, создавая таким образом внутри прибора замкнутую атмосферу. Во время опыта нужно обязательно поддерживать постоянную температуру. Для этого поставить прибор в штатив или колбу, чтобы не нагревать руками или дыханием. Измерить, на сколько делений шкалы продвинется капля внутрь трубки за 2 мин. Полученная величина (А) выражает разницу между объемом поглощенного при дыхании кислорода и объемом выделенного диоксида углерода. Для получения точного результата вычислить среднюю величину из нескольких отсчетов.

Для определения объема поглощенного кислорода в пробирку с семенами вложить пинцетом свернутую в кольцо полоску фильтровальной бумаги, смоченную 20 %-м раствором едкого натра. Пробирку снова закрыть, поместить в измерительную трубку новую каплю воды и продолжать измерение скорости ее движения при той же температуре. Новые данные, из которых опять вычисляют среднюю величину за тот же период, выражают объем поглощенного при дыхании кислорода (В), так как выделенный диоксид углерода поглощается щелочью.

Дыхательный коэффициент будет равен

$$Vco_2 / Vo_2 = (B - A) / B.$$

Результаты опыта записывают в таблицу.

Условия	Отсчеты, мм за 2 мин				ДК $\left(\frac{B-A}{B}\right)$
	1	2	3	Среднее	
Без щелочи (А)					
Со щелочью (В)					

Работа № 3. Обнаружение и определение активности дегидрогеназ [7, с. 11–13]

Дегидрогеназы – оксидоредуктазы, участвующие в процессе дыхания растений. Они катализируют ступенчатое отщепление водорода от органических соединений. Коферментами дегидрогеназ являются молекулы, способные к обратимому окислению-восстановлению с отдачей и присоединением атомов водорода. Наиболее часто эту роль играют нуклеотиды: НАД, НАДФ, ФАД.

Обнаружить дегидрогеназную активность можно с использованием некоторых красителей, например метиленовой сини. В отсутствие кислорода метиленовая синь восстанавливается, окисляя восстановленные формы коферментов дегидрогеназ, и переходит в бесцветную форму (лейкоформу). Скорость обесцвечивания метиленовой сини в анаэробных условиях может служить показателем активности дегидрогеназ.

Для определения дегидрогеназной активности используется реакция восстановления метиленовой сини (эта реакция сопровождается изменением окраски: синяя → бесцветная). В анаэробных условиях дегидрогеназы осуществляют отщепление атомов водорода от восстановленных субстратов и их перенос на молекулу метиленовой сини (М) с образованием ее лейкоформы (MH_2)

$$XH_2 + M \xrightarrow{\text{дегидрогеназа}} X + MH_2.$$

В присутствии кислорода происходит реокисление красителя

$$MH_2 + ½\ O_2 \rightarrow M + H_2O.$$

Цель работы. Обнаружить дегидрогеназную активность в растительном материале, сравнить активность дегидрогеназ у различных растительных объектов.

Ход работы

Обнаружение дегидрогеназной активности в семенах гороха

Набухшие семена гороха очистить от семенной кожуры и разделить на две партии (по 10 шт.).

Одну партию семян прокипятить в течение 10 мин. Затем обе партии семян выдерживать 10 минут в 0,01 %-м растворе метиленовой сини, после этого отмыть водой.

Для создания анаэробных условий семена залить холодной кипяченой водой, пробирки закрыть пробками.

Подготовленные пробирки поставить на 2 часа на водяную баню при температуре 30°С (за это время живые семена потеряют синюю окраску в связи с восстановлением метиленовой сини).

Из пробирок вылить воду, семена высыпать в чашки и оставить на воздухе. Живые семена вновь посинеют. Убитые семена остаются все время синими.

Результаты наблюдений следует зарисовать, руководствуясь схемой в таблице.

Вариант опыта	Окраска семян		
	после окрашивания метиленовой синью	после инкубации в воде (без O_2)	после инкубации на воздухе
Живые семена			
Убитые семена			

Определение сравнительной активности дегидрогеназ

1 г растительного материала растереть в ступке с 5 мл 0,87 %-го раствора K_2HPO_4, перенести полученную смесь в пробирку. Пробирку с гомогенатом поместить в водяную баню с температурой 37°С на 15 мин.

В пробирку добавить 1 мл 0,01 %-го раствора метиленовой сини, перемешать, сверху налить тонким слоем масло и поставить на водяную баню (37°С). С этого момента отметить начало опыта. Об активности дегидрогеназ судят по скорости обесцвечивания метиленовой сини. Результаты записать в таблицу.

Исследуемый растительный материал	Время		Прошло минут до полного обесцвечивания метиленовой сини
	Начало опыта	Конец опыта	

3.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Конечным продуктом гликолиза является:
1) ФГК;
2) ФЕП;
3) пировиноградная кислота;
4) кислород;
5) ФГА.

2. Донором электронов в дыхательной цепи переносчиков электронов является:
1) кислород;
2) НАДН;
3) перекись водорода;
4) цитохром С;
5) вода.

3. Конечным акцептором электронов в дыхательной цепи переносчиков электронов является:
1) $ФАДН_2$;
2) аммонийный азот;
3) ФМН;
4) цитохром С;
5) молекулярный кислород.

4. В процессе гликолиза восстанавливаются следующие коферменты:
1) ФАД;
2) $НАД^+$;
3) $НАДФ^+$;
4) ФМН;
5) КоА.

5. В цикл Кребса входит следующее химическое вещество:
1) пируват;
2) ацетил-КоА;
3) глюкоза;
4) рибоза;
5) ФГК.

6. В результате протекания первой химической реакции в цикле Кребса образуется:

1) малат;
2) ацетил-КоА;
3) глюкоза;
4) цитрат;
5) сукцинат.

7. Физиологический показатель эффективности дыхания – это отношение:

1) CO_2/O_2;
2) P/O;
3) O_2/CO_2;
4) O/P;
5) P/CO_2.

8. Ферменты оксидазы – это:

1) анаэробные дегидрогеназы;
2) аэробные дегидрогеназы;
3) трансферазы;
4) киназы;
5) АТФ-азы.

9. Активирование метаболитов в процессах биосинтеза органических веществ происходит путем:

1) фосфорилирования с участием АТФ;
2) присоединения витаминов;
3) присоединения фитогормонов;
4) присоединения ионов марганца;
5) отщепления атомов углерода.

10. Если в качестве дыхательного субстрата выступают углеводы, то величина дыхательного коэффициента составляет:

1) больше единицы;
2) больше двух;
3) больше трех;
4) меньше единицы;
5) ровно единицу.

11. Перенос электронов непосредственно на кислород воздуха в процессе дыхания осуществляют:

1) магнийпорфирины;
2) цитохромы;
3) нейтральные жиры;

4) флавиновые ферменты;
5) ферредоксин и пластохинон.

12. Синтез АТФ при переносе электронов по электрон-транспортной цепи в процессе дыхания называется:
1) субстратное фосфорилирование;
2) фотофосфорилирование;
3) окислительное фосфорилирование;
4) фотолиз;
5) восстановительное фосфорилирование.

13. Процесс аэробного окисления пировиноградной кислоты до углекислого газа и воды носит название:
1) цикла Кребса;
2) гликолатного цикла;
3) пентозофосфатного цикла;
4) гликолиза;
5) цикла Кальвина.

14. Семена растений в процессе дыхания выделяют в окружающую среду:
1) влагу, тепло, углекислый газ;
2) кислород, воду, тепло;
3) влагу и кислород;
4) углекислый газ и кислород;
5) только углекислый газ.

15. Физиолого-биохимический процесс дыхания растений представляет собой:
1) биологическое окисление при участии кислорода с выделением предельно окисленных соединений и запасанием энергии в химических связях;
2) химическое окисление при участии кислорода с выделением предельно окисленных соединений и рассеянием энергии;
3) биологическое окисление при участии кислорода с выделением предельно окисленных соединений и рассеянием энергии;
4) биологическое окисление без участия кислорода с выделением предельно окисленных соединений и рассеянием энергии;
5) биологическое окисление без участия кислорода с выделением предельно окисленных соединений.

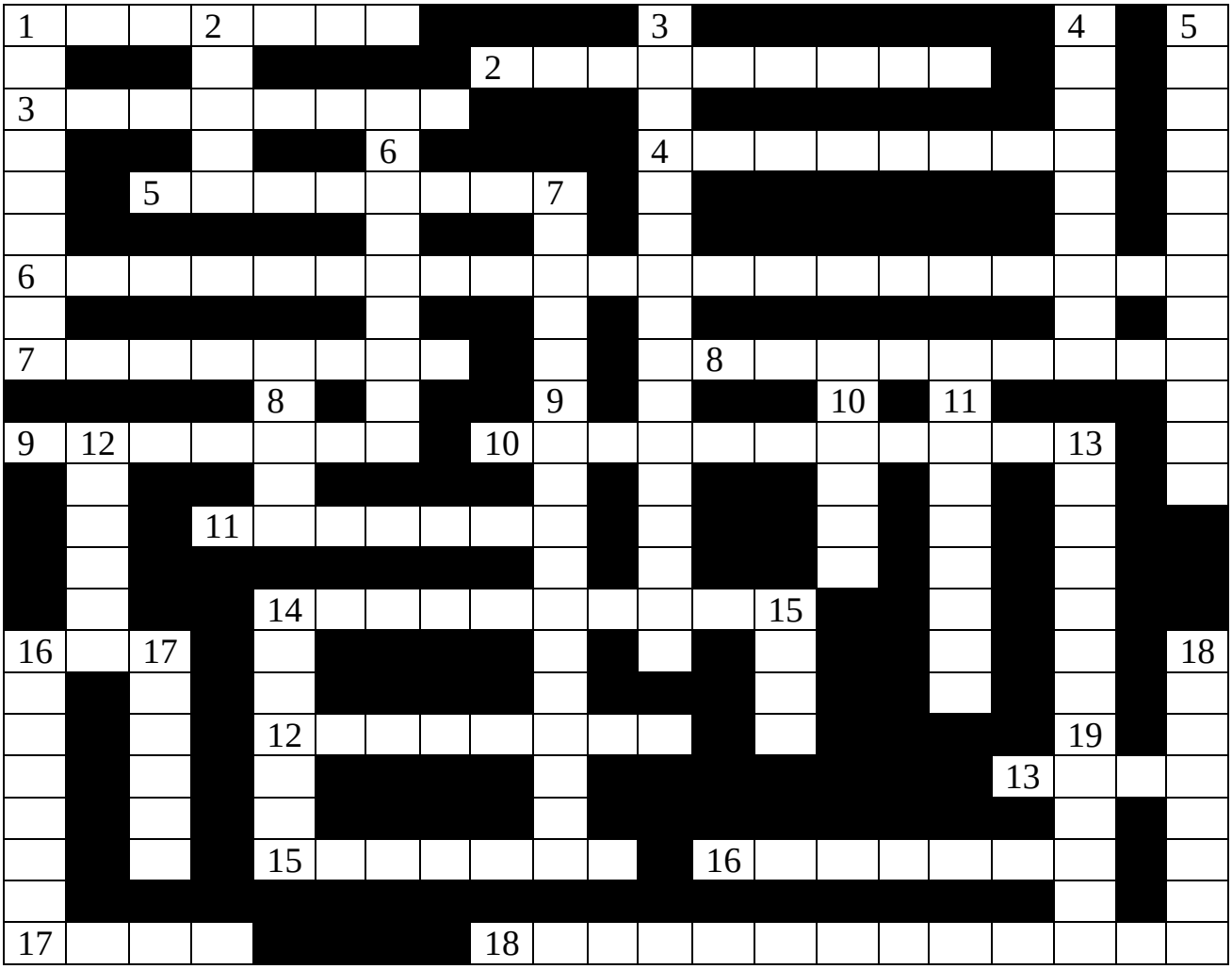
Контрольные вопросы

1. Что такое дыхание, какое значение оно имеет для растения?
2. Какова роль дегидрогеназ в растении?
3. Какие вещества являются конечными продуктами гликолиза?
4. Какое вещество включается в цикл Кребса?
5. Какое значение для клетки имеет пентозофосфатный окислительный цикл?
6. Из каких компонентов состоит дыхательная цепь?
7. Что такое субстратное фосфорилирование?
8. Что такое окислительное фосфорилирование?
9. Чем отличается дыхательный коэффициент от коэффициента эффективности дыхания?
10. Каким образом осуществляется регулирование дыхания в растении?
11. Как влияет температура на интенсивность дыхания?
12. Каким образом можно измерить интенсивность процесса дыхания?
13. Как влияет концентрация кислорода на интенсивность дыхания?
14. Что является терминальным акцептором электронов в ЭТЦ?
15. Какое вещество входит в цикл Кребса, соединяясь с ЩУК?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – фермент, катализирующий расщепление гликозидных связей крахмала; 2 – гемсодержащие белки, участвующие в передаче электронов по дыхательной цепи; 3 – фермент, который катализирует химическую реакцию разложения перекиси водорода; 4 – непредельная дикарбоновая кислота, которая образуется при окислении янтарной кислоты в цикле Кребса; 5 – биологический процесс окисления органических веществ при участии кислорода, в результате которого освобождается энергия и образуются предельно окисленные вещества; 6 – фермент, входящий в класс оксидоредуктаз, который катализирует заключительную реакцию спиртового брожения; 7 – ферменты аэробные дегидрогеназы, катализирующие окисление субстратов путем переноса водорода непосредственно на молекулярный кислород;

8 – химическая реакция, связанная с отнятием водорода (электрона) или присоединением кислорода; 9 – моносахарид, являющийся исходным веществом процесса гликолиза; 10 – витамин, который входит в состав флавиновых дегидрогеназ ФАД; 11 – карбоновая оксикислота, являющаяся конечным продуктом молочнокислого брожения; 12 – вещество, подвергающееся химическим превращениям при участии фермента; 13 – микроэлемент, который входит в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфолипазы, супероксиддисмутазы; 14 – процессы распада клеточных структур; 15 – биологический катализатор; 16 – монокарбоновая кетокислота, конечный продукт гликолиза; 17 – замкнутая последовательность биохимических процессов; 18 – процесс биосинтеза сахаров в результате прохождения реакций гликолиза в обратном порядке.



По вертикали: 1 – витамин С; 2 – класс ферментов, которые катализируют негидролитические биохимические процессы отщепления от субстрата различных групп с образованием двойных связей

или обратные реакции присоединения групп по двойным связям; 3 – химическая реакция присоединения фосфатной группы к субстрату; 4 – дикарбоновая четырехуглеродная кислота, которая является предшественником фумаровой кислоты в цикле Кребса; 5 – дикарбоновая кетокислота, которая вступает в первую реакцию цикла Кребса; 6 – фермент, который катализирует превращение 2-фосфоглицериновой кислоты в фосфоенолпировиноградную кислоту в процессе гликолиза; 7 – автор цикла трикарбоновых кислот; 8 – предельно окисленное вещество, получающееся в результате дыхания; 9 – клеточная органелла, в которой происходят химические реакции дыхания; 10 – дикарбоновая оксикислота, которая образуется из фумаровой кислоты в цикле Кребса; 11 – газ, который принимает участие в биологическом процессе окисления органических веществ; 12 – химические соединения, являющиеся основой клеточных мембран и входящие в состав высококалорийных запасных веществ; 13 – биологический катализатор; 14 – мембраны, образующие впячивания внутри митохондрий; 15 – микроэлемент, участвующий в окислительно-восстановительных реакциях, входящий в состав ферментов аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы, цитохромоксидазы; 16 – микроэлемент, необходимый для активации многих ферментов, в том числе ферментов реакций цикла Кребса; 17 – минеральный элемент, входящий в состав простетических групп ряда ферментов, в частности, каталазы и пероксидазы; 18 – процесс окисления и постепенного превращения глюкозы в пировиноградную кислоту, в результате которого запасается энергия; 19 – витамин, принимающий участие в реакциях обратимого карбоксилирования пировиноградной кислоты, декарбоксилирования сукцинилкофермента А.

3.2.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьев [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 288 с.

6. Гусейнова, В.Е. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / В.Е. Гусейнова, Н.П. Моисеева, В.Н. Моргун. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

7. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. Ч. 2 / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 72 с.

Дополнительная:

8. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

9. Семихатова, О.А. Физиология дыхания растений / О.А. Семихатова, Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 224 с.

10. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 3.3. Обмен и транспорт органических веществ

3.3.1. Превращения и транспорт органических веществ в растениях

Синтез и распад углеводов, белков и липидов

В процессе жизнедеятельности организма в каждой его клетке каждое мгновение происходят тысячи химических реакций. Совокупность всех протекающих биохимических реакций называется метаболизмом, или обменом веществ. Этот обмен складывается из двух противоположных процессов – синтеза и распада, которые идут соответственно с поглощением энергии (анаболизм) и выделением энергии (катаболизм).

На первых этапах распада сложных веществ происходят гидролитические процессы, в результате чего из полимерных углеводов образуются моносахариды, белки превращаются в аминокислоты, из молекул жиров получаются глицерин и жирные кислоты. На второй фазе при окислении аминокислот, моносахаров, глицерина, жирных кислот образуются три важнейших соединения – ацетилкофермент А, щавелево-уксусная кислота и α-кетоглутаровая кислота. Эти метаболиты занимают центральное положение в обмене веществ. Они далее включаются в реакции цикла Кребса и полностью окисляются до углекислоты и воды.

Выделяемая в ходе распада органических соединений энергия запасается в виде макроэргических связей АТФ и восстановленных нуклеотидов. Для прохождения реакций биосинтеза веществ требуется в качестве восстановителя НАДФН. В цитоплазме отношение НАДФН/НАДФ$^+$ довольно значительно. В хлоропластах содержится еще более сильный восстановитель, чем НАДФН, – восстановленный ферредоксин.

В растениях первичным продуктом фотосинтеза выступает 3-фосфоглициновая кислота, из нее образуются все остальные углеродсодержащие соединения. Из 3-ФГК далее получаются 3-ФГА, фруктозо-6-фосфат и фосфоенолпируват, которые являются важными предшественниками в синтезе большинства органических соединений в растениях. Фосфоенолпируват является предшественником молекул пирувата, щавелево-уксусной кислоты и α-кетоглутарата. Они образуют метаболические пути образования ряда аминокислот, жирных кислот и нуклеотидов, превращения липидов в углеводы.

Транспорт ассимилятов в растении

Вещества в растениях передвигаются от доноров к акцепторам. Донорами ассимилятов, как правило, являются взрослые листья, акцепторами – образовательные ткани, формирующиеся органы, молодые листья, плоды, семена. В транспорте ассимилятов различают три пути: внутриклеточный, ближний и дальний. Ближний транспорт происходит по симпласту и апопласту, а дальний – по ситовидным трубкам.

Внутриклеточный транспорт. Главным соединением, выходящим из хлоропласта в цитозоль, является фосфодиоксиацетон. В цитозоле из триозофосфатов образуются сахароза, аминокислоты, ФЕП,

пируват, малат, ЩУК. Благодаря превращениям фосфодиоксиацетона в цитозоль из хлоропласта переносятся АТФ и НАДФН, образовавшиеся за счет световой энергии в процессе фотосинтеза.

Ближний транспорт. Из клетки в клетку к ближайшему самому маленькому проводящему пучку вещества в листовой пластинке передвигаются по градиенту концентрации. Такие пучки состоят из 1–2 сосудов, ситовидной трубки с сопровождающими клетками и паренхимных клеток. Ассимиляты поступают в ситовидные трубки через сопровождающие или паренхимные клетки флоэмных окончаний. Одна часть образовавшихся в ходе фотосинтеза веществ передвигается к ситовидной трубке из одного протопласта в другой через плазмодесмы, т. е. по симпласту. Другая часть веществ входит из клетки мезофилла через плазмалемму в свободное пространство клеточной стенки и передвигается по апопласту.

Активный транспорт веществ в ситовидные трубки самых мелких проводящих пучков называется загрузкой флоэмных окончаний. Флоэмный сок состоит на 90 % из углеводов, главным образом сахарозы. В нем также содержатся аминокислоты, органические кислоты, гормоны, растворимые белки, ионы кальция, калия и др. Загрузка окончаний флоэмы сахарозой происходит против градиента концентрации через плазмалемму ситовидных трубок с помощью белка-переносчика совместно с протонами. Направление транспорта ассимилятов в листе детерминировано: вещества передвигаются из флоэмных окончаний в мелкие, а потом во все более крупные проводящие пучки.

Дальний транспорт. Необходимую энергию для транспорта веществ ситовидным трубкам поставляют сопровождающие клетки, которые имеют высокую интенсивность дыхания. Состав и концентрация транспортируемых по флоэме веществ изменяются в течение суток, сезона, а также зависят от природы акцептора. Скорость транспорта веществ по флоэме в 40 тысяч раз быстрее, чем при диффузии. Механизм флоэмного транспорта объясняют теорией массового тока под давлением Мюнха или электроосмотической теорией Спаннера.

Ассимиляты по флоэме направляются к аттрагирующим центрам, при этом направление оттока зависит от местоположения листа; на транспорт ассимилятов влияют физиологическое состояние органов-акцепторов и условия внешней среды; направление оттока веществ обусловлено возрастом растения, оно имеет суточную периодичность.

Транспорт ассимилятов регулируется на клеточном, тканевом и организменном уровне, в частности в ситовидных трубках имеется каллозный механизм, регулирующий ширину пор в ситовидных пластинках.

3.3.2. Базовые термины и понятия

Аланин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота CH_3-$CH(NH_2)$-COOH. Аланин является первичной аминокислотой, образующейся в процессе фотосинтеза (наряду с углеводами). Эта аминокислота накапливается в растениях при воздействии стресс-факторов.

Алкогольдегидрогеназа – фермент, входящий в класс оксидоредуктаз. В качестве кофермента в нем присутствует $НАД^+$. Ионы цинка активизируют работу фермента. Алкогольдегидрогеназа катализирует заключительную реакцию спиртового брожения, в которой уксусный альдегид CH_3-COH восстанавливается до этилового спирта CH_3-CH_2OH. Обычно повышенное содержание этого фермента регистрируется в семенах растений.

Альдолаза – фермент, принадлежащий классу лиаз, который катализирует расщепление фруктозо-1,6-дифосфата на фосфоглицериновый альдегид и фосфодиоксиацетон. Эта биохимическая реакция протекает в процессе гликолиза и брожения. Молекула альдолазы содержит свободные сульфгидрильные группы (-SH), некоторые из них играют важную роль в каталитической активности этого фермента.

Альдоновые кислоты – химические соединения, получающиеся в результате окисления альдегидной группы (-CHO) моносахаридов в карбоксильную (-COOH). Например, из молекулы глюкозы получается глюконовая кислота, из галактозы – соответственно галактоновая кислота. Альдоновые кислоты входят в состав многих полисахаридов (гемицеллюлозы, гумми, слизи), а также гликозидов и других химических веществ.

Амиды – химические вещества, которые синтезируются из дикарбоновых аминокислот путем присоединения молекулы аммиака. Например, из аспарагиновой кислоты образуется соединение аспарагин: $COOH\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH + NH_3 \rightarrow CONH_2\text{-}CH_2\text{-}CHNH_2\text{-}COOH$. В ходе этой реакции затрачивается энергия АТФ. Амиды образуют эффективный механизм обезвреживания аммиака в клетках растений; активно участвуют в процессах переаминирования; являются транс-

портной и запасной формой азота; входят в состав многих растительных белков.

Амилазы – ферменты, относящиеся к классу гидролаз, которые осуществляют расщепление 1-4-гликозидных связей в молекулах крахмала. В результате этой химической реакции образуются декстрины и мальтоза. К так называемым α-амилазам относятся металлопротеиды (в их состав входят кальций и цинк), которые гидролизуют α-1,4-гликозидные связи в цепи полисахаридов. Основными продуктами такого химического расщепления макромолекул выступают декстрины. Фермент β-амилаза гидролизует крахмалоподобные полисахариды, отщепляя от них остатки мальтозы. Амилазы активны в прорастающих семенах, в частности злаков, когда в них происходит процесс гидролиза запасного крахмала.

Амилоза – полимерное химическое соединение, состоящее из остатков глюкозы, которые соединены друг с другом 1–4-связями. Амилоза представляет собой линейную неразветвленную цепочку, скрученную в спираль, с молекулярной массой в сотни тысяч и является составной частью крахмала, одной из его фракций. Она образует в воде коллоидный раствор, который окрашивается йодом в синий цвет.

Амилопектин – полисахарид, в котором глюкозные остатки соединены друг с другом посредством 1–4-, а также 1–6-связей. Он представляет собой разветвленную структуру, в которой длинные цепочки имеют ответвления через каждые 25–30 остатков глюкозы. Амилопектин является составной частью, одной из фракций крахмала. Молекулярная масса этого полисахарида выражается числом около миллиона.

Амины – химические соединения, образующиеся при отщеплении от аминокислоты карбоксильной группы (декарбоксилирование). Примером аминов является гистамин, получающийся в результате декарбоксилирования аминокислоты гистидина. Амины играют важную роль в метаболических процессах растений, в частности в азотном обмене.

Арабиноза – химическое соединение, моносахарид, представленный цепочкой из пяти атомов углерода. Это вещество входит в состав полисахаридов, в частности, таких как гемицеллюлозы, гумми.

Аргиназа – фермент, относящийся к классу гидролаз, катализирующий расщепление аргинина $NH=C(NH_2)-NH-(CH_2)_3-CH(NH_2)$ на орнитин $NH_2-(CH_2)_3-CH(NH_2)-COOH$ и мочевину $(NH_2)-CO-(NH_2)$.

Аргиназа принимает активное участие в орнитиновом цикле ассимиляции аммония.

Аргинин – протеиногенная диаминомонокарбоновая аминокислота $NH=C(NH_2)-NH-(CH_2)_3-CH(NH_2)-COOH$. Это вещество участвует в реакциях орнитинового цикла, в котором происходит важный процесс превращения в мочевину аммиака и, как следствие, обезвреживание последнего. Аргинин относится к группе незаменимых аминокислот.

Аттрагирующие центры – органы и ткани растения, физиологически притягивающие к себе те или иные вещества (главным образом ассимиляты). В течение онтогенеза, а также в зависимости от внешних условий роль аттрагирующих центров берут на себя различные органы: корневая система, молодые листья, формирующийся колос, растущий клубень, наливающийся плод и др. Повреждение аттрагирующих центров влечет за собой снижение активности работы фотосинтезирующего аппарата растений.

Гидролазы – класс ферментов, катализирующих гидролитические процессы, т. е. распад сложных органических веществ с участием воды, так называемый гидролиз. Этот класс ферментов подразделяется на 9 подклассов, в числе которых как наиболее значимые выделяются эстеразы, которые расщепляют сложноэфирные связи в молекулах жиров, и пептидгидролазы, которые расщепляют пептидные связи в молекулах белков и пептидов.

Глутаминсинтетаза – фермент, который катализирует образование глутамина $NH_2-CO-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$ из глутаминовой кислоты $HOOC-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$. Активатором этого фермента могут выступать ионы магния и марганца.

Глюконеогенез – процесс биосинтеза сахаров в результате прохождения реакций гликолиза в обратном порядке (обращенный гликолиз).

Дезаминирование (аминокислот) – процесс химического отщепления аминогрупп от аминокислот. Различают четыре основные пути дезаминирования аминокислот: 1) окислительное дезаминирование (в результате реакции образуется α-кетокислота); 2) внутримолекулярное (продуктом химического превращения является ненасыщенная жирная кислота); 3) восстановительное дезаминирование (в итоге появляется насыщенная жирная кислота) и 4) гидролитическое дезаминирование (аминогруппа при этом замещается гидроксилом). Во всех случаях продуктом биохимической реакции является аммиак.

Декстрины – смесь низкомолекулярных полисахаридов, которые являются промежуточными продуктами при гидролизе крахмала. Декстрины различаются молекулярной массой и, соответственно, цветом окрашиваемого раствора при проведении качественной реакции с йодом. В процессе гидролиза крахмального клейстера йодная вода окрашивается сначала в синий цвет (крахмал), затем в фиолетовый, далее в вишневый, красный и розовый цвета.

Каллоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; полисахарид, состоящий из остатков глюкозы, которые соединены между собой 1–3-связями. Каллоза образуется при заживлении поврежденных растительных тканей. Осенью она закупоривает ситовидные трубки, формируя так называемый каллюс.

Катаболизм – процессы распада клеточных структур. Возникающие в результате таких химических реакций продукты называются катаболитами.

Каталаза – фермент, принадлежащий к классу оксидоредуктаз, который катализирует химическую реакцию разложения перекиси водорода: $2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$. Этот фермент представляет собой сложный белок, с которым прочно связан ферропротопорфирин в виде гема. Ингибиторами фермента могут выступать сульфиды, цианиды, азиды, гидроксиламин. Каталаза разлагает образующуюся в живой клетке перекись водорода и защищает растительный организм от неблагоприятного ее действия.

Кофермент А (КоА, коэнзим А) – кофермент, входящий в состав ферментов, катализирующих процесс активирования молекул, а также перенос ацетильного радикала -CO-CH_3. Кофермент А переносит, кроме того, другие кислотные остатки (ацилы). По химическому строению коэнзим А представляет собой соединение, в котором остаток 3-фосфоаденозин-5-дифосфата соединен с остатком пантотеновой кислоты, азот которой в свою очередь связан с остатком тиоэтиламина. В качестве реакционно-способного компонента молекулы КоА в биохимических процессах выступает сульфгидрильная группа (-SH). Кофермент А принимает широкое участие в обменных процессах растений: цикле трикарбоновых кислот, окислении жирных кислот и их биосинтезе, окислительном декарбоксилировании α-кетокислот и других процессах окисления и биосинтеза.

Лактат – см. *Молочная кислота*.

Лактатдегидрогеназа – фермент, катализирующий химическое превращение пировиноградной кислоты CH_3-CO-COOH в молочную

кислоту CH_3-CHOH-COOH. Эта химическая реакция характерна для процесса молочнокислого брожения.

Лиазы – класс ферментов, которые катализируют негидролитические биохимические процессы отщепления от субстрата различных групп с образованием двойных связей или обратные реакции присоединения групп по двойным связям. К лиазам относятся, например, ферменты пируватдекарбоксилаза, альдолаза**.**

Лигазы – класс ферментов, катализирующих химические реакции соединения двух молекул субстратов за счет энергии АТФ или аналогичного трифосфата. К лигазам относится, например, ацетил-КоА-синтетаза. В составе этого фермента имеются макроэргические связи.

Липазы – группа ферментов, катализирующих гидролитическое расщепление глицеридов – сложных эфиров глицерина и высших жирных кислот. Полный гидролиз триглицеридов под действием липаз происходит постадийно.

Молочная кислота (лактат) – карбоновая оксикислота, ее формула CH_3-CHOH-COOH. Это химическое соединение является конечным продуктом молочнокислого брожения (образуется в процессе восстановительного превращения пирувата).

Пептидазы (пептидгидролазы, протеазы) – протеолитические ферменты класса гидролаз, катализирующие расщепление пептидных связей (-CO-NH-) в белках и пептидах. Активаторами этих ферментов являются некоторые микроэлементы – ионы двухвалентных металлов кобальта, марганца, цинка и другие.

Перекисное окисление липидов – биохимический процесс, представляющий собой цепную реакцию, при которой образуются вещества перекисной природы, являющиеся соединениями молекулы жирной кислоты и молекулы кислорода. Это явление обычно происходит при воздействии на растения неблагоприятных условий окружающей среды.

Пероксидазы – группа ферментов класса оксидоредуктаз, катализирующих перенос двух атомов водорода от молекулы перекиси водорода на другие молекулы, а также с различных субстратов на перекись водорода (HO-OH). Пероксидазы являются сложными белками, содержащими ионы железа, входящие в состав гема. Одной из важнейших функций пероксидаз является разложение токсичной для клетки перекиси водорода.

Протеолиз – ферментативное химическое расщепление (распад) молекул белков и пептидов.

Рафиноза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, широко распространенный трисахарид, состоящий из остатков галактозы, глюкозы и фруктозы. Поскольку все три гликозидных гидроксила моносахаров участвуют в связях, молекула рафинозы относится к нередуцирующим (не восстанавливающим окись меди до ее закиси в реактиве Фелинга) сахарам. Это химическое соединение играет определенную роль в качестве транспортной формы сахаров по флоэме.

Стахиоза – химическое вещество, относящееся к классу углеводов; тетрасахарид, образованный из двух остатков галактозы, остатка глюкозы и фруктозы. В растениях стахиоза выступает в качестве транспортной формы углеводов по флоэме. Она является третьим по значению (после сахарозы и раффинозы) транспортным сахаром в ситовидных трубках флоэмы. Этот тетрасахарид содержится в семенах многих бобовых (соя, горох, чечевица, фасоль, люпин).

Стероиды – гидрофобные соединения, относящиеся к липидам. По химическому строению они представляют собой терпеноиды, которые состоят из четырех углеводородных циклов – высокомолекулярных спиртов или их сложных эфиров. Чаще всего они представлены спиртами – стеролами. Около 1% стеролов связаны сложноэфирной связью с жирными кислотами – пальмитиновой, олеиновой, линолевой и линоленовой. Примером стероидов является эргостерол, предшественник витамина группы D. Стероиды входят в состав клеточных мембран растений. Основная масса стеролов клетки содержится в мембранах ЭПР и митохондрий. Эфиры стеролов связаны с фракцией клеточных стенок.

Суберин – полимерное соединение, в состав которого входят гидроксикислоты, дикарбоновые жирные кислоты и двухатомные спирты. В молекуле этого химического вещества мономеры соединены друг с другом сложноэфирными связями. Суберин пропитывает стенки клеток пробки и коры, что придает им свойства водо- и газонепроницаемости.

Субстрат – вещество, подвергающееся химическим превращениям при участии фермента. Например, в реакции восстановления пировиноградной кислоты в молочную кислоту при участии фермента пируватдегидрогеназы субстратом является пировиноградная кислота CH_3-CO-COOH.

Трансферазы – класс ферментов, катализирующих реакции внутри- и межмолекулярного переноса различных атомов, групп и радикалов. Например, метилтрансферазы переносят метильные группы, аминотрансферазы – соответственно аминогруппы.

Уреаза – фермент, относящийся к классу гидролаз. Уреаза обладает абсолютной специфичностью и катализирует только разложение (гидролиз) мочевины (NH_2)-CO-(NH_2) до углекислого газа и аммиака.

Уроновые кислоты – соединения, получающиеся в результате окисления первичной спиртовой группы моносахаров в карбоксильную группу. Например, из глюкозы получается глюкуроновая кислота, из галактозы – галактуроновая кислота. Эти кислоты входят в состав полисахаридов (гемицеллюлозы, гумми, слизи), гликозидов и др.

3.3.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Определение активности каталазы в растительной ткани [7, с. 14–16]

Каталаза участвует в дыхании, разрушая ядовитую для протоплазмы перекись водорода, образующуюся при дыхании. Реакция идет по уравнению

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{каталаза}} 2H_2O + O_2\uparrow$$

Чем больше в единицу времени выделяется O_2, тем активнее каталаза.

Ход работы

1. *Монтаж прибора каталазника.* Прибор состоит из конической колбочки, бюретки и стеклянной груши. Эти части прибора соединены каучуковыми трубками и стеклянным тройником. Каучуковая трубка на свободном конце снабжена винтовым зажимом. Весь прибор смонтирован на штативе.

2. *Определение активности фермента.* Растертую кашицу растительного материала (1 г) перенести в одно колено каталазника, в другое колено налить 3 %-ю перекись водорода. Затем открыть зажим и, перемещая на штативе стеклянную грушу, установить уровень воды в бюретке на нулевое деление, завинтить зажим. Соединить в

тройнике реагенты и точно через 3 мин (по секундомеру) сделать отсчет понижения уровня воды в бюретке.

Перекись водорода под влиянием каталазы, содержащейся в растительном материале, будет разлагаться на воду и кислород. Выделяющийся кислород станет вытеснять воду из бюретки в грушу, и уровень воды в бюретке будет опускаться по мере увеличения количества кислорода. Количество выделившегося кислорода характеризует активность каталазы в данном растительном материале.

Определение активности каталазы газометрическим методом производится в сухих и проросших семенах пшеницы, зеленых всходах и листьях комнатных растений. Полученные цифры необходимо записать в таблицу:

Растительный материал	Выделилось O_2 за 3 мин, мл
Сухие семена	
Проросшие семена	
Зеленые всходы	
Листья	

Работа № 2. Образование амилазы при прорастании семян [5, с. 18–20]

Цель работы. Обнаружить биосинтез и действие амилазы в прорастающих семенах.

Принцип метода. Контроль биосинтеза и действия амилазы проводится по степени расщепления крахмала в крахмальном агаре. Для определения крахмала его окрашивают раствором йода в йодистом калии.

Ход работы

Подготовка семян. У зерновок ячменя отрезать зародыш и заложить в чашку Петри. В другую чашку заложить интактные семена (около 100 зерновок в каждую чашку). Залить по 20 мл дистиллированной воды. Чашки поставить в термостат при температуре 26–29^{o}С на 24–48 часов.

*Обнаружение активности α-амилазы***.** В опыте используют подготовленные зерновки (варианты 1–2) и непроросшие семена ячменя (вариант 3). Крахмальный агар в чашке Петри разделить скальпелем на три равных сектора и обозначить их согласно

вариантам. Зерновки разрезать вдоль и положить срезом на агаровый слой в чашке Петри. Через час осторожно снять зерновки с агара и на одну секунду залить агаровый слой раствором йода в йодистом калии. Слить раствор. Светлое окрашивание мест, где лежали зерновки, означает, что крахмал растворился под действием α-амилазы, и следовательно, этот фермент синтезировался в зерновке.

Результаты занести в таблицу.

Вариант опыта	Окраска крахмального агара
Интактные проросшие семена Зерновки с отрезанным зародышем Непроросшие семена	

Работа № 3. Гидролиз крахмала амилазой [5, с. 20–22]

Цель работы. Исследовать реакцию гидролиза крахмала под действием солодовой вытяжки.

Принцип метода. Для обнаружения в растворе крахмала, декстринов и мальтозы используют характерные цветные реакции с йодом – на крахмал и декстрины и фелинговой жидкостью – на восстанавливающие сахара (см. работу в модуле 1).

Ход работы

Получение солодовой вытяжки (диастаза). Взять 2 г проросших семян ячменя, тщательно измельчить, залить в колбочке 15 мл воды (35^{o}C). Перемешать, дать настояться 30 мин, отфильтровать. В вытяжке будут находиться фермент амилаза и другие растворимые вещества, которые легко экстрагируются.

Гидролиз крахмала. В две пробирки налить по 10 мл 2 %-го крахмального клейстера и по 1 мл солодовой вытяжки. Смесь в каждой пробирке тщательно встряхнуть. Одну пробирку оставить при комнатной температуре (18–20^{o}C), другую поставить на водяную баню с температурой 50–55^{o}C. С этого момента фиксировать начало опыта. В ходе опыта содержимое периодически помешивают пипеткой.

Контроль скорости гидролиза. До заливки амилазы в клейстер необходимо приготовить пробирки с йодной водой. Для этого к 18–20 мл дистиллированной воды добавить 6–7 капель 10 %-го раствора йода в KJ. Вода окрасится в золотисто-желтый цвет. Приготовленную йодную воду разлить поровну в 16 пробирок в штативе, служащих далее для контроля хода гидролиза.

Данные занести в таблицу.

Условия гидролиза		Окраска декстринов по контрольным пробам										Время полного гидролиза, мин
t^oC	Интервал между отбором проб, мин	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
18–20 50–55												

3.3.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. В качестве главного реакционно-способного компонента молекулы кофермента А (КоА) в биохимических реакциях выступает группа:

1) альдегидная;
2) спиртовая;
3) сульфгидрильная;
4) карбоксильная;
5) аминогруппа.

2. В состав кофермента А входит кислота:

1) аскорбиновая;
2) пантотеновая;
3) глютаминовая;
4) аспарагиновая;
5) стеариновая.

3. Реакции синтеза органических соединений обычно сопряжены с химическими реакциями, в которых принимают участие:

1) ФАД;
2) $НАД^+$;
3) НАДФН;
4) $НАДФ^+$;
5) $ФАДН_2$.

4. Основной запасной полисахарид у растений называется:

1) рибоза;
2) инулин;
3) целлюлоза;
4) крахмал;
5) гликоген.

5. В результате гидролиза крахмала ферментом амилазой получится:

1) глюкоза;
2) мальтоза;
3) фруктоза;
4) сахароза;
5) амилоза.

6. Мальтозу до глюкозы расщепляет фермент:

1) лиаза;
2) мальтаза;
3) дегидрогеназа;
4) транскетолаза;
5) супероксиддисмутаза.

7. Главные энергетические продукты, образующиеся в катаболических процессах зеленых растений, обычно представляют собой:

1) целлюлозу;
2) макроэргические соединения;
3) глицерин;
4) жирные кислоты;
5) пировиноградную кислоту.

8. В процессе анаболизма в клетках синтезируются органические вещества:

1) более окисленные, чем исходные;
2) более сложные по своему строению, чем исходные;
3) более богатые энергией;
4) менее богатые энергией;
5) менее сложные по своему строению.

9. По ситовидным трубкам флоэмы в основном передвигаются следующие вещества:

1) жиры;
2) белки;
3) крахмал;

4) сахароза;
5) амилоза.

10. Каллозный механизм регулирует транспорт органических веществ по флоэме, изменяя:
1) проницаемость плазмолеммы для сахарозы;
2) активность водородной помпы;
3) диаметр пор в ситовидных пластинках;
4) концентрацию марганца в цитозоле клетки-спутницы;
5) активность дегидрогеназ.

11. Главные продукты фотосинтеза, которые выходят из хлоропласта, – это:
1) триозофосфаты;
2) цитрат;
3) запасной крахмал;
4) сахароза;
5) ассимиляционный крахмал.

12. Процесс загрузки флоэмных окончаний идет:
1) всегда пассивно;
2) всегда активно;
3) пассивно только зимой;
4) активно только весной;
5) активно или пассивно в зависимости от условий окружающей среды.

13. Ткани растений, в которых происходит интенсивное потребление органических веществ, называются:
1) донорами;
2) аттрагирующими центрами;
3) корой;
4) источниками ассимилятов;
5) ксилемой.

14. В процессе транспорта сахарозы из клеток хлоренхимы в ситовидные трубки флоэмы:
1) затрачивается энергия АТФ;
2) энергия не затрачивается, так как процесс пассивный;
3) затрачивается водород только от донора НАДФН;
4) затрачивается водород только от донора $ФАДН_2$;
5) затрачивается водород от доноров НАДФН и $ФАДН_2$.

15. Синтез сахарозы происходит главным образом:

1) в хлоропластах;
2) цитозоле паренхимы;
3) ситовидных трубках;
4) клетках-спутницах;
5) рибосомах.

16. Ткани растений, из которых происходит интенсивный отток органических веществ, называются:

1) донорами;
2) аттрагирующими центрами;
3) корой;
4) потребителями ассимилятов;
5) ксилемой.

17. При разложении перекиси водорода каталазой из реакционной смеси выделяется:

1) водород;
2) окись водорода;
3) кислород;
4) озон;
5) кислород и водород.

Контрольные вопросы

1. Что такое метаболизм, анаболизм и катаболизм?
2. Каковы пути биосинтеза и взаимных превращений углеводов?
3. Что представляет собой азотный обмен в растениях?
4. Каким образом происходит биосинтез и распад жиров в растениях?
5. Какие вещества входят в состав флоэмного сока?
6. Что влияет на распределение ассимилятов в растении?
7. Какие внешние факторы влияют на скорость транспорта веществ?
8. Гидролиз какого вещества осуществляет фермент амилаза?
9. Какова роль каталазы в растениях?
10. Что окисляется и что восстанавливается при каталитическом распаде перекиси водорода?
11. Как происходит загрузка флоэмных окончаний?

12. Как называются промежуточные вещества, образующиеся при гидролизе крахмала?

3.3.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Гусейнова, В.Е. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам / В.Е. Гусейнова, Н.П. Моисеева, В.Н. Моргун. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2005. – 68 с.

6. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. Ч. 2 / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 72 с.

Дополнительная:

8. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

9. Семихатова, О.А. Физиология дыхания растений / О.А. Семихатова, Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 224 с.

10. Белясова, Н.А. Биохимия и молекулярная биология / Н.А. Белясова. – Минск: Книжный Дом, 2004. – 416 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модуль 4. ОНТОГЕНЕЗ И АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Модульная единица 4.1. Рост и развитие растений

4.1.1. Закономерности роста, механизмы движений и регуляция развития растений

Понятие о росте

Ростом называется процесс увеличения размеров и массы тела, связанный с новообразованием элементов структуры организма. Рост происходит на субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях биологической организации.

В растениях существуют образовательные ткани с активно делящимися клетками, которые называются меристемами. Апикальная меристема – верхушечная образовательная ткань стеблей и корней; латеральная меристема – ткань, расположенная параллельно боковой поверхности того или иного органа, в котором она находится (камбий, феллоген); интеркалярная меристема – ткань, расположенная на некотором расстоянии от апикальной меристемы стебля, чаще всего в междоузлиях и в основании листьев злаков. Рост боковых побегов или корней тормозится под влиянием верхушки побега или корня. Это явление носит название апикального доминирования.

На уровне клетки выделяют три фазы роста: эмбриональную, растяжения и дифференцировки.

Рост растения и его отдельных органов происходит неравномерно: скорость этого процесса увеличивается сначала медленно, затем все быстрее и быстрее, достигает максимального значения и постепенно уменьшается. Кривая большого периода роста носит S-образный характер, на ней различают следующие отдельные участки: лаг-фазу, экспоненциальную фазу, фазу замедления роста и стационарную фазу. Во времени происходит регулярное чередование процессов интенсивного и замедленного роста, т. е. имеет место ритмичность роста. Существует суточная ритмичность роста, которая обусловлена изменением светового режима днем и ночью, и сезонная

ритмичность роста, связанная в умеренном поясе с ходом температуры окружающей среды.

Растения способны к изменению положения органов в пространстве, или движению. Оно обусловлено разными причинами: изменением осмотического давления (сейсмонастические и автономные локомоторные движения), различиями в росте разных частей органа (тропизмы, настии) или изменением положения всего организма в пространстве (таксисы). Движения могут происходить в результате воздействия различных внешних раздражителей: света, температуры, силы земного тяготения, химических агентов.

Движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов называются тропизмами. При фототропической реакции (согласно гормональной теории Холодного-Вента) происходит: 1) восприятие светового раздражения в результате поглощения света каротином, рибофлавином, фитохромом; 2) возбуждение, вследствие которого ауксин переходит с освещенной стороны верхушки побега на затененную; 3) передача возбуждения – отток ауксина по затененной стороне; 4) реакция, выражающаяся в более быстром росте затененной стороны, которая вызывает изгиб органа. Под действием силы тяжести наблюдается геотропизм стеблей и корней, а также листьев. Механизм геотропизма обусловлен также неравномерным ростом клеток разных сторон органа, который вызван неравномерным распределением ауксина.

Движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений в ответ на изменение во времени равномерно и ненаправленно действующих внешних факторов называются настиями. К условиям, инициирующим настические движения, относятся смена температуры (тепло – холод), освещенности (свет – темнота), влажности воздуха в течение суток. Быстрый рост (либо увеличение тургора клеток) верхней стороны листа или лепестка, в результате которого орган изгибается книзу, называется эпинастией; соответственно, если орган изгибается кверху, – гипопинастией.

Процессы роста регулируются фитогормонами – биологически активными химическими соединениями, образующимися в малых количествах в одной части растения, транспортирующимися в другую его часть и вызывающими специфический ростовой или формообразовательный эффект. Фитогормоны запускают не одну биохимическую реакцию, а целую физиологическую программу. К эндогенным фитогормонам относятся: ауксин, гиббереллин,

цитокинин, абсцизовая кислота, этилен. Для того чтобы вызвать ответную реакцию клетки, необходимо, чтобы: 1) молекула фитогормона образовала комплекс с рецепторной частью сенсорного белка; 2) произошло усиление сигнала и 3) его передача на системы клеточного ответа. В конечном итоге происходит активация определенного гена и запуск образования кодируемого им белка. Последнее инициирует либо начало роста, либо его прекращение, либо дифференцировку клетки.

К ауксинам относятся вещества индольной природы: индолилуксусная кислота (ИУК) и ее производные. Они активируют рост стеблей и корней, стимулируют образование корней у черенков растений, усиливают поступление воды в клетки, повышая их тургор, и др. Гиббереллины индуцируют или активируют рост стеблей растений, вызывают прорастание семян и образование партено-карпических плодов, нарушают период покоя у многих растений, индуцируют цветение растений длиннодневных видов и др. Цитокинины активируют процессы деления клеток и прорастания семян, способствуют заложению почек, задерживают процессы старения. Цитокинины синтезируются в основном в кончиках корней, в том числе боковых и придаточных, в корневой шейке. Абсцизовая кислота – фитогормон «стресса», имеющий терпеноидную природу, тормозящий все процессы роста, вызывающий покой у семян и почек, приводящий к закрыванию устьиц. Синтез АБК является одной из самых ранних ответных реакций растений на водный дефицит.

К синтетическим аналогам фитогормонов – стимуляторам роста относятся нафтилуксусная кислота, индолилмасляная кислота, кинетин, дихлорфеноксиуксусная кислота, бензиламинопурин.

Рост зависит от внешних факторов, на кривой этой зависимости выделяют три кардинальные точки: минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении какого-либо фактора окружающей среды наблюдается наибольшая интенсивность роста.

У растений может отсутствовать видимый рост, при этом они впадают в состояние покоя. Различают несколько типов покоя, из них основными являются два: 1. Глубокий покой, вызванный внутренними причинами – недоразвитием зародыша, накоплением ингибиторов роста в зародыше, особенностями строения семенной кожуры. Он имеет приспособительное значение и является наследственно закрепленным состоянием, которое сохраняется даже при наступлении благоприятных внешних условий для роста. 2. Вынужденный покой,

вызванный отсутствием в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов. Как только создаются нормальные условия для роста, вынужденный покой прекращается. Внешним сигналом для перехода растений в состояние вынужденного покоя является уменьшение продолжительности дня.

Понятие о развитии

Развитие – качественные изменения в новообразовании элементов структуры и функций растения и его отдельных частей, возникающие в процессе его онтогенеза, т. е. комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Выделяют пять этапов онтогенеза: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения и старости. На протяжении онтогенеза происходит последовательный процесс закладки и появления новых органов – органогенез. Для одно- и двулетних растений в течение индивидуального развития выделяются 12 различных этапов органогенеза.

Развитие организма обусловлено его генетической программой и может изменяться под влиянием различных внешних условий. В онтогенезе клеткой, тканью, органом или организмом приобретается способность к реализации определенных наследственных свойств, т. е. процессы развития детерминированы. Выбор той или иной стратегии развития организма происходит с помощью фитогормонов. Они репрессируют одни гены и дерепрессируют другие. При этом вначале возникают различные наборы ферментов в разных клетках, т. е. происходит их биохимическая дифференцировка. Последняя является причиной образования физиологической и структурной дифференцировки клеток.

Реакция растений на соотношение длины дня и ночи называется фотопериодизмом. Рецептором в фотопериодической реакции является листовая пластинка, которая воспринимает длину дня и ночи с помощью пигмента фитохрома. Это соединение поглощает красный свет, переходит в активное состояние и вызывает образование гормонов в листе. В меристеме под действием притекающих в нее фитогормонов идут изменения, в результате которых начинается процесс закладки цветков.

Кроме заложения цветков длина фотопериода оказывает влияние на процесс листопада. Растения, которые способны зацветать при продолжительности дня не менее 16–18 часов в сутки, относятся к длиннодневным. Из культурных видов длиннодневными растениями являются: пшеница, ячмень, овес, лен, горчица, свекла, шпинат, редис. Растения, которые способны зацветать при длине дня 8–12 часов в сутки, относят к короткодневным. К ним принадлежит ряд южных сельскохозяйственных культур: кукуруза, рис, просо, соя, хлопчатник, сорго, сахарный тростник. Если эти виды все время находятся в условиях более длинного дня, то способны только интенсивно расти, формируя вегетативные органы. Им необходим не просто короткий день, а темный период суток определенной продолжительности.

4.1.2. Базовые термины и понятия

Абсцизовая кислота (АБК) – фитогормон терпеноидной природы, тормозящий все процессы роста, вызывающий покой у семян и почек, приводящий к закрыванию устьиц, способствующий улучшению водного баланса растений в условиях засухи. Синтез АБК является одной из самых ранних ответных реакций растений на водный дефицит. Поскольку абсцизовая кислота образуется при воздействии неблагоприятных экологических факторов, ее называют гормоном стресса.

Апикальное доминирование – торможение роста боковых побегов или корней под влиянием верхушки побега (корня). Тормозящее действие верхушечной почки на рост боковых почек может выражаться: полным подавлением ветвления, замедлением роста боковых побегов, подавлением вертикального роста боковых побегов. Так, если верхушку главного побега у сосны или ели удалить, то из верхней пазушной почки возникает побег, растущий вертикально.

Ауксины – группа фитогормонов, преимущественно индольной природы: индолилуксусная кислота и ее производные. Эти гормоны активируют рост отрезков колеоптилей, стеблей и корней, вызывают тропические изгибы, а также стимулируют образование корней у черенков растений. Кроме того, к физиологическому действию ауксинов относится усиление поступления воды в клетки, положительное влияние на скорость фотосинтеза и дыхания, аттрагирующее действие и др. Индолилуксусная кислота может переходить в неактивное состояние, например в случае образования комплексов с моно- и

дисахаридами, аминокислотами и другими химическими веществами. При распаде таких комплексов ее активность быстро восстанавливается.

Биоценоз – растительное сообщество вместе с обитающими в нем другими организмами.

Большой период роста – закономерность, описывающая во времени ростовой процесс, т.е. кривая изменения длины, объема и массы клетки, ткани, органа, целого организма или популяции растений. Рост растения и его отдельных органов происходит неравномерно: скорость этого процесса увеличивается сначала медленно, затем все быстрее и быстрее, достигает максимального значения и постепенно уменьшается. Кривая носит универсальный S-образный характер, на ней различают следующие отдельные участки: фазу очень медленного роста (лаг-фазу, начальную), фазу ускоренного роста (логарифмическую, экспоненциальную), фазу замедления роста и стационарную фазу (выход на плато).

Вегетативное (бесполое) размножение – воспроизведение потомства из соматических клеток родительского растения, входящих в состав специализированных органов – клубней, луковиц, корневищ, а также черенков, фрагментов органов и изолированных растительных тканей.

Вегетационно-климатические установки – оборудование для создания контролируемых условий внешней среды (величины облученности, значения температуры, уровня влажности, концентрации углекислоты и др.) при выращивании растений. К ним относятся климатические камеры, вегетационные шкафы, установки ускоренного выращивания растений, которые, как правило, имеются на вооружении крупных селекционных центров, НИИ биологического профиля и обязательно входят в состав фитотронных комплексов.

Вегетационный период – часть онтогенеза, временной промежуток, в течение которого растение проходит полный цикл развития. Этот период длится от посева семян до созревания растений (как правило, в фазе технической спелости).

Вынужденный покой – физиологическое состояние растений, во время которого видимый рост не происходит по причине отсутствия в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов. К примеру, на растения воздействуют низкие температуры, сказывается отсутствие доступной влаги и др. Как

только создаются нормальные условия для роста, вынужденный покой прекращается. В естественной природе внешним сигналом для перехода растений в состояние вынужденного покоя является разная продолжительность дня. В умеренной зоне с наступлением коротких дней в клетках изменяется химический состав мембран, падает их проницаемость, увеличивается вязкость цитоплазмы, снижается скорость обмена веществ, нарушается транспорт и связь между клетками. В результате у растений повышается устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды на клеточном, тканевом и организменном уровнях биологической организации. В этом и заключается приспособительное значение вынужденного покоя.

Генеративное (половое) размножение – воспроизведение потомства половым путем в результате слияния половых клеток двух родительских форм. У цветковых растений генеративное размножение осуществляется в процессе цветения и последующего образования семян.

Геотропизм – способность растений воспринимать действие силы тяжести и реагировать на него в виде соответствующей ориентировки осевых органов – стеблей и корней, а также листьев. Корни обладают положительным геотропизмом (направленным ростом к центру Земли), они изгибаются по направлению действия силы тяжести; а побеги – отрицательным, для них характерно изгибание в противоположную сторону. Механизм геотропизма описывается четырьмя последовательными этапами: 1) восприятие раздражения в результате изменения положения в пространстве специфическ их рецепторов; 2) возбуждение клеток, возникновение различий в физических и химических потенциалах на противоположных сторонах органов, индуцируемых силой земного тяготения; 3) передача возбуждения, состоящая в оттоке ауксина и неравномерном распределении этого гормона и природных ингибиторов по обеим сторонам стебля или корня; 4) реакция, выражающаяся в неравномерном росте клеток разных сторон органа, которая и вызывает соответствующий изгиб. Геотропическая чувствительность органа изменяется под влиянием его возраста, а также факторов окружающей среды.

Гербициды – химические препараты, которые резко тормозят рост растений и приводят к их повреждению. Различают гербициды общего действия, уничтожающие всю растительность, и селективные гербициды, предназначенные для борьбы с сорняками в посевах

сельскохозяйственных культур. Под действием этих химических препаратов вначале возникают нарушения полярности, наблюдаются утолщения побегов, эпинастия, происходит опадение листьев, морфозы, в результате дезорганизуется жизнедеятельность отдельных органов и наступает гибель всего растения.

Гетерозиготный организм – особь, содержащая в геноме разные гены одной аллельной пары, например Аа. Исходная для такого организма зигота образуется в результате слияния гамет с разными аллелями – А и а. Расщепление в потомстве при самоопылении гетерозиготного растения подчиняется описанным законам классической генетики.

Гиббереллины – большая группа фитогормонов, индуцирующих или активирующих рост стеблей растений, вызывающих прорастание семян и образование партенокарпических плодов, нарушающих период покоя у многих растений, индуцирующих цветение растений длиннодневных видов, а также усиливающих нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование и активность нижнего концевого двигателя водного тока. Наиболее широко распространен в растениях гиббереллин $ГК_3$ – гибберелловая кислота ($C_{19}H_{22}O_6$).

Гидротропизм – изгибание растущих частей растения под влиянием неравномерного распределения в окружающей среде влаги. Это направленное движение растений характерно прежде всего для корневых систем. При недостаточном количестве воды в почве корни направляются к более влажным участкам (положительный гидротропизм). Гидротропическая чувствительность сосредоточена в самом кончике корня растений.

Глубокий (органический) покой – специфическое физиологическое состояние растений, когда у них отсутствует видимый рост, несмотря на наличие благоприятных внешних условий. Глубокий покой обусловлен внутренними, эндогенными, факторами, из которых можно выделить следующие: недоразвитие зародыша, накопление в зародыше ингибиторов роста, в особенности строения семенной кожуры. Глубокий покой имеет важное приспособительное значение для растений и является наследственно закрепленным состоянием, которое сохраняется даже при наступлении благоприятных внешних условий для роста. Глубокий покой возник в процессе эволюции под влиянием периодически действующих неблагоприятных условий окружающей среды.

Градиент у растений – постепенное количественное изменение морфологических, биохимических или функциональных показателей и свойств вдоль одной из осей всего растения или его отдельного органа. Различают градиенты физиологические, структурные, концентрационные, электрофизиологические, давления, газообмена и др. Наличие градиентов определяет существование полярности и главной оси растения.

Движение растений – изменение положения органов растений в пространстве. Механизм движения обусловлен разными факторами: 1) изменением осмотического давления клеток (сейсмонастические и автономные локомоторные движения); 2) различиями в росте разных частей органа (настии, тропизмы) или 3) изменением положения всего организма в пространстве (таксисы). Движения могут происходить в результате воздействия таких внешних раздражителей, как свет, температура, сила земного тяготения, химические агенты, но могут быть вызваны и внутренними, эндогенными причинами.

Движения механические – форма движения, в которой протоплазма или не участвует совсем, или участвует косвенно. Движения механические возникают, как правило, в результате набухания и обезвоживания, например в процессе прорастания или созревания семян.

Движения улавливания и захватывания – движения у насекомоядных растений, направленные на улавливание добычи. Такие движения производят листовые пластинки ловушки у растения мухоловки, реснички у росянки, ловчие пузырьки у пузырчатки или другие органы. Механизм улавливания у мухоловки и росянки складывается из быстрых настических движений, связанных с потенциалом действия, возникающим в чувствительных волосках, и более медленных тропических движений, контролируемых фитогормонами.

Двойное оплодотворение – тип оплодотворения, свойственный покрытосеменным растениям, при котором один из спермиев сливается с яйцеклеткой с образованием диплоидной зиготы, дающей начало зародышу семени, а второй спермий сливается с диплоидным ядром зародышевого мешка с образованием клетки, дающей начало эндосперму семени.

Двудомные растения – виды, несущие на одной особи чисто женские цветки, а на другой – чисто мужские цветки. Например, растение тополь.

Дедифференцировка – процесс, обратный дифференцировке клеток, переход специализированных неделящихся клеток к делению,

восстановление их меристематической активности. Дедифференцировка связана с активацией ранее не работавших генов. Кроме того, дедифференцировка может происходить и при образовании раневого каллюса.

Десикация – искусственное высушивание листьев сельскохозяйственных культур за счет применения специальных химических веществ – десикантов (например, хлората магния). Агротехнический прием десикации используется для облегчения механизированной уборки, ускорения процесса созревания или подсушивания зерна.

Детерминация развития – приобретение клеткой, тканью, органом или организмом способности к реализации определенных наследственных свойств, т. е. вступление в состояние готовности идти по конкретному пути развития. Взятый растением курс, направление развития сопровождаются одновременным ограничением возможностей развития по другим путям. Выбор конкретной стратегии развития растений происходит с помощью индукторов, которые переводят процесс развития с одной подпрограммы на другую. Роль индукторов, вероятно, играют фитогормоны. Они репрессируют одни гены и дерепрессируют другие. Благодаря запуску процесса синтеза ферментов, которые нужны для следующего этапа развития, в период детерминации создаются необходимые внутренние условия для последующей морфоло-гической реализации нового направления развития. После завершения фазы растяжения одинаковые до этого момента клетки начинают развиваться в разных направлениях, так как возникает способность реализовать ими детерминированные наследственные признаки.

Дефолиация – искусственное удаление листьев у растений при помощи специальных химических препаратов – дефолиантов. Этот агротехнический прием применяется на практике для ускорения созревания коробочек хлопчатника и облегчения механической уборки растений.

Дифференциальная активность генов – активация (дерепрессия) одной группы генов при одновременной инактивации (репрессии) другой. Эти процессы приводят к появлению различий между клетками, их дифференцировке. На возможную активность генов влияют местоположение клетки в ткани, существующие контакты между клетками и др.

Дифференцировка (дифференциация) – возникновение функциональных и структурных отличий у разных клеток и тканей в процессе развития растений. Вначале возникают различные наборы ферментов в разных клетках, т. е. происходит их биохимическая дифференцировка. Последняя является причиной образования физиологической, а впоследствии и четкой структурной дифференцировки клеток.

Длиннодневные растения – организмы, которые способны зацветать при продолжительности дня не менее 16–18 часов в сутки. Если такие растения все время находятся в условиях более короткого дня, то не образуют цветоносных побегов, а приобретают розеточную форму. В условиях непрерывного облучения длиннодневные растения существенно ускоряют переход к зацветанию. Длиннодневными растениями являются большинство сельскохозяйственных видов умеренной зоны: пшеница, ячмень, овес, лен, горчица, свекла, шпинат, редис и др.

Зародыш – комплекс дифференцированных клеток и тканей, образующийся из делящейся зиготы и дающий начало новой особи. У большей части покрытосеменных растений зигота приступает к делению только после начала формирования эндосперма.

Изменчивость – присущее растениям свойство уклоняться в своих признаках и в особенностях индивидуального развития от родительских форм. Качественная (альтернативная) изменчивость связана с изменчивостью по качественным признакам, когда особи могут быть сгруппированы в соответствии с наличием или отсутствием у них данного признака. Количественная (непрерывная) изменчивость основана на изменчивости по количественным признакам, она контролируется полигенно (т.е. не одним геном) и в сильной мере зависит от условий окружающей среды. Как качественная, так и количественная изменчивость разделяется: 1) на генотипическую изменчивость, вызванную изменениями генных и хромосомных структур (мутациями) или же возникающую в результате новой комбинации родительских генов в дочернем организме и 2) фенотипическую (модификационную) изменчивость проявления генов при реализации наследственной информации в разных внешних условиях. Первая наследуется в поколениях, а вторая нет.

Имитаторы фитогормонов – органические химические соединения бактериального или грибного происхождения, проявляющие на биотестах эффект одного или нескольких растительных гормонов. К имитаторам фитогормонов могут быть

отнесены фузикокцин, который вызывает эффекты ауксинов и цитокининов, и гельминтоспоровые кислоты, проявляющие эффекты гиббереллинов.

Ингибиторы роста природные – химические вещества, подавляющие ростовые процессы, прорастание семян и распускание почек. К природным ингибиторам относятся соединения гормонального типа: абсцизовая кислота и ее аналоги, этилен, а также негормональные ингибиторы фенольной природы (кумарин, салициловая кислота и др.) и терпеноидной природы (портулал, кукурбитацин).

Ингибиторы роста синтетические – химические препараты, используемые в агротехнических приемах обработки растений с целью задержки их роста: ретарданты, подавляющие рост стеблей; антиауксины; морфактины, нарушающие процессы морфогенеза; парализаторы роста (гидразид малеиновой кислоты и др.).

Индукция развития – влияние внешних факторов или одной части растения на другую, которое приводит к детерминации развития организма, органа или ткани. Индуцированное развитие растений характеризуется первоначальной зависимостью и последующей независимостью от вызвавшего его воздействия (индуктора).

Кардинальные точки – три точки на оси абсцисс в графиках зависимости процессов роста, развития и других физиологических процессов от изменения какого-либо внешнего фактора – минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении какого-либо фактора окружающей среды наблюдается наибольшая интенсивность роста, развития или другого физиологического процесса.

Колеоптиль – видоизмененный первый лист проростков злаков, имеющий вид бесцветного или окрашенного плотного колпачка, прикрывающего следующие листья при прохождении проростка через слой почвы.

Компетенция – способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

Короткодневные растения – виды, которые способны зацветать при длине дня 8–12 часов в сутки. Если организмы все время находятся в условиях более длинного дня, то могут только интенсивно расти. Растениям короткого дня необходим не просто короткий день, а темный период суток определенной продолжительности. У таких

видов подготовка к заложению цветков происходит в темноте, а на свету этот процесс заторможен. К короткодневным растениям относится ряд южных сельскохозяйственных культур: кукуруза, рис, просо, соя, хлопчатник, сорго, сахарный тростник.

Корреляция – согласованное взаимодействие органов растения, регулируемое метаболитами общего типа (трофическая корреляция) и обеспечивающее гармоничный рост и развитие растительного организма в целом. Корреляции бывают стимулирующими и тормозящими. Так, корень стимулирует рост побега, формирующиеся семена стимулируют рост околоплодника. Примером коррелятивного торможения роста является апикальное доминирование. Корреляции обусловлены присутствием определенного сочетания фитогормонов (стимуляторов и ингибиторов) и передвижением по растению питательных веществ.

Меристемы – образовательные ткани с активно делящимися клетками. Апикальная меристема – верхушечная образовательная ткань стеблей и корней, в которой клетки интенсивно делятся и дают начало новым тканям и органам растений. Латеральная меристема – образовательная ткань, расположенная параллельно боковой поверхности того или иного органа, в котором она находится (камбий, феллоген). Интеркалярная, или вставочная, меристема – это образовательная ткань, расположенная на некотором расстоянии от апикальной меристемы стебля, чаще всего в междоузлиях и в основании листьев злаков.

Монокарпические растения – организмы, которые плодоносят один раз в своей жизни, после чего отмирают. Среди них есть эфемероиды, одно-, двух- и многолетние виды растений. Следовательно, несмотря на существенное различие в продолжительности жизненного цикла у монокарпических растительных организмов, переход их к плодоношению сопровождается быстрым старением и гибелью.

Морфогенез – генетически запрограммированные и скоординированные между собой процессы формообразования у растений, т.е. заложение, рост и развитие органов (органогенез), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез или клеточная дифференцировка).

Наследственность – обусловленная генотипом способность растений сохранять и передавать потомству все признаки и особенности своего развития. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между поколениями организмов.

Настии – движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений в ответ на изменение во времени равномерно и ненаправленно действующих внешних факторов. К условиям, инициирующим настические движения, относятся смена температуры (тепло–холод), освещенности (свет–темнота), влажности воздуха в течение суток. Настические движения способны выполнять лишь органы, имеющие двухстороннюю симметрию (листовые пластинки, лепестки цветков).

Никтинастические движения – изменения положения органов в пространстве, вызываемые сменой дня и ночи, когда одновременно меняются условия температуры и освещения. Никтинастические движения осуществляются при помощи механизмов двоякого рода: в одних случаях путем неодинаковой скорости роста верхней и нижней сторон органа, в других – путем изменений тургора в клетках различных сторон органа.

Однодомные растения – виды, все особи которых имеют и женские, и мужские цветки.

Онтогенез (индивидуальное развитие) – жизненный цикл, полный комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией в конкретных условиях внешней среды наследственной программы развития организма, сложившейся в ходе исторического развития данного биологического вида. Индивидуальное развитие у разных растений длится от нескольких суток до нескольких тысяч лет. По продолжительности жизненного цикла растения подразделяют на эфемеры (растения, ускоренно проходящие свое развитие), однолетние, двулетние и многолетние растения.

Оплодотворение – процесс слияния двух гамет – яйцеклетки и спермия – и соединения их ядер, ведущий к удвоению числа хромосом и образованию диплоидной зиготы. Последняя является началом развития следующего поколения. Оплодотворению предшествуют процессы опыления и прорастания пыльцы.

Оплодотворение двойное – оплодотворение у покрытосеменных растений, во время которого яйцеклетка оплодотворяется одним (генеративное оплодотворение), а дипло-идное ядро центральной клетки зародышевого мешка другим (вегетативное оплодотворение) спермием пыльцевого зерна. В результате

генеративного оплодотворения возникает диплоидная зигота. Следствием вегетативного оплодотворения является появление начальной клетки триплоидного эндосперма**.**

Опыление – процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика, состоящий из трех этапов: выделения пыльцы из мужских элементов цветков, переноса ее к рыльцу и попадания на воспринимающую поверхность рыльца.

Органогенез – последовательный процесс закладки и появления новых органов на протяжении онтогенеза. Для одно- и двулетних растений в течение индивидуального развития выделяются 12 различных этапов органогенеза. На первых двух этапах формируются вегетативные органы; на 3–4-х этапах происходит дифференциация зачаточного соцветия; на 5–8-х – формирование цветков; на 9-м этапе идет процесс оплодотворения; на 10–12-х этапах органогенеза формируются и растут семена и плоды.

Отбор – процесс переживания растений, генотипы которых обеспечивают им наибольшую приспособленность к условиям среды в течение индивидуальной жизни и которые вследствие этого оставляют наибольшее число потомков. Различают отбор естественный – отбор особей, наиболее приспособленных к конкретным условиям жизни, постоянно происходящий в природе без вмешательства человека, и искусственный – выделение перспективных растительных форм с хозяйственно ценными признаками. Последнее производится человеком (селекционером) при создании новых сортов и гибридов культурных растений.

Партенокарпия – девственное плодоношение, процесс разрастания околоплодника и образования плодов в отсутствии оплодотворения. Различают партенокарпию вегетативную, когда партенокарпические плоды развиваются без всякого опыления, и стимулятивную партенокарпию, когда для плодоношения необходимо опыление или искусственное раздражение рыльца. Партенокарпические плоды лишены семян.

Период вегетативного развития – временной отрезок онтогенеза, в течение которого имеет место рост только корней, листьев, стеблей – вегетативных органов растения.

Период генеративного развития – период онтогенеза, в течение которого происходит закладка и рост цветков и плодов или органов вегетативного размножения. Генетически обусловленный переход растения из вегетативного состояния в генеративное

находится под контролем регуляторных систем. Последние делят на две группы: 1) возрастной контроль зацветания (растение способно образовать первые цветки лишь по достижении определенного минимального возраста) и 2) экологический контроль зацветания – для цветения необходимо наличие определенных внешних факторов, например света (фотопериодическая реакция), температуры (яровизация), водообеспеченности, минерального питания. Как первый, так и второй контроль зацветания, по-видимому, обусловлен появлением или накоплением в растениях определенных регуляторов – фитогормонов.

Периодичность плодоношения – чередование периодов обильного и слабого плодоношения у многолетних растений, в том числе и у плодовых деревьев. Периодичность плодоношения связана с отличающимися в разные годы внутренними условиями развития цветочных почек, цветков и плодов, а также с колебаниями значений факторов окружающей среды.

Пластохрон – временной промежуток, отделяющий заложение двух смежных листьев в конусе нарастания стебля. Индекс пластохрона – показатель возраста всего растения, выраженный в единицах пластохрона.

Покой – физиологическое состояние семян, почек, отдельных органов или целого растения, во время которого у них отсутствует видимый рост. При этом сохраняются скрытые процессы образования анатомических структур (например, в почках функционируют меристемы, закладываются листья). Покоящиеся органы непрерывно дышат, в них происходит превращение запасных веществ, но интенсивность таких процессов довольно низка. Различают несколько типов покоя, среди которых основными являются глубокий покой, вызванный эндогенными, внутренними причинами, и вынужденный покой, обусловленный неблагоприятным сочетанием факторов окружающей среды.

Поликарпические растения – многолетние растительные организмы, которые способны многократно цвести и плодоносить в своей жизни. Поликарпические организмы после завершения процесса плодоношения не отмирают, но закладка цветков и образование плодов тормозят рост вегетативных органов этих растений.

Полярность – морфологическая разнокачественность, неодинаковость противоположных полюсов оси растения, или специфическая

ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических градиентов и выражающаяся в различии свойств на противоположных концах или сторонах клеток, тканей, органов и всего растения. Семенное растение имеет главную ось, на одном конце которой клетки меристемы образуют листья и стебель, а на другом – корень. В результате полярности происходит организация в пространстве отдельных частей того или иного органа, разделение физиологических функций по оси. Полярность не является изначальным, всегда существующим свойством растения, она возникает в результате воздействия внешних условий. Появление полярности растения предполагает первый этап клеточной дифференцировки.

Продолжительность жизни растений – генетически обусловленная общая продолжительность онтогенеза, свойственная данному виду растений и зависящая также от условий существования конкретного организма. По продолжительности жизни виды растений делятся на одно-, двух- и многолетние. Продолжительность жизни видов бывает от нескольких десятков суток (арабидопсис) до нескольких тысяч лет (секвойя, мамонтово дерево).

Прорастание семян – процесс возобновления роста зародыша вследствие поступления воды в семя и его набухания. Прорастание семян разделяется на ряд этапов: набухание, наклевывание, период гетеротрофного питания, переход к автотрофному питанию. Для прорастания семян необходимо наличие оптимального сочетания основных внешних факторов: влаги, кислорода, тепла. Прорастание (наклевывание) происходит, когда влажность семени в среднем достигнет 40–60 %.

Развитие – качественные изменения в новообразовании элементов структуры и функций растения и его отдельных частей – органов, тканей и клеток, возникающие в процессе его жизненного цикла, или онтогенеза. Видимым показателем развития растений является их переход к размножению. В случае с цветковыми растениями – это формирование цветков и появление плодов. Развитие организма обусловлено его генетической программой и может изменяться под влиянием различных внешних условий.

Реализация развития – процесс последовательного осуществления детерминированного ранее направления развития растительного организма. В этот период происходит постепенное построение оп-

ределенных анатомо-морфологических структур, характерных для выбранного направления развития растения.

Регуляция развития – направленное изменение скорости или характера процессов развития, обусловленное внутренними или внешними факторами. Если развитие происходит под влиянием лишь внутренних возрастных изменений, которые возникают в самом организме, то оно называется автономным развитием. Если для прохождения процессов развития растения требуется, кроме внутренних изменений, дополнительная индукция (побуждение, влияние) со стороны внешних факторов, то это называется индуцированным развитием. Регуляторами роста и развития являются как природные вещества, так и синтетические препараты, применяемые как агротехнические приемы при обработке сельскохозяйственных культур.

Ретарданты – синтетические регуляторы роста разной химической природы, которые вызывают подавление процессов роста стеблей и побегов, придают растениям устойчивость к полеганию. К ретардантам относятся соединения, которые сдерживают вегетативный рост кроны плодовых деревьев и стимулируют плодоношение, ускоряют выгонку декоративных культур и др.

Ризосферные микроорганизмы – микробоценоз, населяющий внешнюю поверхность корней растений. Ризосферные микроорганизмы питаются за счет выделения органических веществ (сахаров, аминокислот и др.) корнями, при этом микробы обеспечивают растения биологически активными веществами, например витаминами группы В.

Ритмичность роста – регулярное чередование процессов интенсивного и замедленного роста, обеспечивающее периодичность протекания этого процесса. Существует суточная ритмичность роста, обусловленная изменением светового режима днем и ночью, и сезонная ритмичность роста, связанная в умеренном поясе с ходом температуры. Примером последней может служить существование годичных колец на поперечном спиле ствола деревьев. Ритмичность ростовых процессов определяется не только изменениями условий внешней среды, но и находится в зависимости от внутренних (эндогенных) факторов.

Рост – процесс увеличения размеров и массы тела, связанный с новообразованием элементов структуры организма. К элементам структуры растительного организма относятся макромолекулы,

клеточные органеллы, клетки, ткани и органы. Следовательно, рост происходит на субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях биологической организации. В растении одновременно происходят процессы новообразования структур и их разрушения, поэтому видимый рост представляет собой баланс новообразования и деструкции. Для роста необходимы строительные материалы, питательные вещества, которые растение получает в процессе фотосинтеза, а также ростовые вещества, регуляторы – фитогормоны, витамины.

Ростовые вещества – фитогормоны, которые стимулируют рост растений: ауксины, гиббереллины, цитокинины, а также природные соединения негормональной природы, обладающие стимулирующей рост растений способностью: некоторые фенолы, производные мочевины, витамины и другие органические вещества.

Светочувствительные семена – семена, прорастание которых зависит от света. Под влиянием освещения этот процесс стимулируется или же ингибируется. Одним из основных фоторецепторов в регуляции светом прорастания семян является пигмент фитохром.

Сейсмонастические движения – изменения положения в пространстве органов растений, возникающие в ответ на толчки и сотрясения, испытываемые растениями. Они характерны для цветков многих сложноцветных, где эти движения связаны с процессом опыления, и для листьев некоторых чувствительных растений, в частности стыдливой мимозы.

Симбиоз – совместное существование, сожительство двух организмов различных видов в морфологическом и физиологическом единстве, которое полезно (выгодно) для обоих партнеров. Примерами симбиоза являются микориза (существование гриба и корня высшего растения), клубеньки бобовых растений (сожительство азотфиксирующих бактерий и растений).

Симметрия у растений – симметричность расположения отдельных частей и органов растения относительно определенной оси или плоскости, проявляющаяся как во внешней форме, так и во внутреннем строении. Различают органы и части растений с радиальной, билатеральной и дорзивентральной симметрией. Появление асимметрии у некоторых органов в течение онтогенеза (например, листовой пластинки), как правило, свидетельствует о достаточно сильном воздействии на растительный организм стресс-фактора.

Системин – полипептидный фитогормон, который в отличие от других фитогормонов не регулирует рост растений. Системин «запускает» системы организма, защищающие его от патогенов, способствуя, таким образом, повышению устойчивости растений к некоторым заболеваниям.

Скарификация – агротехнический прием, ускоряющий прорастание твердых семян, который состоит в нанесении царапин на семенную кожуру без повреждения зародыша. Для этого семена перетирают с песком или толченым стеклом. В результате проведенной скарификации улучшается доступ внутрь семени воды и воздуха, необходимых для процесса прорастания.

Старение – ослабление жизнедеятельности, усиливающееся с возрастом и приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию растений. Старение выражается в прогрессирующем нарушении биосинтеза белков, ослаблении регулирующих систем организма, накоплении малоактивных структур и затухании ряда физиологических функций, например снижении интенсивности фотосинтеза, ухудшении качества дыхания растений (падении Р/О).

Стационарная фаза роста – фаза развития клеток и организмов, при которой число особей в популяции больше не увеличивается, сохраняясь на постоянном уровне.

Стимуляторы роста – вещества-регуляторы, активирующие отдельные фазы роста и органогенеза растений. К этим химическим соединениям относятся фитогормоны и их синтетические аналоги (нафтилуксусная кислота, индолилмасляная кислота, дихлорфеноксиуксусная кислота, кинетин, бензиламинопурин). Стимуляторы роста типа гормонов ауксинов применяют для активации корнеобразования и предотвращения опадения плодов, типа гормонов гиббереллинов – для стимуляции роста стеблей и увеличения размеров ягод винограда, гормонов цитокининов – для активации роста культуры изолированных тканей.

Стратификация семян – агротехнический прием, ускоряющий развитие семян и полученных проростков, состоящий в предварительном выдерживании семян при низкой положительной температуре на влажном субстрате и условиях хорошей аэрации. Различают тепловую стратификацию, когда процесс идет при температурах 12–20ºС, и холодную – при прохождении процесса в условиях температур от 0 до 10ºС. Стратификация вызывает завершение развития се-

мян, приводит к разрыхлению их твердых покровов и последующему дружному прорастанию.

Таксисы – направленные движения всего организма, которые обусловлены односторонним влиянием внешних раздражителей различной природы, например силы тяжести, света, химического воздействия и др. К таксисам можно отнести, например, движение микроводорослей к источнику излучения.

Термонастии – процесс быстрого закрывания цветков при изменении (понижении) температуры окружающей среды и их открывания при повышении температуры. К примеру, раскрывание цветков тюльпанов при переносе растений из прохладных мест в условия комнатной температуры.

Термопериодизм – реакция растений на периодическую смену повышенных и пониженных температур, выражающаяся в изменении скоростей процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к изменениям условий внешней среды. Для растений умеренного климатического пояса характерно наличие суточного и сезонного термопериодизма.

Тотипотентность – свойство всех клеток организма располагать одинаковым набором генов и, соответственно, одной наследственной информацией, программой, равными потенциальными возможностями, т. е. способностью синтезировать все белки данного организма. Митозы являются равнонаследственными делениями клеток. В прикладном аспекте существование тотипотентности позволяет из изолированной ткани или клеток восстановить целый организм. Последнее находит практическое использование в биотехнологии.

Тропизмы – ориентированные движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов (свет, сила тяжести и др.). Тропизмы чаще всего являются результатом более быстрого роста клеток на одной стороне побега, корня или листа, значительно реже они связаны с изменением величины тургорного давления. Характер ответной реакции может быть разным. Органы растений, которые поворачиваются к действующему раздражителю, называются положительно тропными, а органы, которые отворачиваются от раздражителя, – отрицательно тропными.

Уровни биологической организации – иерархия растительных систем, различающихся своим строением и функциями: молекулярный, клеточный, органный, организменный, популяционный уровни организации. У каждого более высокого уровня биологической орга-

низации появляются новые качественные отличия от предыдущего уровня.

Фазы развития – морфологические проявления этапов онтогенеза, связанные с появлением и развитием отдельных органов. Различают фенологические фазы и фазы формирования зачаточных органов в апикальной меристеме стебля.

Фазы роста клетки – фазы онтогенеза клетки. Выделяют три фазы клеточного жизненного цикла: эмбриональную, растяжения и дифференцировки. Во время эмбриональной фазы роста размеры, объем, масса клетки увеличиваются незначительно, но в это время интенсивно происходит процесс новообразования элементов клеточной структуры – формируются органеллы, строится первичная клеточная стенка. На второй фазе роста идет быстрое растяжение клетки, в десятки раз увеличивается ее объем, в основном за счет образования вакуоли. Рост растяжением делят на ряд этапов: подготовка к растяжению, собственно растяжение, фиксация объема клетки, торможение и остановка роста. На фазе дифференцировки появляются структурные и функциональные различия между клетками, последние превращаются в специализированные клетки в соответствии с функцией ткани, в которую будет входить клетка. Существует три типа дифференцировки клеток: 1) структурная (морфологическая); 2) биохимическая; 3) физиологическая (функциональная). Направление дифференцировки зависит от набора ферментов в клетке, а синтез каждого фермента регулируется генами. Деление процесса клеточного роста на фазы является достаточно относительным. Например, дифференцировка существует уже на эмбриональной фазе роста. В клетках имеются и биохимические, и структурные отличия, но последние все же лучше заметны в фазе дифференцировки.

Фенольные ингибиторы – растительные вещества негормональной природы, тормозящие рост растений и относящиеся к фенолам и их производным. Среди таких природных ингибиторов можно отметить кумарин, ванилин, скополетин, нарингенин, а также хлорогеновую, кумаровую, коричную, феруловую кислоты и другие вещества фенольной природы. Например, кумарин разобщает в клетках окисление и фосфорилирование, стимулирует активность ИУК-оксидазы – фермента, осуществляющего распад ауксина, подавляет работу верхнего и нижнего концевого двигателя водного тока. В отличие от фитогормонов фенольные ингибиторы действуют

в более высоких концентрациях (в 100–1000 раз) и не транспортируются по растению. Фенольные ингибиторы, накапливаясь в тканях в период торможения роста, вызывают только временную задержку роста, при снижении их количества в клетках рост возобновляется. Растительные организмы способны выделять эти химические вещества негормональной природы в почву, где они оказывают тормозящее действие на рост растений того же или других видов, которые конкурируют с ними.

Фенотип – совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма на данной стадии развития. Фенотип представляет собой результат взаимодействия между генотипом и внешней средой.

Филогенез растений – процесс эволюционного развития растительных организмов, принадлежащих к определенному таксону. Он складывается из исторической последовательности родственных онтогенезов, прошедших контроль естественного отбора. Филогенез растений происходит на основе тех изменений генотипа, которые возникают в течение индивидуальной жизни организма в виде мутаций или в итоге рекомбинаций генов при размножении и закрепляются в потомстве в результате действия естественного или искусственного отбора.

Фитогормоны – биологически активные химические соединения, образующиеся в малых количествах в одной части растения, обычно транспортирующиеся в другую его часть и вызывающие специфический ростовой или формообразовательный эффект. Фитогормоны являются полифункциональными веществами и включают, запускают (индуцируют) не одну биохимическую реакцию, а большую серию реакций, целую физиологическую программу. К эндогенным, т.е. образующимся в клетках растений, фитогормонам относятся: ауксин, гиббереллин, цитокинин, абсцизовая кислота, этилен. Реакция клетки на действие фитогормона зависит от ее компетентности и концентрации в ней данного фитогормона. Для того чтобы вызвать ответную реакцию клетки, необходимо, чтобы молекула фитогормона образовала комплекс с рецепторной частью сенсорного белка, произошло усиление сигнала и его передача на системы клеточного ответа. В результате происходит активация определенного гена и запуск образования кодируемого им белка. Последнее инициирует либо начало роста, либо его прекращение, либо дифференцировку клетки.

Фитохром – один из фоторецепторов, являющийся пигментом из группы хромопротеидов, молекула которого состоит из четырех соединенных в цепь пиррольных колец. Фитохром существует в растениях в двух формах: неактивной $Ф_{660}$ и физиологически активной $Ф_{730}$. Пигмент $Ф_{660}$ поглощает красный свет (длина волны 660 нм) и превращается в форму $Ф_{730}$, а пигмент $Ф_{730}$, поглощая дальние красные лучи (длина волны 730 нм), превращается в $Ф_{660}$. Изменения в формах фитохрома соответствуют некоторым ростовым и формообразовательным реакциям фотоморфогенеза.

Фитоценоз (растительное сообщество) – исторически сложившаяся устойчивая совокупность различных видов растений на конкретном участке территории. Фитоценоз характеризуется определенными взаимоотношениями между входящими в него видами растений, а также между растительными видами и условиями (естественными или искусственными) среды их обитания.

Фотоморфогенез – ростовые и формативные изменения растений, возникающие в результате воздействия на их надземную часть (главным образом листья) света разного качества, интенсивности и длительности.

Фотонастии – разные состояния цветков, обусловленные изменением интенсивности света. У одних видов растений более сильное освещение вызывает открывание цветков (например, одуванчик), у других – цветки открываются при снижении уровня облученности, в вечернее время (к примеру, душистый табачок).

Фотопериодизм – реакция растений на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям условий внешней среды. Одним из основных проявлений фотопериодизма является фотопериодическая реакция зацветания растений. Фотопериодическое воздействие оказывает свет малой интенсивности, примерно в десять раз меньше того, при котором обычно происходит фотосинтез. Рецептором в фотопериодической реакции является листовая пластинка, которая воспринимает длину дня и ночи с помощью фитохрома. Этот пигмент поглощает свет, переходит в активное состояние и вызывает образование гормонов в листе. В меристеме (как правило, в ближайшей к листу точке роста) под действием притекающих в эту ткань фитогормонов идут изменения, в результате которых начинается процесс закладки цветков. Кроме заложения цветков фотопериод оказывает влияние на процесс листопа-

да. У растений средних широт сигналом для листопада выступает происходящее в природе постепенное уменьшение длины дня.

Фотопериодическая индукция – действие в течение определенного времени благоприятных фотопериодов на развитие растений, приводящее к последующему их зацветанию независимо от существующей в это время длины дня. Фотопериод может выступать внешним сигналом (индуктором), в результате которого наступает цветение. Например, такому короткодневному виду, как соя, достаточно всего четырех фотопериодических суточных циклов для того, чтобы в последующем растению перейти к цветению.

Фотопериодические группы – совокупность видов растений с различной фотопериодической реакцией. Фотопериодические группы названы по длине дня, ускоряющей процесс зацветания: длиннодневные, короткодневные и нейтральные растения. Различают растения с качественной реакцией, не зацветающие при неблагоприятных фотопериодах, и растения с количественной реакцией, цветение которых при этом задерживается лишь в некоторой мере.

Фототропизм – движение осевых органов растения – стеблей и корней, а также листьев – к одностороннему освещению, выражающееся в направленном росте или изгибе к свету (положительный фототропизм стебля) или от света (отрицательный фототропизм корня). Часто характер этой физиологической реакции меняется в зависимости от интенсивности облученности. Так, слабый свет вызывает у растений кресс-салата положительный фототропизм, а сильный – отрицательный. Фототропическая реакция, согласно гормональной теории Холодного-Вента, разделяется на четыре последовательных этапа: 1) восприятие светового раздражения в результате поглощения света каротином, рибофлавином, фитохромом; 2) возбуждение, вследствие которого ауксин переходит с освещенной стороны верхушки побега на затененную; 3) передача возбуждения – отток ауксина по затененной стороне; 4) реакция, выражающаяся в более быстром росте затененной стороны органа, которая вызывает его изгиб. При этом световой фактор не играет энергетической роли, он только запускает реакцию фототропизма, т.е. выполняет сигнальную функцию, является индуктором. Благодаря явлению фототропизма возникает равномерное распределение листовых пластинок на поверхности, ориентированной к свету (так называемая листовая мозаика), – приспособительная реакция растения, направленная на эффективное улавливание падающей на него солнечной радиации.

Фузикокцин – природный регулятор роста, по химической природе относящийся к терпеноидам. По своему действию на клетки он похож на ауксин; это вещество стимулирует растяжение клеток, процесс прорастания семян, вызывает открывание устьиц. Одна из важных функций фузикокцина выражается в его антистрессовом эффекте. Этот регулятор роста способствует увеличению всхожести семян при повышенных и пониженных температурах, избыточном увлажнении, засолении.

Хемотропизм – движение корней растений на химический раздражитель, неравномерно распределенный в окружающей почвенной среде, изгибы в его сторону (положительный хемотропизм) или от него (отрицательный хемотропизм). Знак хемотропической реакции определяется концентрацией действующего на корни вещества. Низкое содержание химического вещества вызывает положительный хемотропизм, а избыточно высокая концентрация – отрицательную реакцию. Изгиб надземного органа возникает вследствие неравномерного роста противоположных его сторон. Хемотропическая чувствительность растительного организма сосредоточена в самом кончике корня.

Элиситоры – биологически активные вещества, вызывающие быструю дедифференцировку специализированных клеток и начало клеточных делений. Элиситоры преимущественно образуются при травме клеток. В качестве элиситоров могут выступать продукты разрушения полисахаридов клеточной стенки.

Эпинастия – быстрый рост (либо увеличение тургора клеток) верхней стороны листа или лепестка, в результате которого орган изгибается книзу.

Этап зрелости – период цветения у семенных или репродукции у вегетативно размножающихся растений. Этот период продолжается от появления способности растения к заложению первичных зачатков репродуктивных органов до формирования бутонов и цветков или клубней, луковиц либо других органов вегетативного размножения и возникновения новых зародышей. В цветочных органах растений активируются соответствующие гены, которые находятся в неактивном состоянии в вегетативных органах. Во время этапа зрелости в репродуктивных органах растений повышается количество воды, происходит увеличение содержания ауксинов, нуклеиновых кислот, флавопротеидов, каротиноидов, аскорбиновой кислоты, некоторых минеральных элементов, например фосфора и бора.

Этап размножения – период заложения, роста, развития и созревания плодов и семян у растений, размножающихся семенами, а также клубней, луковиц и других органов у вегетативно размножающихся растений. На этапе размножения в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (эмбриогенез). Последний при этом становится основным процессом, более того, он доминирует над всеми другими физиологическими реакциями в растении, представляя собой мощный аттрагирующий центр.

Этап старости – период от полного прекращения плодоношения до отмирания вегетативных органов и естественной смерти растений. Процесс старения связан с прогрессирующим во времени ослаблением основных жизненных функций: нарушением синтеза белков, уменьшением скорости физиологических процессов, превышением биохимических процессов распада (катаболизма) над процессами синтеза (анаболизма). Однолетние растения после завершения плодоношения отмирают целиком, у многолетних – ежегодно отмирают и опадают отдельные органы.

Этап эмбриональный – период формирования зародыша и семени, который начинается с образования зиготы. Питание формирующегося зародыша происходит гетеротрофным путем, т.е. благодаря питательным веществам, поступающим к нему из материнского растения. В течение эмбрионального этапа семена созревают и вступают в состояние покоя. У вегетативно размножающихся растений эмбриональный этап происходит в почках клубней, луковиц, корневищ. У таких организмов он длится от возникновения почки до ее прорастания.

Этап ювенильный – период заложения, роста и развития вегетативных органов, длящийся от прорастания семени или вегетативной почки до появления способности растительного организма к образованию репродуктивных органов. В начале ювенильного этапа растения не могут перейти к образованию репродуктивных органов даже при оптимальных для этого внешних условиях, впоследствии они постепенно приобретают способность к репродукции. Продолжительность ювенильного этапа определяется генотипом; у растений, принадлежащих к разным видам, она различается от нескольких недель до нескольких десятилетий. Во время ювенильного этапа для растений характерны максимальная активность большинства физиологических функций и минимальный уровень устойчивости к действию стресс-факторов.

Этапы онтогенеза – последовательно сменяемые периоды жизненного цикла растения, характеризующиеся определенными морфологическими и физиологическими особенностями. В основе деления онтогенеза находятся процессы полового размножения. Переход от одного этапа онтогенеза к другому записан в геноме, он зависит от содержания и соотношения фитогормонов и условий внешней среды. Выделяют пять этапов онтогенеза: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения и старости.

4.1.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Наблюдение эпи- и гипонастических движений растений [5, с. 49–50]

Настии – ростовые движения, которые вызываются диффузно действующими раздражителями (перемена температуры, освещения и др.). Если более быстрый рост наблюдается на морфологически верхней стороне органа, то последний изгибается вниз. Это явление носит название «эпинастия». Более быстрый рост нижней стороны органа приводит к его изгибу вверх – регистрируется гипонастия.

Ход работы. Нанести ланолиновую пасту с индолилуксусной кислотой на нижнюю сторону черешка у одних листьев и на верхнюю сторону черешка – у других (использовать растения герани). Предварительно с помощью транспортира измерить углы отхождения каждого листа от стебля. Спустя 30–40 мин после нанесения пасты измерить углы наклона листьев еще раз. Отметить изменение углов наклона взятых в опыт листьев. Опускание листьев, черешок которых был смазан с верхней стороны, и поднимание листьев, черешок которых был смазан с нижней стороны, доказывают, что ИУК способна вызывать местное усиление ростовых (тургорных) процессов в черешке.

Работа № 2. Наблюдение периодичности роста побегов древесных растений [5, с. 51–52]

Побег растет неравномерно. Вначале отмечается его медленный рост, затем скорость процесса увеличивается, достигает максимального значения, вновь замедляется, и, наконец, рост побега прекраща-

ется. Такая закономерность роста побега характеризуется законом большого периода роста.

Периодичность роста проявляется в том, что междоузлия, формирующиеся по мере нарастания побега, имеют неодинаковую длину. Она увеличивается от основания к середине побега, а к верхушке уменьшается.

Ход работы. Измерить линейкой длину междоузлий годичного побега тополя, клена, рябины. На основании полученных данных построить графики роста побега. По оси ординат следует откладывать длину побега, по оси абсцисс – номера междоузлий, считая от основания побега.

На основании формы полученной кривой роста сделать заключение о степени зрелости побега.

Работа № 3. Наблюдение геотропизма у корней [5, с. 52–53]

Тропизмы – это ростовые изгибы органов растений в результате одностороннего действия раздражителя (свет, вода, химические вещества и др.). Одним из ярко выраженных тропизмов является геотропизм корня – рост корня по направлению к центру Земли (положительный геотропизм), вызываемый действием силы земного притяжения. Стебли обладают отрицательным геотропизмом, они растут в противоположном направлении – от центра Земли вверх.

Геотропизм является важным биологическим приспособлением, которое помогает корням правильно ориентироваться в почве. Для наблюдения геотропических изгибов корни и стебли, которые до этого росли строго вертикально, необходимо поместить в наклонное или горизонтальное положение, создать благоприятные условия роста и наблюдать изгибание растущих органов под влиянием одностороннего действия силы земного притяжения.

Цель работы. Изучить действие силы земного притяжения на рост корней и стеблей; установить место восприятия земного притяжения, зону геотропических изгибов и объяснить механизм этих изгибов.

Ход работы

*Наблюдение геотропизма корней***.** Приготовить корковую пробку, в которую вставлены три иголки; пробку поместить в чашку Петри с водой. Взять три проросших семени гороха (фасоли, бобов) с прямыми корешками длиной 1–1,5 см. Первую горошину осторожно

наколоть на иглу (не задевая корешки и почечки), следя за тем, чтобы корень был ориентирован вертикально вниз, и прикрепить к пробке, подложив под горошину полоску фильтровальной бумаги так, чтобы противоположный ее конец достигал воды, налитой в чашку. Вторую горошину поместить таким же образом, но корешок расположить горизонтально. У третьей горошины отрезать кончик корня не более чем на 1–2 мм и расположить так же, как и вторую. Чашку закрыть стеклянным колпаком или широкой банкой и поместить в темное место при температуре 20–25^{o}С.

Через сутки отметить положение корней. У первого проростка корень продолжает расти вниз. У второго проростка кончик корня круто изгибается и растет вертикально вниз, т.е. проявляется положительный геотропизм. У третьего проростка, с удаленным кончиком корня, геотропический изгиб не возникает. Следовательно, восприятие раздражения от действия земного притяжения локализовано в кончике корня.

Для этого опыта можно использовать проростки других растений – тыквы, огурца, подсолнечника и др.

Этот опыт можно провести иначе.

Обернуть квадратную пластинку (10х10 см) фильтровальной бумагой, смочить бумагу водой и разложить в верхней части пластинки едва наклюнувшиеся семена льна или горчицы на расстоянии около 1 см друг от друга корешками (острыми носиками) вниз. Семена не упадут, так как благодаря осклизнению клеточных оболочек прилипают к бумаге.

Пластинку с семенами поместить в слегка наклонном положении в сосуд, на дно которого налито немного воды (для смачивания бумаги). Сосуд закрыть стеклом и поставить в темное место. Через 2–3 дня (корешки должны вырасти до 2–3 см) пластинку вынуть, повернуть на 90^{o} и снова вставить в сосуд так, чтобы все корни оказались в горизонтальном положении. Для выявления роли зоны деления в явлении геотропизма у нескольких проростков срезать кончик корня на 1–2 мм. Сосуд закрыть и снова поместить в темноту. Через 1–2 дня посмотреть, зарисовать положение проростков и сделать выводы.

4.1.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. К фитогормонам – стимуляторам роста относятся следующие вещества:
1) цитокинин;
2) витамин;
3) абсцизин;
4) ауксин;
5) проламин.
2. Физиологическое состояние растений, когда видимый рост не происходит по причине отсутствия в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов, называется ... покой:
1) глубокий;
2) естественный;
3) вынужденный;
4) физический;
5) неорганический.
3. Внешним сигналом для перехода растений (умеренной зоны) в состояние покоя являются:
1) длительные осадки;
2) продолжительность дня;
3) активность Солнца;
4) фаза луны;
5) расположение звезд на небе.
4. Отрицательным геотропизмом обладает:
1) боковой корень;
2) центральный осевой корень;
3) центральный побег;
4) боковой побег;
5) черешок листа.
5. Гиббереллловая кислота относится к классу биологически активных веществ:
1) витамины;
2) фитогормоны;

3) коферменты;
4) апоферменты;
5) ферменты.

6. Движение всего организма в пространстве под действием раздражителя относят:
1) к тропизмам;
2) настиям;
3) таксисам;
4) локомоторным движениям;
5) периодизмам.

7. Рост стеблей растений подавляет обработка:
1) десикантами;
2) дефолиантами;
3) ретардантами;
4) гиббереллином;
5) калийной селитрой.

8. Способность клетки, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития называется:
1) компетенция;
2) компиляция;
3) координация;
4) корреляция;
5) осцилляция.

9. Растения, которые плодоносят только один раз в жизни, а затем умирают, называются:
1) однодомные;
2) монокарпические;
3) короткодневные;
4) двудомные;
5) длиннодневные.

10. Движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений под действием равномерно и ненаправленно изменяющихся во времени факторов относятся:
1) к тропизмам;
2) таксисам;
3) настиям;
4) периодизмам;
5) локомоторным движениям.

11. Полный комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от зиготы до естественной смерти называется:

1) онтогенез;
2) органогенез;
3) морфогенез;
4) вегетационный период;
5) гаметогенез.

12. В фотопериодических реакциях растений активно участвует пигмент:

1) хлорофилл;
2) лютеин;
3) каротин;
4) фитохром;
5) антоциан.

13. Применение азотных удобрений в конце вегетации у овощных культур приведет:

1) к уменьшению концентрации сахаров в биомассе;
2) увеличению концентрации сахаров в биомассе;
3) снижению содержания крахмала в биомассе;
4) повышению содержания нитратов в биомассе;
5) повышению содержания крахмала в биомассе.

14. Если обрезать кончик главного корня, то вследствие этой хирургической операции:

1) рост всего корня прекратится;
2) корень погибнет;
3) начнут расти боковые и придаточные корни;
4) все растение погибнет;
5) растение выживет, но будет ослаблено.

15. Абсцизовая кислота относится к классу биологически активных веществ:

1) витамины;
2) фитогормоны;
3) коферменты;
4) апоферменты;
5) ферменты.

16. Для процесса прорастания семян необходимы следующие внешние условия:

1) свет, тепло, кислород;
2) вода, свет, кислород;

3) тепло, вода, кислород;
4) тепло, свет, вода;
5) только вода и кислород.

17. К физиологически активным веществам, которые применяют для борьбы с сорняками, относятся:
1) фунгициды;
2) фитонциды;
3) гербициды;
4) инсектициды;
5) антибиотики.

18. Реакция растений на соотношение продолжительности дня и ночи, которая вызывает изменение процессов роста и развития и связана с приспособлением к сезонным вариациям внешних условий, называется:
1) фототропизмом;
2) фотонастией;
3) фотопериодизмом;
4) фототаксисом;
5) термопериодизмом.

19. Выдерживание семян труднопрорастающих древесных пород во влажном торфе, песке, мхе при температурах 1–5^{o}C или под снегом с целью ускорения их прорастания называется:
1) скарификацией;
2) выгонкой;
3) стратификацией;
4) сеникацией;
5) регенерацией.

20. Фитогормоны – это химические вещества, которые:
1) запускают цепь физиологических реакций;
2) ускоряют течение какой-либо одной химической реакции;
3) ингибируют течение какой-либо одной химической реакции;
4) понижают растворимость неорганических веществ в клеточном соке;
5) повышают растворимость органических веществ в клеточном соке.

Контрольные вопросы

1. Какие фазы выделяют на кривой Сакса?
2. Чем отличаются процессы роста от развития?
3. В чем разница между вынужденным покоем и глубоким?

4. Каковы отличия фитогормонов от ферментов?

5. Какие известны синтетические регуляторы роста? Для чего их используют?

6. Каков механизм фототропизма?

7. Каков механизм настических движений?

8. Чем отличаются растения однолетние от монокарпических?

9. В чем состоит разница между онтогенезом и органогенезом?

10. Какова роль фитохрома в растениях?

11. Что длится дольше у пшеницы: период вегетации или онтогенез?

12. Где сосредоточены у растения процессы роста?

13. Как можно ускорить или затормозить созревание плодов?

14. Почему температура окружающей среды влияет на скорость роста?

15. Как действуют на ростовые процессы качество и интенсивность света?

16. В чем отличия фотонастии от фототропизма?

17. На какие группы делят растения по продолжительности онтогенеза?

18. Чем отличаются растения однолетние от монокарпических?

19. В чем заключается отличие онтогенеза от органогенеза?

20. Чем отличаются яровые растения от озимых?

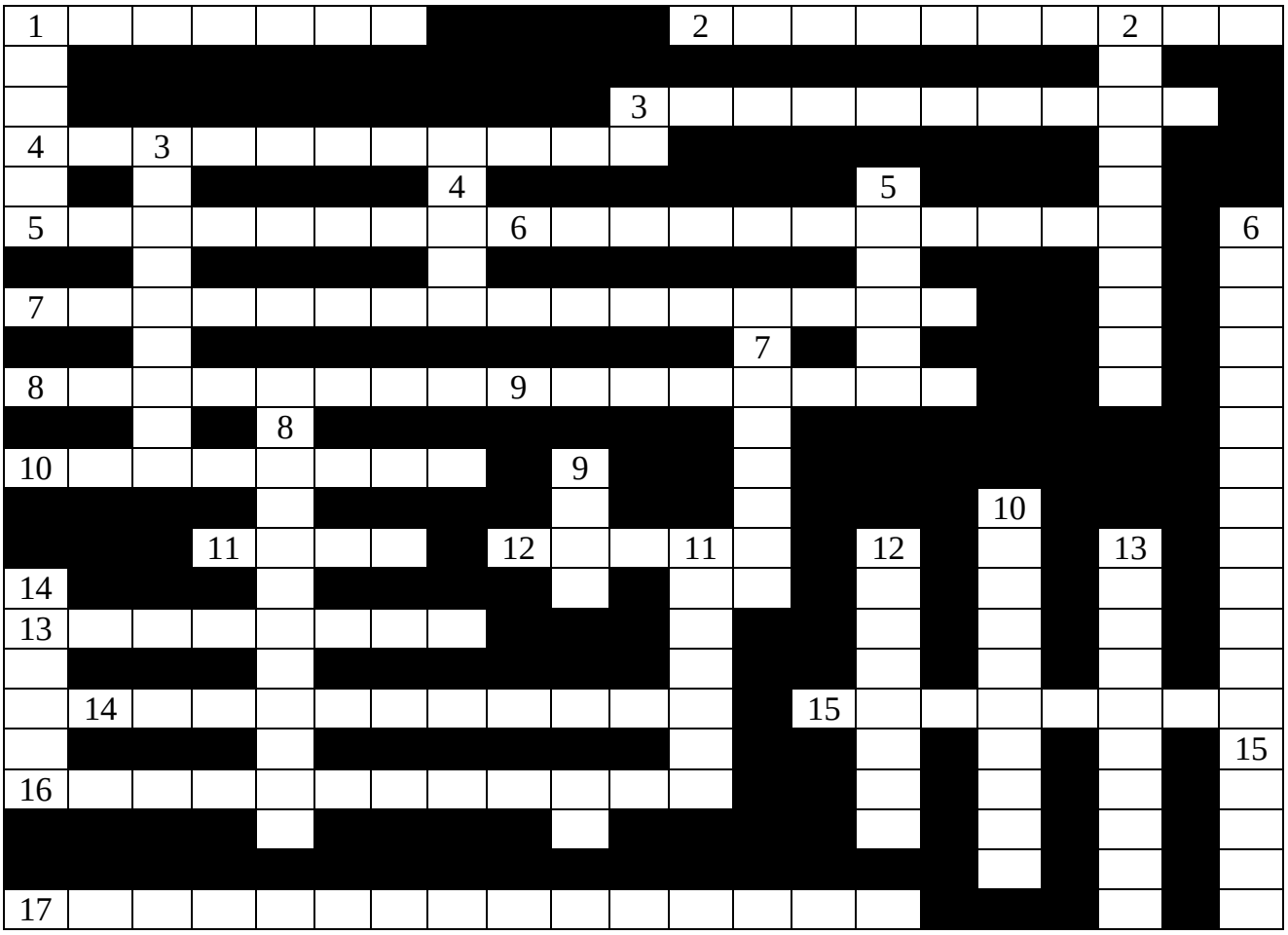
21. На какие группы подразделяются растения по фотопериодической реакции?

22. Перечислите процессы, характеризующие старение листа.

Кроссворд

По горизонтали: 1 – фитогормоны преимущественно индольной природы, которые активируют рост стеблей и корней, вызывают тропические изгибы; 2 – биологически активное соединение, образующееся в малых количествах в одной части растения, обычно транспортирующееся в другую его часть и вызывающее специфический ростовой или формообразовательный эффект; 3 – химические вещества, подавляющие ростовые процессы, прорастание семян и распускание почек; 4 – способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития; 5 – комплекс дифференцированных клеток и тканей, образующийся из делящейся зиготы и дающий начало новой особи; 6 – искусственное удаление листьев у растений при помощи специальных химических препаратов; 7 – обусловленная

генотипом способность растений сохранять и передавать потомству все признаки и особенности своего развития; 8 – комплекс физиологических процессов, происходящих в период от заложения цветка до оплодотворения; 9 – качественные изменения в новообразовании элементов структуры и функций растения, возникающие в процессе его онтогенеза; 10 – ослабление жизнедеятельности, усиливающееся с возрастом и приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию растений; 11 – орган, служащий для размножения и расселения растений; 12 – основная материальная единица наследственности, участок молекулы ДНК; 13 – процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика; 14 – синтетические вещества, которые вызывают подавление процессов роста стеблей и побегов, придают растениям устойчивость к полеганию; 15 – фоторецептор, существующий в растениях в двух формах, изменения в которых соответствуют реакциям фотоморфогенеза; 16 – прием, ускоряющий прорастание твердых семян, который состоит в нанесении царапин на семенную кожуру без повреждения зародыша; 17 – свойство всех клеток организма располагать одной наследственной программой, т.е. способностью синтезировать все белки данного организма.



По вертикали: 1 – верхушечная часть стебля и корня, включающая в себя меристему; 2 – генетически запрограммированные процессы формообразования у растений, включающие органогенез, гистогенез и цитогенез; 3 – образовательная ткань с активно делящимися клетками; 4 – увеличение размеров и массы растений, связанное с новообразованием элементов структуры организма; 5 – движения органов растений в ответ на изменение во времени равномерно и не направленно действующих внешних факторов; 6 – реакция растений на соотношение длины дня и ночи, выражающаяся в изменении процессов роста и развития; 7 – совместное взаимно полезное существование двух разновидовых организмов в морфологическом и физиологическом единстве; 8 – процесс восстановления растением поврежденных или утраченных частей тела или органов; 9 – основной внешний фактор, требующийся для протекания фотосинтеза и роста; 10 – способность растений воспринимать действие силы тяжести и реагировать на него в виде соответствующей ориентировки осевых органов; 11 – круговое (циклическое) движение органов растений; 12 – ориентированные движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов; 13 – разнокачественность противоположных полюсов оси растения; 14 – физиологическое состояние отдельных органов или целого растения, во время которого у них отсутствует видимый рост; 15 – азотсодержащий полимер, ради получения которого возделывают многие культурные растения.

4.1.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. Ч. 2 / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 72 с.

Дополнительная:

6. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

7. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

8. Полевой, В.В. Практикум по росту и устойчивости растений / В.В. Полевой. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 212 с.

9. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.

10. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

11. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 4.2. Формирование качества урожая сельскохозяйственных культур

4.2.1. Физиология и биохимия формирования качества урожая основных сельскохозяйственных культур

Формирование качества зерна злаковых культур

Зерновые культуры являются важным источником пищевого и кормового белка. У пшеницы запасные белки образуют клейковину, количество и качество которой коррелирует с хлебопекарными и макаронными свойствами зерна.

Синтез и накопление белков в зерновках злаков идет главным образом за счет оттока аминокислот из вегетативных органов (в основном из листьев верхнего яруса), поскольку поглощение минерального азота из почвы и использование в процессах синтеза после фазы цветения существенно сокращаются. После цветения в листьях, стеблях и колосковых чешуях усиливаются процессы гидролиза полисахаридов, белков, липидов, нуклеиновых кислот и активизируется отток образующихся низкомолекулярных продуктов в зерновки.

Белковые фракции зерна различаются по аминокислотному составу, в том числе по содержанию незаменимых аминокислот, которые обусловливают питательную ценность белков. Наиболее высокую биологическую ценность имеют водорастворимые белки – альбумины, солерастворимые белки – глобулины – также характеризуются хорошо сбалансированным аминокислотным составом. Щелочерастворимые белки – глютелины у овса, ячменя, риса – по содержанию незаменимых аминокислот близки к глобулинам, а у пшеницы, ржи, кукурузы характеризуются значительным дефицитом лизина и треонина. Самая низкая биологическая ценность имеется у спирторастворимых белков – проламинов.

Поскольку при созревании в зерновках возрастает доля запасных белков с низким содержанием лизина, триптофана и треонина, то в суммарном белке зерна повышается дефицит незаменимых аминокислот, и его биологическая ценность снижается.

Главная цель земледельца-хлебороба состоит в получении максимального выхода зерна с единицы посевной площади при минимальных трудовых и материальных затратах. При этом очень важно, чтобы зерно было надлежащего качества. В применении ячменя пищевого или кормового направления указанная цель может быть достигнута решением задачи увеличения содержания ценных веществ в зерне при сохранении величины его урожая либо нахождением способа повышения урожайности ячменя при постоянстве уровня ценных веществ в зерне (или при незначительном обеднении ими продукции). Очевидно, что в последнем случае прирост урожая должен происходить в большей степени по сравнению со снижением концентрации ценных веществ в зерне. При этом необходимо иметь в виду, чтобы усилия хлебороба в направлении увеличения выхода ценных веществ (главным образом белка, обогащенного незаменимыми аминокислотами) с единицы посевной площади не сопровождались возрастанием негативного воздействия на окружающую среду, а, может быть, даже до некоторой степени снижались.

Зерно ячменя содержит от 5 до 24 % белка. К сожалению, белок не сбалансирован по питательной ценности. Как известно, данная кормовая культура существенно обеднена незаменимыми аминокислотами, ведущими из которых являются лизин и треонин. Именно эти два химических соединения лимитируют рост нежвачных животных – свиней и бройлеров, в рационе которых используется ячмень. Кроме того, зерно ячменя содержит очень высокое количество пролина и

глютамина, избыток которых не усваивается в организме животных, превращается в мочевину и выделяется в окружающую среду, загрязняя таким образом последнюю.

Решение задачи увеличения содержания ценных веществ в зерне ячменя (в данном случае речь идет только о белке) теоретически возможно по крайней мере тремя путями: селекционный подход, агротехнические приемы и учет географического фактора при выборе места для возделывания ячменя. Последний путь основан на тесной зависимости содержания белка в зерне от климатических и почвенных условий, главным образом уровня инсоляции и влагообеспеченности. Первый природный фактор связан положительной зависимостью с качеством (белковостью) зерна. Это было продемонстрировано еще в середине XIX столетия Н.Е. Лясковским. Ученый установил, что содержание белка в зерне повышается при передвижении с запада на восток и с севера на юг, что обусловлено большим количеством солнечных дней.

Для второго природного фактора – влагообеспеченности и влажности воздуха – зарегистрирована отрицательная связь с концентрацией белка в зерне. Это было показано многими авторами, в частности опытами Ф.Э. Реймерса и И.Э. Илли, выполненными в контролируемых условиях. Как известно, при возделывании культур злаков в условиях жаркого и сухого климата по сравнению с влажными условиями рост белка в зерне происходит в основном за счет синтеза запасных белков проламинов, на долю которых приходится более половины всего белка зерна. Проламины обеднены лизином и содержат очень много пролина и глютамина. Так что указанный прием учета географического фактора не только не может заметно увеличивать выход лизина, но и сопровождается повышением содержания в зерне «балластных» аминокислот пролина и глютамина.

Агротехнический путь подразумевает, главным образом, применение повышенных доз азотных удобрений, что действительно сопровождается увеличением содержания белка в зерне. Это было описано в позапрошлом веке в классических трудах французского физиолога растений Ж.Б. Буссенго и многократно подтверждено другими учеными впоследствии. Однако при использовании такого агротехнического приема увеличение концентрации белкового азота в зерне также обусловлено накоплением спирторастворимых фракций белков проламинов. Последнее не приводит к увеличению содержа-

ния лизина в зерне, но сопровождается ростом концентрации пролина и глютамина.

Используя селекционный путь повышения качества зерна, много времени было потрачено специалистами на поиск высоколизиновых образцов ячменя. В одной из работ при исследовании 250 высокобелковых сортов ячменя было обнаружено наличие генетических вариаций в относительных долях запасных белков, что изменяло аминокислотный состав и качество зерна. Продемонстрирован интересный результат, что различные группы запасных белков гордеинов синтезируются в течение разных этапов налива зерна.

В целом по признаку «содержание лизина» в зерне ячменя была проведена первичная оценка огромного количества сортов – от стародавних до современных. В том числе исследовали аминокислотный состав и содержание белка в зерне ячменя, найденного при археологических раскопках, а также образцы середины XIX и XX веков. При этом использовались новейшие биохимические методы скрининга. В итоге выяснилось, что у абсолютного большинства исследованных образцов генетическое разнообразие по содержанию лизина, треонина и других незаменимых аминокислот сравнительно невелико, и в качестве донора для улучшения данного признака они не подходят. Следовательно, для увеличения уровня лизина в зерне имеется две возможности: мутагенез и генетическая инженерия.

Как известно, белок в зерне ячменя находится в трех основных анатомических частях: в зародыше, алейроновом слое и эндосперме. Белки двух первых являются наиболее богатыми незаменимыми аминокислотами. В состав последней группы входят обедненные лизином и треонином так называемые запасные белки – проламины. Они подразделяются на четыре группы: γ-гордеины, B-гордеины, C-гордеины и D-гордеины, из которых наименее полноценными являются C-гордеины. Поэтому для повышения питательной ценности ячменя целесообразно, по крайней мере, снизить пропорции гордеинов в зерне или изменить аминокислотный состав гордеинов. По мнению А. Толберга с коллегами, теоретически следующие механизмы способны повысить содержание лизина в зерне: 1. Изменение аминокислотного состава белков эндосперма: а) путем уменьшения бедных лизином белков проламинов и увеличения содержания свободного лизина и белков непроламинов; б) посредством увеличения концентрации богатых лизином белков; в) путем повышения содержания лизина в бедных этой аминокислотой белках проламинах.

2. Изменение морфологии и анатомии семени: а) путем повышения отношения массы зародыша к массе эндосперма; б) посредством увеличения количества алейроновых слоев. 3. Комбинирование двух или более факторов, указанных выше.

В дальнейшем, с развитием селекционного подхода, были сделаны попытки поиска и получения мутантных форм ячменя с повышенным содержанием лизина, некоторое число которых увенчалось успехом. В качестве примера можно привести названия самых известных высоколизиновых образцов – Hiproly (авторство принадлежит профессору копенгагенского университета Мунку Л.) и Riso 1508 (образец получен в Национальной лаборатории в Роскилде, Дания). Указанные два генетических источника широко использовались селекционерами в практической работе при вовлечении их в скрещивание для повышения пищевой и кормовой ценности зерна ячменя. К сожалению, для рассматриваемого качественного признака был выражен плейотропный эффект, и ячмень с повышенным содержанием лизина имел пониженную способность к биосинтезу крахмала, вследствие чего зерно формировалось щуплым. Последнее явилось одной из основных причин относительно низкой величины урожая у получаемого потомства.

В последние годы в селекционном направлении наметился успех при использовании методов молекулярной биологии и генной инженерии. С помощью биотехнологического подхода западноевропейским исследователям удалось, во-первых, повысить содержание свободного лизина в белке и, во-вторых, снизить накопление низколизинового белка С-гордеина. Поскольку С-гордеин содержит избыток пролина и глютамина, то во втором случае одновременно с повышением концентрации лизина были созданы предпосылки для успешного решения задачи снижения пресса на окружающую среду, так как при поедании такого ячменя образование мочевины в организмах животных должно уменьшаться. Однако эффект повышения концентрации лизина у генмодифицированных образцов сопровождался падением общего содержания белка в зерне. Последнее происходило в большей степени, чем увеличение концентрации лизина. В результате практически не наблюдалось повышения выхода лизина в расчете на зерно.

Констатируя вышесказанное, можно отметить, что, несмотря на огромные усилия, потраченные селекционерами и биотехнологами, сегодня в мире пока еще нет образцов ячменя, обладающих повы-

шенным содержанием лизина в зерне и достаточно высокой продуктивностью одновременно.

Альтернативный подход к решению задачи может заключаться не в увеличении содержания лизина в зерне, а в создании новых высокопродуктивных сортов либо без снижения содержания белка в зерне и, следовательно, с сохранением содержания лизина (и соответственно, без повышения содержания пролина и глютамина), либо с некоторым обеднением зерна белком. Последнее обстоятельство не снизит общий выход лизина с единицы посевной площади и приведет к обеднению зерна проламином, что сыграет позитивную роль в деле сохранения окружающей среды. Такой подход находится в русле глобального изменения климата в умеренном климатическом поясе, сопровождающегося ростом температуры, влажности и облачности, что не позволит полностью реализовать свой потенциал высокобелковым злакам и неминуемо снизит содержание белка в зерне этих форм.

Заметим, что, как правило, между величиной урожая зерновых злаков (ячменя, пшеницы), с одной стороны, и содержанием белка либо лизина в зерне, с другой стороны, отмечается отрицательная корреляция. Недавно показана существенная отрицательная связь между урожаем зерна и содержанием в нем белка у старых и новых сортов пшеницы. При этом старые сорта пшеницы (до 1950 года) имеют большее содержание белка, чем современные сорта. Самый высокий урожай зерна и выход белка с единицы площади найдены у современных интенсивных сортов с низким содержанием белка в зерне. Тем не менее следует подчеркнуть, что встречаются отдельные работы, свидетельствующие о возможности получения форм ячменя с положительным значением двух признаков: и урожайности, и качества зерна.

При решении задачи получения высокоурожайных образцов ячменя следует иметь в виду, что фотосинтетический продукционный процесс в основном обусловлен влиянием экстенсивных факторов, а не интенсивных. Другими словами, прослеживается зависимость величины урожая, главным образом от длительности периода формирования колоса и налива зерна, величины листовой поверхности и продолжительности ее функционирования. Поэтому к одному из важнейших признаков отбора целесообразно отнести величину озерненности колоса, которая связана с длительностью периода всходы–колошение.

Следует обратить пристальное внимание на селекцию голозерного ячменя. По данным Н.А. Сурина и Н.Е. Ляховой, такие образцы содержат больше белка в зерне, чем пленчатые формы, при этом концентрация лизина в белке у голозерного и пленчатого ячменя примерно равная. Одна из трудностей практического использования голозерного ячменя на сегодняшний день состоит в пониженной его урожайности по сравнению с пленчатыми формами. В чем заключается причина низкой зерновой продуктивности голозерных форм, пока не совсем ясно. Так что в дальнейшем целесообразно предпринять усилия в направлении решения этой научной задачи.

К основному запасному углеводу зерновки злаковых культур относится крахмал. Он откладывается в эндосперме в виде крахмальных зерен, размер, форма и строение которых у разных видов злаков различаются (что может служить характеристикой генотипа). Запасные полисахариды зерна синтезируются из углеводных продуктов, которые поступают из листьев, стеблей, колосковых чешуй. Важными качественными компонентами зерна являются липиды и витамины. Запасные липиды (жир, фитин, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин) накапливаются в зародыше и алейроновом слое. Липиды зерновых включают много ненасыщенных жирных кислот, в том числе линолевой, которая относится к незаменимым кислотам. В зерне содержатся следующие витамины: тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), пиридоксин (B_6), никотиновая кислота (РР), токоферол (Е), каротин (провитамин А) и др.

Следует подчеркнуть, что в зерновках одновременно идут два процесса – образование углеводов и азотистых веществ. Поскольку синтез белков энергоемкий процесс, то он требует высокой обеспеченности растений солнечной энергией. На образование углеводов расходуется больше воды, чем на синтез белков, поэтому в условиях дефицита воды биохимические процессы в зерне смещаются в сторону большего накопления белков.

Формирование качества семян масличных культур

Основными запасными веществами семян масличных растений являются жиры, содержание которых в семенах подсолнечника, льна, конопли, горчицы составляет 30–50 %. Кроме высокой калорийности, питательная ценность жиров определяется также содержанием в них полиненасыщенных (незаменимых) жирных кислот – линолевой и

линоленовой. В маслах содержание этих кислот достигает 40–80 % общего количества жирных кислот.

Для характеристики содержания в масле ненасыщенных жирных кислот используется йодное число – показатель, выражающий количество йода, которое связывается с 100 г жира. Для оценки пищевой пригодности масла используется кислотное число, которое показывает количество свободных жирных кислот в масле, образующихся в процессе его прогоркания.

Синтезируются жиры из углеводов, которые поступают в семена из листьев, стеблей и элементов соцветия. Качество масла изменяется в процессе созревания семян: усиливается синтез ненасыщенных кислот.

Основными белками семян масличных культур являются альбумины и глобулины. Это хорошо сбалансированные по аминокислотному составу белки, имеющие высокую питательную ценность. Общее количество белков в семенах составляет 15–30 %.

Во время созревания в семенах масличных растений происходят два конкурирующих процесса – образование белков из аминокислот, а также жиров из углеводов. При дефиците влаги синтез последних веществ ослабляется, в результате в семенах повышается концентрация белков. Как более энергоемкий процесс, синтез белков замедляется сильнее при меньшем поступлении световой энергии к растениям. При возделывании масличных растений в условиях повышенной влажности и умеренных температур в их семенах образуется больше полиненасыщенных жирных кислот.

Многие масличные растения во время формирования и налива семян интенсивно поглощают корнями фосфор и калий. При недостатке этих элементов снижается накопление жиров.

Формирование качества клубней картофеля

В сырых клубнях картофеля содержание крахмала чаще всего составляет 12–18 %. Полисахариды образуются в клубнях из углеводов, поступающих по флоэме из надземных органов, и откладываются в клетках запасающей паренхимы в виде крахмальных зерен. Большая их часть сосредоточена в камбиальном слое и внешней части сердцевины, значительно меньше их содержится во внутренних слоях сердцевины.

Картофель – важный источник аскорбиновой кислоты, содержание которой в зрелых клубнях составляет до 25 мг%, а в молодых может достигать 40 мг%.

При повышении влажности и снижении среднесуточных температур интенсивность образования крахмала в картофеле понижается, а концентрация сахаров увеличивается, падает также содержание сырого протеина и доля белковых веществ.

При выращивании картофеля в первой половине вегетации в целях усиления ростовых процессов необходимо обеспечивать высокий уровень как азотного, так и фосфорно-калийного питания, а в период клубнеобразования уровень азотного питания должен быть значительно снижен.

Формирование качества урожая овощных культур

Основными питательными веществами овощных растений являются сахара, органические кислоты, витамины. В процессе созревания овощей содержание в них легкоусвояемых углеводов возрастает, а количество клетчатки снижается.

В тканях большинства овощей накапливается значительное количество органических кислот, среди которых преобладают яблочная и лимонная.

Из витаминов в овощах содержится много аскорбиновой кислоты и провитамина А. У листовых овощей максимальное накопление витаминов наблюдается в ранние фазы их развития, а в дальнейшем содержание витаминов в вегетативной массе снижается. У овощных растений, у которых в качестве товарной продукции используются плоды (перец, томат), накопление сахаров и аскорбиновой кислоты увеличивается при усилении солнечной радиации.

Избыточное азотное питание является вредным, поскольку оно вызывает уменьшение накопления сахаров и витамина С и повышение концентрации нитратов.

4.2.2. Базовые термины и понятия

Аскорбиновая кислота – водорастворимое соединение, еще называемое витамином С, которое содержит шесть атомов углерода и ведет свое происхождение от глюкозы. Аскорбиновая кислота легко окисляется до дегидроаскорбиновой кислоты. Отдавая или присоеди-

няя водород, аскорбиновая кислота выступает в роли его переносчика в реакциях обмена веществ. Известны три типа образования аскорбиновой кислоты в растениях: 1) световой, т.е. зависимый от фотосинтеза тип образования в зеленых листьях; 2) независимый от света ее синтез в прорастающих семенах; 3) независимый от света так называемый травматический синтез аскорбиновой кислоты в пораненных органах растений. Большое количество аскорбиновой кислоты содержат многие овощи, фрукты и ягоды.

Альбумины – большая группа простых белков, которые способны растворяться в воде. Альбумины могут образовывать комплексы с различными липидами, углеводами, пигментами, катионами и анионами.

Аминокислоты незаменимые – аминокислоты, которые не способны синтезироваться в организме человека и высших животных. Наличие этих аминокислот в пищевой или кормовой продукции резко увеличивает ее качество (питательность). Особую ценность представляют незаменимые аминокислоты, содержащие повышенное количество азота – лизин, аргинин, триптофан. В селекции растений существует актуальное направление, заключающееся в создании высоколизиновых сортов злаков, в частности кукурузы.

Белки запасные – это основные белки семян. У зерновых культур они представлены проламинами, у масличных культур – в основном альбуминами и глобулинами. В частности, проламины зерновок ячменя подразделяются на четыре группы: γ-гордеины, B-гордеины, C-гордеины и D-гордеины, из которых наименее полноценными являются C-гордеины. Альбумины и глобулины масличных растений – хорошо сбалансированные по аминокислотному составу белки, имеющие высокую питательную ценность. Во время созревания в семенах масличных растений происходят два конкурирующих процесса – образование белков из аминокислот, а также жиров из углеводов.

Белки полноценные – белки, в составе которых присутствует достаточное количество всех незаменимых аминокислот, т. е. имеется сбалансированный аминокислотный состав. К таковым относятся белки сои, картофеля, моркови, свеклы, капусты и др. К полноценным близки белки некоторых бобовых культур. Среди растительных белков много неполноценных. Так, в белках злаков, как правило, содержится недостаточное количество лизина и триптофана, а в белках бобовых – метионина.

Биотин – водорастворимое соединение, витамин Н, ростовой фактор дрожжей и некоторых микроорганизмов. По химическому строению биотин представляет собой тиоленовое кольцо, к которому присоединена мочевина, а боковой цепью является валерьяновая кислота. Биотин принимает участие в реакциях обратимого карбоксилирования пировиноградной кислоты CH_3-CO-COOH, декарбоксилирования сукцинилкофермента А и др.

Биологический урожай – величина общей биомассы растений, как правило, сухого вещества, сформировавшаяся за вегетационный период на единице посевной площади (ц/га; кг/м^2). Средняя величина биологического урожая у сельскохозяйственных растений составляет около 40 ц/га. Величину биологического урожая определяет размер площади фотосинтезирующего аппарата, активность и продолжительность его работы, соотношение между процессами синтеза и расходования органического вещества.

Витамины – низкомолекулярные органические вещества различной химической природы, необходимые в очень малых количествах для существования любого живого организма. В соединении со специфическими белками они участвуют в составе ферментов химических реакций, протекающих в растениях. Витамины подразделяются на жирорастворимые (А, Е, К и др.) и растворимые в воде (С, B_1, B_6 и др.).

Гемицеллюлозы – большая группа гетерополисахаридов, еще называемых полуклетчаткой. Они нерастворимы в воде, но растворяются в щелочах. При кислотном гидролизе этих полимеров образуются различные моносахариды: манноза, глюкоза, ксилоза, арабиноза, галактоза, уроновые кислоты. Гемицеллюлозы подразделяются на три группы: маннаны, галактаны и ксиланы. Названия этих групп происходят от преобладающего моносахарида в составе молекулы полимера. Например, маннаны включают три части маннозы и по одной части галактозы и глюкозы. Молекулярная масса гемицеллюлоз составляет несколько десятков тысяч. В клетках гемицеллюлозы связываются с поверхностью целлюлозных микрофибрилл, и их сшивают в сеть. Кроме того, они предотвращают трение микрофибрилл целлюлозы друг об друга, так как действуют подобно смазке, по которой происходит скольжение целлюлозных волокон.

Гистидин – гетероциклическая протеиногенная аминокислота. Это соединение относится к незаменимым аминокислотам.

Гликозиды – вещества вторичного происхождения, соединения, получающиеся в результате реакции гликозидного (полуацетального) гидроксила сахарида с каким-либо химическим веществом. Последнее называется агликоном, так как оно обычно не является углеводом, а представляет собой спирт, кислоту, фенол и др. В зависимости от атома, с помощью которого агликон связывается с сахаром, гликозиды подразделяются на 4 группы: 1) O-гликозиды, в которых данная связь обеспечивается через атом кислорода (C-O-C); 2) S-гликозиды, связь агликона с сахаром осуществляется посредством атома серы (C-S-C); 3) N-гликозиды, где агликоны с сахаром связаны через азот (C-N-C); 4) C-гликозиды, в них агликон непосредственно связан с углеродным атомом сахара (C-C). К гликозидам относятся важнейшие соединения нуклеотиды. Кроме того, гликозидами являются антоцианы: пигменты цветков и плодов; ядовитые гликоалкалоиды и сапонины; некоторые лекарственные средства, например сердечные гликозиды; вещества, определяющие вкусовые качества пищевых продуктов, содержащиеся в горчице, горьком миндале, ванилине и др.

Гликопротеиды – сложные белки, имеющие в своем составе углеводы и их производные: глюкозу, маннозу, галактозу, глюкуроновую кислоту. К гликопротеидам относятся так называемые лектины – группа растительных белков, которые принимают участие в процессе распознавания патогенных грибов. Гликопротеиды входят в состав большинства клеточных мембран.

Глобулины – простые белки, которые не растворяются в воде, но растворимы в слабых водных растворах нейтральных солей, например 10 %-м растворе хлористого натрия. Молекулярная масса этих белков составляет 100–300 тысяч дальтон. Глобулины относятся к основным запасным белкам семян бобовых и масличных культур. В бобовых на их долю приходится 60–90 % всех белков, у масличных – примерно половина. В семенах гороха глобулины называются легуминами, фасоли – фазеолинами, семенах сои – глицининами.

Глутамин – протеиногенная диаминомонокарбоновая аминокислота, представляющая собой амид глутаминовой кислоты H_2N-CO-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH. Глютамин выступает источником аминогрупп в реакциях образования аминосахаров (например, глюкозамина).

Глутаминовая кислота – протеиногенная моноаминодикарбоновая аминокислота HOOC-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH. Глутаминовая

кислота является источником биосинтеза хлорофилла, участвует в механизме обезвреживания аммиака, образуя амид глютамин.

Глютелины – простые белки, растворимые в слабых растворах щелочей (0,2 % едкого натра). Они являются основными запасными белками семян злаков, где их содержится 25–40 %, а в семенах риса 70 %. В частности, белок глютенин, относящийся к глютелинам, составляет примерно половину белков клейковины пшеницы.

Жирные кислоты – органические, карбоновые кислоты, которые входят в состав молекул нейтральных жиров, фосфолипидов, различных органических эфиров. Они состоят из углеводородных цепочек (C_6–C_{22}) с концевой карбоксильной группой. В растениях в основном встречаются жирные кислоты с четным числом углеродных атомов и неразветвленной структурой. Три кислоты – линолевая, линоленовая и арахидоновая – являются незаменимыми, так как они не синтезируются в организме человека и высших животных.

Жиры нейтральные – химические вещества, принадлежащие к классу липидов, являющиеся сложными эфирами трехатомного спирта глицерина и высших карбоновых кислот (триглицериды). От степени насыщенности жирных кислот зависит консистенция жира: чем больше уровень их ненасыщенности, тем более жидким при нормальных условиях является жир (масло). Большинство растительных масел представлено смесью разнокислотных триглицеридов. В оливковом масле содержится 80 % однокислотных триглицеридов, в которых с гидроксильными группами глицерина связана олеиновая кислота. Жиры отличаются высокой калорийностью, что определяет их основную функцию выступать в качестве эффективных запасных веществ в растениях. При химическом распаде жиров выделяется почти вдвое больше энергии, чем при распаде углеводов или белков.

Инулин – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, полисахарид, в состав молекулы которого в качестве мономеров входят остатки фруктозы. Молекулярная масса инулина выражается несколькими тысячами. Инулин представляет собой запасной полисахарид, который содержится в клубнях, корневищах растений из семейства сложноцветных.

Йодное число жира – количество граммов йода, которое химически связывается 100 граммами жира. Оно характеризует содержание ненасыщенных жирных кислот в растительном масле. По величине йодного числа масла подразделяют на невысыхающие, полувысыхающие и высыхающие. Для первых характерно значение йодного

числа до 85. Полувысыхающие масла имеют этот показатель в пределах величин от 85 до 130. К ним относятся, например, большинство пищевых масел: оливковое, хлопковое, рапсовое, горчичное. Растительные масла, для которых значение йодного числа превышает 130, классифицируются как высыхающие (льняное, конопляное, перилловое и др.). Эти масла с высоким йодным числом используются в лакокрасочной промышленности.

Камеди (гумми) – гетерополисахариды, образующие вязкие коллоидные растворы. При гидролизе камедей образуются манноза, ксилоза, глюкоза, галактоза, арабиноза, уроновые кислоты. Состав разных камедей существенно различается. Как правило, камеди, выделяются на ветвях и стволах деревьев при их повреждении. Это весьма характерно, например, для ряда плодовых культур – вишни, абрикоса, сливы.

Кислотное число жира – количество миллиграммов едкого кали КОН, необходимое для нейтрализации свободных жирных кислот, которые содержатся в 1 грамме жира. Высокое кислотное число является показателем низкого качества пищевого масла, так как свободные жирные кислоты придают ему неприятный вкус. Обычно при хранении масел содержание свободных жирных кислот повышается. Большое количество свободных жирных кислот присутствует в масле, полученном из недозрелых семян.

Кутин – полимер, жироподобное вещество, в состав которого входят насыщенные и мононенасыщенные жирные гидроксикислоты (C_{16}–C_{18}). Гидроксильные группы одной молекулы соединяются с карбоксильными группами другой эфирными связями. В результате получается трехмерная структура кутина. Это очень стойкое к воздействию физических и химических факторов химическое соединение. Пропитывая стенки покровных тканей растений, кутин придает им защитные свойства. Например, это вещество входит в состав кутикулы листа.

Лигнин – сложное химическое соединение, являющееся трехмерным полимером конiферилового, синапового и других спиртов. Он представляет собой аморфное вещество, нерастворимое в воде, органических растворителях и концентрированной кислоте, устойчивое к воздействию микроорганизмов. Лигнин способен соединяться эфирными или гликозидными связями с пектиновыми веществами клеточной стенки. Включение лигнина в состав матрикса клеточной стенки приводит к ее одревеснению, повышению прочности и

уменьшению растяжимости. При этом нарушается связь между клетками, что сопровождается отмиранием протопласта. Процесс лигнификации – это завершающий этап жизненного цикла растительной клетки. Химическим предшественником в биосинтезе лигнина является шикимовая кислота.

Лизин – протеиногенная диаминомонокарбоновая аминокислота NH_2-CH_2-$(CH_2)_3$-$CH(NH_2)$-COOH. Лизин относится к незаменимым аминокислотам.

Линолевая кислота – полиненасыщенная жирная карбоновая кислота, имеющая в составе молекулы изолированные двойные связи CH_3-CH_2-CH=CH-CH_2-CH=CH-CH_2-CH=$CH(CH_2)_7$-COOH. Это соединение относится к незаменимым жирным кислотам.

Лихенин – химическое вещество, относящееся к классу углеводов, запасной полисахарид, образующийся в лишайниках. Молекула этого полимера состоит из остатков глюкозы, соединенных между собой 1–4- и 1–3-связями. Молекулярная масса лихенина равна приблизительно одному миллиону.

Метионин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота, содержащая атом серы: CH_3-S-$CH_2(CH_3)$-$CH(NH_2)$-COOH. Это химическое соединение относится к группе незаменимых аминокислот.

Насыщенность жирных кислот – степень заполнения химических связей в углеводородной цепочке атомами водорода. Жирные кислоты делятся на насыщенные и ненасыщенные. К важнейшим насыщенным жирным кислотам, входящим в состав растительных жиров (масел), относятся следующие: капроновая (C_6), каприловая (C_8), каприновая (C_{10}), лауриновая (C_{12}), миристиновая (C_{14}), пальмитиновая (C_{16}), стеариновая (C_{18}), арахиновая (C_{20}), бегеновая (C_{22}). Ненасыщенные жирные кислоты имеют одну или несколько двойных связей. Так, в ряду кислот олеиновая $C_{18}H_{34}O_2$, линолевая $C_{18}H_{32}O_2$, линоленовая $C_{18}H_{30}O_2$ степень насыщения связей водородом постепенно снижается. Степень насыщенности жирных кислот играет большую роль в структурном состоянии (свойствах) биологических мембран, а также влияет на физические свойства жиров (их температуру затвердевания).

Пектиновые вещества – пектиновая кислота, полимер галактуроновой кислоты, остатки которой соединены между собой 1–4-связями. Полигалактуроновые цепи содержат много карбоксильных групп, которые могут соединять через двухвалентные ионы эти

цепи между собой, образуя прочную структуру. В растениях пектиновые вещества обычно содержатся в свободном состоянии или в форме сложных эфиров и солей (чаще всего это пектаты кальция, магния). Пектиновые вещества являются компонентами матрикса клеточной стенки, они придают ему гидрофильные свойства. Пектины также являются межклеточным веществом, образуют срединную пластинку, которая склеивает стенки соседних клеток.

Пиридоксаль – альдегидное производное пиридоксина, витамин B_6. В виде фосфорного эфира это соединение входит в состав ряда ферментов, катализирующих реакции переаминирования и декарбоксилирования аминокислот.

Проламины – группа простых белков, растворимых в 70 %-м этиловом спирте. Эти химические соединения являются в основном запасными белками семян злаков. К проламинам относятся специфические белки: гордеин ячменя, зеин кукурузы, глиадин пшеницы. Последний составляет значительную часть (около половины) белков клейковины.

Пролин – протеиногенная аминокислота (иминокислота). Пролин накапливается в растениях при наступлении неблагоприятных условий (проявление неспецифической реакции растительного организма на стресс).

Ретинол (витамин А) – жирорастворимый витамин, молекула которого состоит из β-иононового ядра и боковой изопреновой цепи. Провитамином (предшественником) ретинола является пигмент каротин. Ретинол в большом количестве содержится в корнеплодах моркови.

Рибофлавин (витамин B_2) – водорастворимый витамин, биологическая активность которого определяется окислительно-восстановительными свойствами. Рибофлавин, присоединяя два атома водорода, обратимо восстанавливается, переходя в лейкосоединение. Витамин B_2 входит в состав флавиновых дегидрогеназ ФАД.

Слизи – гетерополисахариды, образующие вязкие коллоидные растворы. При гидролизе эти вещества образуют маннозу, ксилозу, глюкозу, галактозу, арабинозу, уроновые кислоты. Химический состав молекул разных слизей существенно различается. Эти полимерные соединения содержатся в большом количестве в семенах льна, ржи, люпина и др.

Сорбит – шестиатомный спирт $CH_2OH\text{-}(CHOH)_4\text{-}CH_2OH$, образующийся в растениях при восстановлении альдо- или кетогруппы

моносахаридов – соответственно молекул глюкозы или фруктозы. Он достаточно широко распространен в растениях, содержится в больших количествах в плодах, фруктах и ягодах (яблоки, груши, абрикосы, персики, сливы, вишни). Особенно много этого спирта в плодах рябины – до 7 %.

Тиамин (витамин B_1) – водорастворимый витамин. Наряду с аминогруппой это соединение содержит атом серы, поэтому оно получило название тиамин. По химической структуре тиамин представляет собой два соединенных кольца – пиридиновое и тиазоловое. Фосфорный эфир тиамина входит в структуру некоторых ферментов. В этом качестве тиаминдифосфат, например, в составе фермента транскетолазы, участвует в переносе гликоальдегидного радикала от кетосахаров на альдосахара. Тиамин в большом количестве содержится в семенах злаков.

Треонин – протеиногенная моноаминомонокарбоновая аминокислота CH_3-CHOH-CH(NH_2)-COOH. Треонин является незаменимой аминокислотой.

Триптофан – протеиногенная гетероциклическая аминокислота. Триптофан является незаменимой аминокислотой.

Фруктозаны – полимерные соединения, которые состоят из остатков фруктозы. Представителями фруктозанов являются запасные полисахариды инулин (находится в клубнях, корневищах) и леваны (содержатся в созревающих семенах зерновых злаков).

4.2.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Определение дубильных веществ в растениях [6, с. 36–37]

Дубильные вещества – это полимерные фенольные соединения. Характерной цветной реакцией на дубильные вещества является почернение их при обработке слабым раствором хлорного железа.

Цель работы. Анализ растительного материала на наличие дубильных веществ.

Ход работы

В пробирку налить 0,5–1 мл настоя чая или коры дуба. Добавить 1–2 капли раствора хлорного железа. Появление черной окраски раствора указывает на наличие дубильных веществ.

Работа № 2. Определение кислотного числа масла [6, с. 32–33]

Кислотным числом называют количество миллиграммов едкого кали, необходимое для нейтрализации свободных жирных кислот, содержащихся в одном грамме исследуемого масла. Кислотное число показывает количество свободных жирных кислот в масле, образующихся в процессе его прогоркания. При значениях кислотного числа свыше 2,2 мг KOH на 1 г жира пищевые свойства масла ухудшаются, и оно подлежит дополнительной обработке. По изменению кислотного числа также оценивают степень зрелости семян масличных культур.

Цель работы. Определить кислотное число масла.

Ход работы

В колбу отвесить 5 г масла, прибавить 30 мл смеси спирта с эфиром (1:2) и растворить масло. Затем добавить 5 капель фенолфталеина и титровать 0,1 н. раствором KOH до появления розовой окраски. Одновременно провести контрольное титрование смеси спирта с эфиром (30 мл смеси + 5 капель фенолфталеина). Вычислить кислотное число по формуле

$$X = \frac{56{,}11 \cdot T(a-b)}{H},$$

где X – кислотное число, мг;

H – навеска масла, г;

T – поправка к титру KOH;

a – количество 0,1 н. KOH, пошедшее на титрование пробы;

b – количество KOH, пошедшее на контрольное титрование;

56,11 – молекулярная масса KOH.

Работа № 3. Определение числа омыления масла [6, с. 34–35]

Числом омыления называется количество миллиграммов едкого кали, необходимое для нейтрализации всех свободных и связанных кислот, содержащихся в 1 г жира. Этот показатель характеризует среднюю величину молекулярного веса кислот, входящих в состав жира.

Метод основан на том, что при кипячении жира с избытком щелочи происходит его гидролиз на глицерин и жирные кислоты. Осво-

бодившиеся жирные кислоты и свободные жирные кислоты, содержащиеся в масле, реагируют с едким кали (омыление). Избыток щелочи, которая не прореагировала с жирными кислотами, оттитровывается соляной кислотой. По количеству щелочи, затраченной на связывание всех жирных кислот, рассчитывают число омыления.

Цель работы. Рассчитать число омыления масла.

Ход работы

В сухую коническую колбу на аналитических весах отвесить 2 г масла. Из бюретки прилить точно 25 мл 0,5 н. спиртового раствора KOH. Колбу накрыть воронкой и кипятить на водяной бане в течение 1 ч. Омыление считается законченным, когда жидкость в колбе станет прозрачной.

Параллельно провести контрольное определение. Для этого во вторую колбу вместо жира налить 2 г воды, добавить 25 мл 0,5 н. KOH и кипятить на бане. По окончании омыления в колбу добавить 3–5 капель 1 %-го фенолфталеина и титровать 0,5 н. раствором HCl до изменения окраски. Одновременно оттитровать контроль.

Вычислить число омыления по формуле

$$\text{У} = \frac{T_1 \cdot 28{,}055 \cdot T_2 (a-b)}{H},$$

где У – число омыления, мг;

H – навеска масла;

T_1 – поправка к титру HCl;

28,055 – половина молекулярного веса KOH;

T_2 – поправка к титру KOH;

a – количество 0,5 н. HCl, пошедшее на титрование контроля;

b – количество HCl, пошедшее на титрование пробы масла.

Работа № 4. Количественное определение аскорбиновой кислоты [6, с. 38–39]

Аскорбиновая кислота (витамин С) широко распространена как в растительных, так и в животных организмах. Важная роль аскорбиновой кислоты в окислительно-восстановительных процессах, происходящих в живой клетке, связана с тем, что этот витамин существует в двух формах – собственно аскорбиновой кислоты и легко образую-

щейся из нее при окислении дегидроаскорбиновой кислоты, которая при восстановлении снова дает аскорбиновую кислоту.

Метод определения аскорбиновой кислоты основан на ее способности в кислой среде восстанавливать индикатор – 2,6-дихлорфенолиндофенол, краску синего цвета до лейкосоединения. Сама же она при этом окисляется в дегидроаскорбиновую кислоту.

Цель работы. Определить содержание аскорбиновой кислоты в растительном материале.

Ход работы

Приготовление вытяжки. Навеску растительного материала (5–10 г) перенести в ступку и сразу же залить 10 мл 1 %-го раствора соляной кислоты, быстро растереть (не дольше 10 мин) и добавить к растертой массе еще 10 мл того же раствора HCl. При растирании можно употребить чистый кварцевый песок.

Полученную массу при помощи стеклянной палочки слить через воронку в мерную колбу на 100 мл. Ступку ополоснуть 1 %-м раствором щавелевой кислоты и довести этим раствором содержимое колбы до метки, предварительно хорошо перемешав встряхиванием. Через 5 мин отфильтровать через бумажный фильтр. Соляная кислота извлекает из растительной ткани как свободную, так и связанную аскорбиновую кислоту.

Титрование. Взять в две колбочки на 100 мл по 10 мл фильтрата и титровать из микробюретки 0,001 н. раствором краски до появления ясно-розового окрашивания, не исчезающего в течение 30 с.

Параллельно определяют наличие редуцирующей способности применяемых реактивов для экстракции – смеси 20 мл 1 %-го раствора HCl и 80 мл 1 %-й щавелевой кислоты. Для этого две порции смеси по 10 мл титруют той же краской до ясно-розового окрашивания. Эту поправку вычитают из данных титрования опытных образцов. Поправка будет постоянной для данных образцов кислот и данного титра краски.

Вычислить содержание аскорбиновой кислоты (в % на сырую навеску) по формуле

$$Z = \frac{100 \cdot T \cdot (a - b)}{H},$$

где Z – содержание аскорбиновой кислоты, % на сырую навеску;

H – навеска исходного материала в расчете на 10 мл вытяжки для титрования;

T – титр краски по аскорбиновой кислоте;

a – количество миллилитров краски, пошедшее на титрование вытяжки;

b – количество миллилитров краски, пошедшее на титрование смеси кислот: 1 %-й соляной и 1 %-й щавелевой.

Полученные результаты заносят в таблицу.

4.2.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Семена зерновых культур при высокой температуре воздуха и недостатке влаги в почве будут накапливать:

1) крахмал;
2) белки;
3) растворимые сахара;
4) воду;
5) гемицеллюлозы.

2. Применение калийных и фосфорных удобрений в репродуктивный период у масличных культур приведет:

1) к накоплению воды в семенах;
2) повышению масла в семенах;
3) накоплению углеводов в семенах;
4) снижению белка в семенах;
5) снижению масла в семенах.

3. Применение минеральных азотных удобрений в репродуктивный период у масличных культур приведет:

1) к накоплению белка в семенах;
2) повышению масла в семенах;
3) накоплению углеводов в семенах;
4) снижению белка в семенах;
5) снижению масла в семенах.

4. При хранении картофеля в условиях низких положительных температур (0–2^{o}C) вкус клубней становится сладким:

1) вследствие увеличения синтеза витаминов;
2) усиления распада целлюлозы;

3) падения синтеза сахарозы в меньшей степени, чем снижение образования крахмала;

4) усиления синтеза фитогормонов;

5) снижения фотосинтеза.

5. Содержание эфирных масел в листьях растений укропа снижается при их выращивании в теплице под стеклом по причине:

1) повышенной влажности воздуха;
2) возрастания концентрации углекислоты;
3) обильного полива растений;
4) отсутствия длинноволновых УФ-лучей в спектре;
5) избытка азотных удобрений.

6. Внесение азотных удобрений под овощные культуры в конце вегетации приведет:

1) к уменьшению концентрации сахаров;
2) увеличению концентрации крахмала;
3) снижению содержания нитратов;
4) повышению содержания нитратов;
5) повышению содержания сахаров.

7. Верно ли утверждение о том, что в фазу образования клубней у картофеля следует применять азотные, а не калийные удобрения?

1) Да.
2) Нет.

8. При хранении картофеля в условиях теплого помещения клубни сморщиваются по причине того, что в нем:

1) осуществляется интенсивный процесс дыхания;
2) идет процесс фотосинтеза;
3) образуются ядовитые вещества;
4) синтезируются фитогормоны;
5) происходит интенсивное накопление органического вещества.

9. При продвижении культуры пшеницы с запада на восток содержание:

1) белка в ее семенах повышается;
2) белка в ее семенах снижается;
3) крахмала в ее семенах повышается;
4) белка и крахмала в ее семенах снижается;
5) белка и крахмала в ее семенах остается без изменений.

10. Биохимические превращения, которые происходят во время послеуборочного дозревания в семенах хлебных злаков, заключаются:

1) в окислении органических кислот и образовании зародыша;

2) перестройке пластических веществ и подготовке их к состоянию, в котором зародыш может питаться ими в процессе прорастания;

3) достижении оптимального соотношения элементов минерального питания;

4) разрушении фенольных веществ и формировании зародыша;

5) синтезе фенольных веществ и формировании зародыша.

11. Биохимическая суть изменений, происходящих во время послеуборочного дозревания плодовых культур, заключается:

1)в образовании липидов;

2)синтезе сахаров;

3)образовании белков;

4)синтезе нуклеиновых кислот;

5)синтезе целлюлозы.

12. Содержание белков (% сухой массы) в семенах пшеницы составляет примерно:

1) менее 10;

2) 10–12;

3) 15–20;

4) 20–25;

5) 25–30.

13. Содержание белков (% сухой массы) в семенах ячменя составляет примерно:

1) менее 5;

2) 10–12;

3) 16–20;

4) 20–25;

5) 25–30.

14. Содержание белков (% сухой массы) в семенах гороха составляет примерно:

1) менее 10;

2) 10–15;

3) 20–25;

4) 30–35;

5) 35–40.

15. Содержание жиров (% сухой массы) в семенах подсолнечника составляет примерно:

1) 15–20;
2) 30–35;
3) 45–50;
4) 60–65;
5) 20–30.

16. При продвижении культуры пшеницы с юга на север содержание:

1) белка в ее семенах повышается;
2) белка в ее семенах снижается;
3) крахмала в ее семенах повышается;
4) крахмала в ее семенах снижается;
5) белка и крахмала в ее семенах остается без изменений.

17. Содержание крахмала (% сухой массы) в семенах пшеницы составляет примерно:

1) менее 30;
2) 30–40;
3) 40–50
4) 70–80;
5) 90–95.

18. Растение умеренной зоны, в семенах которого содержится максимальное среди сельскохозяйственных культур количество белка:

1) фасоль;
2) пшеница;
3) соя;
4) кукуруза;
5) бобы.

19. Источником витаминов группы В для человека является:

1) зерно пшеницы;
2) клубни картофеля;
3) плоды яблони;
4) корнеплоды редиса;
5) плоды огурца.

20. В сырых клубнях картофеля содержание крахмала составляет %:

1) 3–6;
2) 12–18;
3) 45–55;

4) 65–80;
5) свыше 90.

Контрольные вопросы

1. Какие физиологические и биохимические процессы протекают при прорастании семян?
2. Какие основные процессы происходят в семенах злаковых культур при их созревании?
3. Как изменяется качество урожая зерновых культур в зависимости от температуры?
4. Как изменяется качество урожая зерновых культур в зависимости от уровня облученности?
5. Как влияют условия выращивания растений на накопление и качественный состав жира в семенах?
6. Какими агроприемами можно снизить содержание нитратов в растительной продукции?
7. Когда накопление сахаров в овощах будет выше, при выращивании их на южном склоне или на северном?
8. Каким образом возможно ускорить или затормозить процесс созревания плодов?
9. Каковы особенности формирования качества урожая картофеля?
10. Какие фракции белка зерновых культур (альбумины или проламины) имеют более сбалансированный состав и повышенную питательную ценность?

4.2.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.
2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.
3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.
4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьев [и др.]. – М.: Колос, 2003. – 288 с.

6. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. Ч. 2 / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 72 с.

Дополнительная:

7. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.

8. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

9. Полевой, В.В. Практикум по росту и устойчивости растений / В.В. Полевой. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 212 с.

10. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.

11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 231 с.

12. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

Модульная единица 4.3. Приспособление растений к стрессорам

4.3.1 Ответные реакции растений к действию стрессоров

Понятие о стрессе и адаптации

При возделывании сельскохозяйственных растений в зоне рискованного земледелия обычно реализуется лишь около одной четверти их генетического потенциала. Это является следствием того, что подавляющее большинство культур вынуждено время от времени или даже постоянно существовать в стрессовых ситуациях. Наиболее значительным по площади распространения и эффекту воздействия на растения экстремальным фактором в период вегетации как в Восточной Сибири, так и в целом в России, является засуха. На меньших территориях, но достаточно ощутимо проявляют свое негативное влияние на культурные посевы такие абиотические стрессоры, как

избыточное засоление, пониженные температуры, повышенная кислотность почвы.

Уровень продуктивности растений – генетически закрепленный признак. Этот признак свидетельствует лишь о потенциальной возможности культур сформировать урожай. Реальная продуктивность растений любого сорта практически всегда определяется сочетанием почвенно-погодных условий и уровнем устойчивости этого сорта к отклонениям внешних факторов от оптимальных значений для роста и развития растений. В зависимости от складывающейся конкретной ситуации потенциал урожайности сорта может быть реализован в широких пределах – от 0 до 100 %. Важно отметить, что разные сорта, оказавшись в одних и тех же экстремальных условиях, могут снижать свою максимально возможную продуктивность в различной степени. Иначе говоря, они обладают разным уровнем устойчивости к действию стрессоров.

В ответ на действие неблагоприятных внешних факторов у растений происходит ряд изменений, направленных на поддержание жизнедеятельности организма за счет мобилизации ресурсов и формирования механизмов защиты. Такой комплекс реакций называется стрессом. Стресс, по Г. Селье, включает три фазы: тревоги, адаптации и истощения.

Во время фазы тревоги происходят, как правило, неспецифические реакции, первичные нарушения метаболизма – изменения процессов клеточного обмена веществ, обусловленные непосредственным влиянием стрессора на клетку. Они имеют отношение к составу и структурной целостности биологических мембран, структурному состоянию ядерной ДНК, активности ферментных систем, гормональному статусу и др. После этого отмечаются вторичные отклонения в метаболизме – торможение синтеза белка, ингибирование процессов деления и растяжения клеток и др.

Во вторую фазу стресса – фазу адаптации – идет процесс приспособления растений к изменившимся условиям среды на базе формирования комплекса ответных реакций организма, его защитных механизмов, которые обеспечивают возможность выживания растений (поддержания гомеостаза) при воздействии неблагоприятных экологических факторов. При пассивной адаптации происходит избежание негативного влияния стрессора, «уход» от его повреждающего воздействия. Это, например, переход растений в состояние покоя или ускорение темпов роста корневой системы, или изоляция

токсичных соединений в стареющих органах. При активной (физиологической) адаптации идет процесс приспособления растений к действию стресс-факторов за счет формирования в онтогенезе разнообразных защитных физиолого-биохимических механизмов.

В зависимости от длительности периода, предоставляемого растению для возможного ответа, различают три основные стратегии адаптации: генетические, фенотипические и срочные. 1. Генетические (эволюционные) адаптации возникают в ходе филогенеза на основе мутаций и отбора, происходят на уровне популяции организмов. 2. Фенотипические (онтогенетические) адаптации – инициируемые стрессором защитные механизмы, формирование которых генетически детерминировано и в основе которых лежит изменение дифференциальной экспрессии генов. 3. В основе срочных адаптаций лежит образование так называемых шоковых защитных систем (теплового и холодового шока, водного дефицита), которые обеспечивают кратковременное выживание при воздействии стрессора, например синтез стрессовых белков и гормонов (абсцизовой и жасмоновой кислот, этилена).

В результате адаптации к стрессору происходят восстановительные процессы (репарация): обновление поврежденных клеточных структур, нормализация различных физиологических функций до оптимального (или исходного) уровня и т.д.

Исследованиями Г.В. Удовенко доказана общность направленности адаптации растительных организмов к разнотипным стрессорам. Эта неспецифичность стрессовой реакции растений наглядно подтверждается характером ее ответа на воздействие целого ряда стрессоров. Так, при засухе и засолении одним из экстремальных факторов является резкое понижение величины водного потенциала в почвенном растворе. В результате приспособления растений к этим стрессорам в их тканях тоже снижается водный потенциал. Правда, в условиях засухи это происходит благодаря повышению в клетках концентрации органических соединений, а при засолении – за счет аккумуляции ионов минеральных солей из внешней среды.

Способность организмов к адаптации является самой яркой и наиболее характерной чертой жизни, существующей на нашей планете. Адаптация – это совокупность ответных реакций растительного организма (морфологических, физиологических, химических), которые обеспечивают возможность его выживания при воздействии

неблагоприятных экологических факторов. Приспособление отдельных растений к условиям внешней среды происходит за счет физиологических механизмов (физиологическая адаптация), у популяции организмов (сорта, вида) оно обеспечивается благодаря иным механизмам, а именно: генетической изменчивости, наследственности и отбору (генетическая адаптация).

Возможности любого растения не безграничны. Поэтому каждое растение способно к адаптации лишь в пределах, которые обусловлены его генотипом. Очевидно, что при малых изменениях значений экологических факторов будут происходить незначительные сдвиги скоростей обменных процессов. Как правило, это связано с реализацией потенциальных возможностей ферментных систем и клеточных структур. При существенном возрастании уровня внешней нагрузки на организм у растений вводятся дополнительные резервы, меняются соотношения метаболических процессов, вплоть до перестройки путей синтеза ряда биологических молекул.

Однако не все растения это могут сделать одинаково эффективно. Те формы, которые обладают повышенной способностью изменять свой метаболизм в соответствии с окружающей средой, имеют лучшую возможность приспособления. Это свойство – эффективно подстраиваться к изменяющимся внешним факторам – отличает устойчивые сорта сельскохозяйственных культур. Устойчивые растения отличаются от неустойчивых большей широтой так называемой нормы реакции – количественного выражения степени соответствия внешних условий возможностям генотипа. Это понятие, определяемое по заданному признаку (свойству, функции), используется при сравнении ответных приспособительных реакций различных генотипов.

Чем меньше амплитуда отклонения основных функций организма от исходного состояния и чем быстрее они после снятия данного внешнего стрессового воздействия возвращаются назад, тем выше устойчивость растения к этому фактору. Если отклонение от нормы велико, то более устойчивым можно считать такое растение (сорт, гибрид), которое быстрее вернется к исходному состоянию. Следовательно, устойчивость растения формально может характеризоваться: 1) амплитудой отклонения функции от оптимального уровня; 2) временем ее возвращения к исходному состоянию; 3) пределами колебаний факторов внешней среды, которые для нее переносимы.

В результате произошедшей адаптации (фитогенетической и онтогенетической) растения сумели повысить свою устойчивость к различным неблагоприятным факторам окружающей среды.

Механизмы устойчивости растений к стрессорам

Устойчивость подразделяется: 1) на биологическую, показывающую предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще способны образовывать жизнеспособные семена, и 2) агрономическую, характеризующуюся степенью снижения хозяйственного урожая растений под влиянием неблагоприятного экологического фактора. К общим системам устойчивости относятся три типа универсальных механизмов: 1) индуцируемая стрессорами активация разных групп генов и синтез кодируемых ими специфических белков с защитными свойствами; 2) понижение внутриклеточного водного потенциала за счет синтеза совместимых осмолитов с протекторными свойствами; 3) работа антиоксидантных систем, снижающих уровень агрессивных радикалов и гасящих активные формы кислорода.

Каким образом растения «узнают» о наступлении неблагоприятного для них периода, о том, что надо отражать атаку выступившего против них стрессора? Другими словами, каким образом происходит восприятие и передача стрессового сигнала в клетку? По Т.В. Чирковой (2002), последовательность событий при этом выглядит следующим образом. Рецептор, локализованный на плазматической мембране, принимает сигнал и передает его через систему интермедиатов-трансдукторов сигнала. Протеинкиназы и фосфатазы или сами фосфорилируют транскрипционные факторы в ядре, или фосфорилированные ими белки, проникая в ядро, взаимодействуют с факторами транскрипции. Все это приводит к активированию так называемого стресс-индуцируемого гена и, как следствие, к синтезу мРНК и стрессовых белков (к примеру, при засухе – белка осмотина), способствующих повышению устойчивости растений.

Первичные ответные неспецифические реакции включаются лавинообразно, в виде каскада событий, которые регистрируются в виде интегральных физиологических процессов: проницаемости мембран, клеточной энергетики, соотношения реакций синтеза и распада. Под влиянием стрессора ослабляются связи в липопротеиновых, фосфолипидных, пигмент-белково-липидных комплексах. Разделенные компоненты таких комплексов легче подвергаются разным деструктивным изменениям. Белковые молекулы претерпевают главным об-

разом конформационные, а липиды – окислительные изменения. Итогом этих процессов является образование перекисей и свободных радикалов. В результате изменения молекулярного состава компонентов мембран увеличивается их проницаемость. Это приводит к обратимому выходу ионов калия из клетки и входу в цитоплазму ионов кальция из клеточной стенки, вакуоли, ЭПР. Происходит деполяризация клеточных мембран. Все это в итоге ведет к снижению величины pH цитоплазмы, что способствует повышению активности ряда гидролитических ферментов и усилению процессов распада полимеров.

Параллельно распаду и торможению синтеза важнейших биологических соединений в первую фазу стресса происходит экспрессия репрессированных генов и запускается синтез ряда стрессовых белков. Кроме того, возрастает интенсивность образования стрессовых гормонов и ингибиторов роста – абсцизовой и жасмоновой кислот, этилена; падает содержание ростовых гормонов-стимуляторов – ауксина, цитокинина, гиббереллинов.

В целом в этот период преобладают процессы катаболизма, в клетках происходит накопление продуктов распада. Появляющиеся в результате моно- и олигосахариды, аминокислоты, прежде всего пролин, бетаин, как гидрофильные соединения активно связывают воду. К примеру, пролин взаимодействует с поверхностными гидрофильными остатками белков и увеличивает их растворимость, защищая от денатурации. Эти процессы весьма важны для поддержания оводненности клетки в условиях произошедшего повышения проницаемости мембран, что повышает жизнеспособность растений в условиях засухи, жары, засоления. Отметим, что продукты распада полимеров могут выступать в качестве субстратов для синтеза стрессовых белков, фитогормонов, а также служить субстратами для дыхания.

Обратимая денатурация белков, окисление липидов и конформационные перестройки структуры мембран неизбежно сопровождаются разобщением дыхания и фосфорилирования, снижением количества АТФ, нарушениями энергетического обмена клетки. Долго ли будут преобладать такие деструктивные процессы в клетке? Это определяется степенью истощения запаса антиоксидантов, уровнем окислительного разрушения фосфолипидов, гидролизом полимеров и самоотравлением клетки продуктами распада.

Мембраны устойчивых растений меньше повреждаются при действии стрессоров, так как системы регуляции проницаемости и

поддержания гомеостаза работают у них эффективнее, чем у неустойчивых форм. Поэтому для устойчивых растений в условиях стрессора характерна повышенная стойкость мембран и сохранение целостности их структуры. Последнее определяется прочностью связи между компонентами в биокомплексах. При этом являются важными пространственная структура молекул белка и особенности качественного и количественного состава молекул липидов. Так, увеличение концентрации или поддержание на исходном уровне ненасыщенных жирных кислот в мембранах при различных стрессовых воздействиях способствует повышению их стойкости. Дело в том, что они по сравнению с насыщенными кислотами обладают более рыхлой упаковкой в бислое и в области контакта фосфолипидов с белками. Это придает мембране большую пластичность, текучесть, гибкость. Такие экспериментальные данные получены для растений, устойчивых к засухе, высокой и низкой температурам и другим стрессорам.

Г.В. Удовенко, проанализировав на клеточном уровне динамику изменения физиологических параметров под влиянием стрессоров, выделил первичные нарушения, обусловленные непосредственным действием стрессора на клетку; вторичные отклонения, вызванные первичными нарушениями метаболических функций и результирующие изменения ряда интегральных параметров в организме. К первичным нарушениям относятся изменения в процессах осморегуляции цитоплазмы, биоэнергетических процессах, составе и структурной целостности мембран и структурном состоянии ядерной ДНК. В эту же группу первичных нарушений включаются изменения активности ферментных систем и гормонального статуса.

Большинство физиологических изменений в клетках организма в стрессовых ситуациях относится к вторичным отклонениям. Они являются результатом не прямого действия стрессового фактора на ту или иную функцию, а следствием указанных выше первичных повреждений, которые метаболическим путем переданы на остальные звенья. Наиболее важное значение в ответной реакции растений на стрессоры среди вторичных отклонений придается торможению синтеза белковых молекул и других конституционных (структурных) химических веществ, а также подавлению процессов деления и растяжения клеток.

Первичные нарушения и вторичные отклонения, рассматриваемые в комплексе, выражаются как интегральные изменения ряда физиологических функций растительного организма. К последним, на-

пример, относятся темпы прироста общей биомассы, интенсивность поглощения и вовлечения в обменные процессы минеральных элементов питания, скорость постоянного обновления внутриклеточных структур и другие процессы.

Так как конформация белка зависит от его первичной структуры, т.е. последовательности определенных аминокислот, очевидно, что устойчивость белково-липоидных комплексов клеточных мембран и их способность сохранять избирательную проницаемость при действии стрессоров определяются генотипом. Это дает основание для проведения направленной селекции растений на устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам по показателям, характеризующим степень целостности мембран. Проницаемость мембран можно оценить с помощью разработанных экспресс-методов по выходу из клетки электролитов, прижизненному окрашиванию цитоплазмы, характеру биоэлектрической реакции клетки на внешнее воздействие.

Рассмотренные выше изменения происходят во время первой фазы триады Г. Селье (фазы тревоги). Далее включаются главные механизмы приспособительных реакций, у растений наступает вторая фаза стресса – фаза адаптации. Она характеризуется снижением активности гидролитических и катаболических путей обмена веществ и интенсификацией процессов синтеза белка и нуклеиновых кислот. При этом важнейшим условием прохождения адаптации растений к стрессорам является ослабление гидролитических и катаболических процессов до уровня, соответствующего пониженной интенсивности синтетических реакций.

Длительность второй фазы стресса (адаптации) составляет значительный отрезок времени, не менее 7–10 суток. После ее окончания растения вегетируют в стрессовых условиях уже в адаптированном состоянии при общем пониженном уровне синтетических, энергетических и ростовых процессов.

В условиях возрастания силы воздействия неблагоприятного фактора и постепенного исчерпания возможностей защиты растения также преобладают неспецифические реакции: наблюдается деструкция ядра, в хлоропластах происходит распад гран, в митохондриях уменьшается количество крист. Нарушение ультраструктуры основных «силовых станций» клетки – митохондрий и хлоропластов – приводит к ее энергетическому истощению.

Последнее влечет за собой необратимые сдвиги физико-химического состояния цитоплазмы.

Если действие экстремального фактора прекращается, сменяясь на оптимальные условия среды (снижение концентрации солей при промывке почвы, выпадение дождя после засухи, нормализация температуры и т. д.), то в клетках растения включаются восстановительные механизмы, происходит так называемая репарация. Она характеризуется усилением всех заблокированных при стрессе процессов, ускоренным обновлением поврежденных структур, нормализацией различных физиологических функций до оптимального уровня и т.д. Отметим, что репарация может быть полной или частичной. Это зависит от того, насколько далеко зашли деструктивные изменения в растениях в период стрессового воздействия, а также, какие именно функции и структуры клетки были повреждены. Ведь различные функции и структуры клетки способны к восстановлению не в одинаковой степени. Все это в итоге отразится на величине конечной продуктивности.

Снижение скорости катаболических реакций во второй фазе стресса является важнейшим, но не единственным условием прохождения адаптации. Наряду с этим в приспособительных перестройках метаболизма большая роль принадлежит мобилизации потенциальных возможностей различных ответных реакций, компенсаторным изменениям сопряженных процессов и включению так называемых шунтовых механизмов (обходных путей).

Все рассмотренные выше механизмы адаптации растений к экстремальным условиям среды полностью реализуются на клеточном уровне. При этом они действуют и на более высоких ступенях биологической организации. Так, процессы организменной адаптации, к рассмотрению которых мы переходим, дополняются новыми физиологическими механизмами, отражающими взаимодействие между собой различных органов, в первую очередь вегетативных и генеративных. Здесь, как и на клеточном уровне, наблюдается корреляция между степенью проявления отмеченных изменений – с одной стороны, и величиной устойчивости растений – с другой. На уровне целого организма механизмы адаптации основываются на конкурентных отношениях между органами за физиологически активные и питательные вещества и построены по принципу так называемых аттрагирующих (притягивающих питательные вещества) центров. Такой механизм позволяет растению формировать в условиях действия стрессора ми-

нимальное количество генеративных органов (аттрагирующих центров), которые могут быть обеспечены необходимыми веществами для созревания.

Отличием организменного уровня адаптации от клеточного является более медленное развитие приспособительного процесса. Максимальный эффект достигается через много дней после начала неблагоприятного воздействия. Формированию организменного уровня адаптации способствуют периодические ослабления нагрузки неблагоприятного фактора, а также длительный, постепенно нарастающий, а не внезапный характер воздействия. Именно такой режим влияния стрессора преобладает в естественной обстановке. В природе, как правило, дневная жара ежесуточно сменяется ночным понижением температуры, а ночные заморозки дневным потеплением.

У разных генотипов (сортов, видов) растений адаптация к одному и тому же типу стрессора осуществляется различными функциональными путями. Так, устойчивость к почвенной засухе у одних сортов растений (например, пшеницы) обеспечивается за счет повышения метаболической устойчивости к сильному обезвоживанию клеток, у других – благодаря резкому усилению водоудерживающей способности тканей, у третьих – при помощи активного первоначального роста корневых систем и проникновения их в более глубокие влажные слои почвы. Устойчивость к жаре у одних генотипов реализуется за счет резкого усиления процесса транспирации, приводящего к снижению температуры тканей растения на несколько градусов, а у других – посредством повышенной структурной устойчивости цитоплазмы к перегреву.

Все эти сортовые и видовые наследственно сохраняющиеся у генотипов особенности путей приспособления к стрессорам реализуются именно на организменном уровне биологической организации, внося основной вклад в устойчивость растений, на фоне проявления в меньшей степени и других, описанных выше, механизмов адаптации растений.

Следующая ступенька биологической организации, на которой идет приспособление растений к действию стрессора, представлена популяционным уровнем. На нем адаптация выражается в том, что сохраняются только те индивидуумы, которые обладают широким диапазоном реакций на экстремальный фактор и, оказавшись более устойчивыми в таких условиях, способны (реально, а не потенциально) дать жизнеспособное потомство. Растения, генетически не при-

способленные к стрессору, гибнут. Это ведет к возрастанию общего уровня устойчивости популяции. Таким образом, на популяционном уровне в стрессовую реакцию включается естественный отбор, в результате которого появляются более приспособленные отдельные организмы и виды. Основой такого механизма адаптации служит существующая внутри любой популяции разнокачественность или гетерогенность особей, различие у них уровня устойчивости к тем или иным неблагоприятным факторам внешней среды.

Практически у всех растений, независимо от их приспособленности к стрессорам, в наличии имеется некоторый набор защитных реакций. Все зависит от степени сопротивляемости растений в течение их ответной реакции. У неустойчивых форм стрессовые реакции быстро начинаются, действуют непродолжительное время и оказываются неспособными защитить растение от гибели. В отличие от неустойчивых, приспособление устойчивых растений идет постепенно, но при этом обеспечивается более длительное поддержание равновесного состояния обмена веществ. Иными словами, у устойчивых к стрессору организмов временные пределы фазы адаптации оказываются гораздо шире, чем у неустойчивых. У последних в результате гораздо раньше снижаются приспособительные возможности, наступает истощение и возникают необратимые изменения.

Перечислим конкретные виды устойчивости растений.

Газоустойчивость – способность растений сохранять нормальный рост и развитие в присутствии вредных газов в окружающей атмосфере. Она определяется уровнем регулирования поступления токсичных газов, осуществления их детоксикации и поддержания ионного гомеостаза и кислотности цитоплазмы.

Жароустойчивость – способность растений длительно переносить высокие температуры без значительного ущерба для роста и развития. Под влиянием высокой температуры происходит потеря нативной конформации белковых молекул.

Морозоустойчивость – способность растений переносить охлаждение ниже 0^{o}C без нарушения онтогенетического развития. При отрицательных температурах наступает образование льда в протопласте и межклетниках и, как следствие, обезвоживание протопласта, денатурация белков, нарушение функционирования мембран и клеточных органелл.

Засухоустойчивость – способность растений длительно переносить засушливые периоды, избегая значительного водного дефицита

или приспосабливаясь к нему, без существенного снижения величины и качества урожая. Повреждающее действие почвенной засухи состоит в появлении у растений временного или длительного увядания. Уменьшение количества свободной воды в клетке сопровождается изменением гидратных оболочек и конформации белков цитоплазмы, снижением активности большинства ферментов. Физиологические механизмы адаптации растений к засухе состоят в сокращении потерь воды и увеличении ее поступления из почвы. Мезофиты уменьшают потери воды: 1) за счет торможения дальнейшего роста листовой поверхности; 2) уменьшения существующей площади листьев (их сворачивание, сбрасывание); 3) закрытия устьиц; 4) осморегуляции (благодаря накоплению неорганических ионов или низкомолекулярных органических соединений, так называемых совместимых осмолитов); 5) повышения эффективности использования воды растением; 6) синтеза специфических белков, защищающих клеточные структуры от обезвоживания; 7) образования аквапоринов, регулирующих трансмембранный перенос воды. Увеличение поступления в растения воды из почвы заключается в стимуляции роста корневой системы при недостатке влаги. Сельскохозяйственные культуры наиболее чувствительны к засухе в период заложения цветков, формирования соцветий и интенсивного роста околоплодника и семян.

Холодоустойчивость – способность теплолюбивых растений переносить действие низких положительных температур без повреждения и существенного снижения своей продуктивности. Основной причиной повреждения теплолюбивых растений при охлаждении является переход мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в гель.

Солеустойчивость – способность растений противостоять действию высоких концентраций солей в почве или воде. Главными причинами угнетения и гибели растений при засолении выступают нарушения ионного гомеостаза, токсичное действие солей, а также осмотический стресс (физиологическая засуха).

Устойчивостью к ионам тяжелых металлов называется способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в окружающей среде загрязнителей – тяжелых металлов. Наибольшей токсичностью для растений обладают следующие тяжелые металлы: кобальт, никель, медь, цинк, олово, мышьяк, кадмий, ртуть, свинец, сурьма, серебро, золото и другие. Основные пути повышения толе-

рантности растений к тяжелым металлам состоят в удалении избыточного содержания этих ионов из цитоплазмы.

Как правило, по отношению к каждому конкретному стрессору сельскохозяйственные культуры характеризуются высоким, средним или слабым уровнем устойчивости. Например, по степени засухоустойчивости в первую группу наиболее устойчивых растений включены виды, способные давать урожай даже в условиях острозасушливого лета. Из злаковых и бобовых культур в ней находятся просо, сорго, нут, чина, донник, желтая люцерна, житняк, суданка. Во вторую, среднеустойчивую к засухе, группу входят культуры, имеющие наибольшее значение в земледелии и занимающие более половины всех посевных площадей. Это – пшеница, ячмень, кукуруза, рожь, чечевица, фасоль, вика. Наконец, к слабоустойчивым к засухе видам, способным формировать урожай только при достаточном уровне водообеспеченности, относятся овес, горох, соя, бобы.

Диагностика устойчивости растений к стрессорам

Как известно, селекционный процесс состоит из трех основных этапов: 1) создание (или выбор) популяций для отбора; 2) отбор исходных родоначальных растений; 3) испытание их потомств. С самого начала процесса выведения новых сортов и до его окончания постоянно приходится проводить оценку селекционного материала. В частности, селекционер определяет его устойчивость к действию разнообразных стресс-факторов.

Уровень устойчивости к стрессорам, характерный для каждого сорта или даже отдельного растения, является генетически контролируемым признаком. Однако этот потенциальный признак в обычных и тем более оптимальных условиях выращивания, как правило, завуалирован. Он реализуется лишь тогда, когда растения оказываются под влиянием экстремального фактора. Поэтому для оценки устойчивости селекционного материала одним из первых условий выступает создание определенного воздействия на изучаемые растения тем стрессором, устойчивость к которому определяется. В общем плане у более устойчивых сортов при экстремальных воздействиях выше скорость, но значительно меньше амплитуда изменений в метаболизме, чем у сортов неустойчивых. Этот принцип используется во многих лабораторных методах диагностики устойчивости растений к тому или иному стресс-фактору.

Все методы оценки селекционного материала разделяются на прямые и косвенные. Первые связаны с непосредственным измерением тех или иных показателей (на целых растениях или их органах) при помощи подсчета, взвешивания и т.д. Использование косвенного метода оценки растений подразумевает регистрацию или проведение учета показателя, опосредованно связанного с интересующим селекционера признаком. Такая оценка основана на существовании корреляционной связи между определяемым биохимическим или физиологическим параметром – с одной стороны – и устойчивостью или продуктивностью растений – с другой.

Преимущества прямых методов оценки обусловлены их высокой надежностью, достоинства косвенных методов состоят в их экспрессности, быстроте, минимальных затратах труда, возможности оперировать с растениями на ранних этапах их развития.

Для оценки селекционного материала предпочтительно использовать такие косвенные методы, которые «работают» на целых, интактных растениях, а не на отдельных органах. Не повреждающие растения методы более адекватно описывают физиологическое состояние организмов и, следовательно, являются надежнее.

Среди многообразия ответных физиологических изменений наиболее связаны с общей устойчивостью растений к стрессорам и методически доступны для определения следующие: проницаемость клеточных мембран, водно-осмотический режим клетки, а также интенсивность поглощения воды корнем и ростовые процессы. Наиболее точную оценку устойчивости растений можно получить при использовании в работе комплекса различных (разноплановых) методов их диагностики.

Согласно Г.В. Удовенко, рамки реального использования того или иного метода оценки растений определяется тем, в какой мере он отвечает ряду общих требований. Наиболее существенные из них следующие. 1. Дифференцирующая способность разделения растительных объектов по уровню устойчивости. 2. Сопряженность параметра учета с устойчивостью (достоверность оценки). 3. Количественный критерий учета, пригодность его для инструментального измерения. 4. Техническая (инструментальная) база оценки. 5. Степень трудоемкости, длительность оценки.

В современной селекции, как правило, сочетаются полевые, вегетационные и лабораторные типы методов оценки растений (типы).

Типы методов	Достоинства	Недостатки
Полевые	Естественное сочетание факторов среды	Трудоемкость. Длительность оценки. Немоделируемость. Нестабильность среды. Малая производительность
Вегетационные	Моделируемость. Стабильность факторов	Малая производительность
Лабораторные	Большая производительность. Стабильность. Четкая моделируемость	Неполная сопряженность с истинной устойчивостью

Сегодня в селекционных программах Сибири отражены: отбор на скороспелость; повышение выносливости к региональным типам засух, кислым почвам и засолению, а также к возбудителям корневых гнилей, головневым и листовым заболеваниям.

Все прямые и косвенные лабораторные методы оценки растений на возможную устойчивость к разным стрессорам можно классифицировать: 1) по уровню организации объекта исследования (молекулярный, клеточный, организменный и др.); 2) методическим приемам измерения того или иного параметра (физиологический, биофизический и др.); 3) оцениваемым «линиям обороны», растений (осморегуляция, компенсаторные механизмы, шунтовые пути и др.); 4) функционально-структурным системам организма, включенным в учет (водообмен, фотосинтез и др.); 5) срокам действия стресс-фактора на растения или предложенным Г.В. Удовенко фазам изменения метаболизма – раздражение, повреждение, адаптация, репарация. Разумеется, этот перечень признаков способов диагностики растений является весьма условным.

Приведем два примера классификации методов оценки растений.

1. По уровню организации объекта исследования: молекулярный уровень – измерение активности ферментов или изоферментов: пероксидазы, аскорбатпероксидазы, нитрат-редуктазы; уровень органелл – определение содержания общего белка, гликолипидов и фосфолипидов в фракции мембран хлоропластов; клеточный – определение степени гидролиза статолитного крахмала; тканевой – оценка степени выхода электролитов из кусочков листьев, измерение содержания свободного пролина; органный – регистрация толщины листовых пластинок и определение в них относительного содержания

воды, измерение температуры и электропроводности листьев, нахождение длины, поверхности корней или высоты, биомассы проростков, вычисление отношения массы колоса в фазу полной спелости зерна к его массе в фазу цветения; организменный уровень – проращивание семян на высокоосмотических растворах сахарозы, маннита, полиэтиленгликоля, солевых растворах или при пониженной температуре, измерение уровня замедленной люминесценции воздушно-сухих семян, определение интенсивности транспирации проростков и выноса с транспирационной влагой минеральных ионов, вычисление соотношения между интенсивностями фотосинтеза и дыхания проростков.

2. Разделение по используемому экспериментальному подходу: биохимические методы – регистрация активности нитратредуктазы, рибулезодифосфаткарбоксилазы, пероксидазы или супероксиддисмутазы, определение относительной скорости обновления хлорофилла, измерение концентрации свободного пролина, водорастворимых антиоксидантов сульфгидрильного типа, определение содержания общего белка, гликолипидов и фосфолипидов в фракции мембран хлоропластов, учет накопления растениями сахаров, определение содержания ионов калия и натрия в листьях, лимонной кислоты, ионов фосфора, алюминия в корнях, отношения концентраций кальция и алюминия в тканях корней, учет превращения запасных веществ эндосперма и скорости использования их растущим зародышем; физиологические методы – определение сдвига pH в растворе с проростками, коэффициента устойчивости хлорофилл-белкового комплекса листьев, изменение фотохимической активности хлоропластов, а также активности АТ-фазы, кислой фосфатазы, в корнях, определение интенсивности дыхания или фотосинтеза, измерение размеров устьиц и проницаемости листа для воздуха; биофизические подходы – измерение амплитуды биоэлектрических потенциалов и люминесцентных характеристик, регистрация выделения тепла (метаболического энергообмена) на отрезках корней, измерение спектра ЭПР на образцах из листьев.

Большинство из перечисленных методов оценки растений, к сожалению, являются либо повреждающими, либо слишком сложными и трудоемкими, и по этой причине их широкое применение в селекционной работе пока является проблематичным.

Приемлемыми для практического использования могут быть способы оценки растений, базирующиеся на учете параметров водообмена и роста растений. Эти показатели являются интегральными, как правило, неспецифическими к действию разных стрессоров, и для их измерения описаны подходы, не требующие разрушения или уничтожения растений.

В этом плане необходимо отметить постулат о том, что большинство изменений метаболической активности и роста растений регулируется поглощением, распределением или потерей ими воды. Вода является фактором, обычно лимитирующим скорость роста и метаболическую активность в интактных растениях в условиях отсутствия влияния стрессора. При действии неблагоприятного экологического фактора рост находится в еще большей зависимости от поглощения воды корнем и водного режима растений. Известно, что клеточное деление чувствительно к изменению водного потенциала тканей; необходимые для растяжения клеток силы обеспечиваются при достаточном поглощении воды, факторы, влияющие на оводненность (тургор) растительных тканей, определяют регуляцию метаболической активности. Из общих реакций растений в ответ на действие различных стресс-факторов можно отметить повышение проницаемости и деполяризацию мембран, торможение поглотительной активности клеток. Все это должно неизбежно приводить к снижению поступления воды в растение, а также замедлению роста клеток.

Общеизвестно, что процессы гуттации и выделения пасоки растениями могут регистрироваться только при «выключенном» верхнем концевом двигателе – транспирации – и обусловлены лишь создаваемым корневым давлением. Показано, что всякое увеличение дыхания корней повышает их водопоглотительную активность, а также, что дыхание корней активизируется, если идет процесс фотосинтеза. Прослежена положительная корреляция между дыханием корней и поглощением растениями воды, ионов калия, фосфора.

Продемонстрировано, что активизация процесса фотосинтеза в листьях сопровождается приростом в этих органах содержания водорастворимых углеводов и возрастанием их оттока. Ассимиляты, притекающие в корень, используются в нем в биосинтетических процессах, а также для удовлетворения потребностей последних в энергии. Кроме того, ассимиляты расходуются в процессе дыхания на

энергетическое покрытие работы, совершаемой при поглощении корнем минеральных элементов. Так, у адаптированных к условиям произрастания травянистых растений на поглощение минеральных ионов корневыми системами идет до 10 % от суммарных дыхательных трат. Найдена четкая зависимость интенсивности выделения пасоки от абсолютного содержания сахаров в листьях огурца. Аналогичная связь прослеживается между этим физиологическим процессом и биомассой корня. Рассчитанные коэффициенты корреляции между скоростью выделения пасоки и некоторыми физиологическими параметрами имеют высокие и достоверные значения (табл.).

Показатель в расчете на абсолютно сухую биомассу	Корреляция между соответствующим показателем и скоростью выделения пасоки			
	r	m_r	t	P
Количество водорастворимых сахаров в листьях	0,938	0,131	7,16	0,1
Величина надземной части биомассы	0,904	0,162	5,58	0,1
Величина биомассы корня	0,873	0,184	4,74	1,0
Величина общей биомассы	0,910	0,157	5,80	0,1

Все это может свидетельствовать о существовании определенной связи между содержанием ассимилятов в листьях и ростовыми процессами в растениях – с одной стороны и водопоглотительной активностью корней – с другой.

В условиях действия неблагоприятных экологических факторов поглощение воды корнем снижается. В экспериментах были смоделированы разнообразные абиотические и биотические стресс-факторы, такие как почвенная засуха, засоление или закисление почвы, холод, поражение корней патогенными микроорганизмами. У выращиваемых в таких условиях проростков скорость гуттации падала, причем пропорционально увеличению уровня напряженности стрессора. Таким образом, изменение физиологического состояния растений под влиянием неблагоприятного экологического фактора выражается в виде их неспецифической реакции – снижении способности проростков к гуттации.

Известно, что существует связь между интенсивностью образования водорастворимых сахаров в листьях (и, по-видимому, скоростью их притока в корень) – с одной стороны и водопоглотительной активностью корней – с другой. Последняя, измеренная по интенсивности гуттации, зависит от условий, складывающихся как в корнеобитаемой зоне (прямое влияние), так и вокруг надземной части растения (опосредованное влияние). При этом интенсивность гуттации однотипно (неспецифически) реагирует на действие различных неблагоприятных экологических факторов. Другими словами, ухудшение физиологического состояния растений, находящихся в условиях того или иного стрессора, можно регистрировать по снижению интенсивности гуттации.

Поскольку при достаточно длительном действии неблагоприятного экологического фактора физиологическое состояние растений устойчивых сортов по сравнению с таковыми чувствительных образцов должно ухудшаться в гораздо меньшей степени, то представители контрастных по устойчивости к какому-либо стрессору сортов будут различаться по своей способности поддерживать процесс гуттации в условиях влияния этого стрессора.

Для практического использования в селекции сельскохозяйственных культур на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам наиболее удобными показателями физиологического состояния растений являются такие, которые позволяют вынести суждение о "самочувствии" растений на основании простой, неповреждающей инструментальной или визуальной оценки. В идеале это будет качественная оценка по типу "да" или "нет". Она информирует исследователя о том, "хорошо" растительному организму в данный момент или "плохо". Например, зацвело растение или нет, повяли у него листья или нет, гуттирует проросток или нет. При выращивании растений в условиях провокационного фона, моделирующего влияние какого-либо определенного неблагоприятного природного фактора или их сочетания, качественная характеристика "да" будет означать, что конкретное растение устойчиво к изучаемому стрессору. Соответственно, визуально зарегистрированная оценка "нет" станет свидетельствовать о его неустойчивости к этому фактору окружающей среды. В случае сравнения между собой различных сортовых или гибридных популяций образец с наибольшей долей растений, имеющих оценку "да", признается самым устойчивым.

Для проведения визуальной экспрессной оценки молодых растений на устойчивость к действию неблагоприятных экологических факторов одним из наиболее удобных подходов является определение водопоглотительной активности корня по способности проростков к гуттации. Наличие капли на кончике листа означает "да", ее отсутствие – "нет".

Таким образом, оценка растений является важнейшим составным элементом в неразрывной цепи технологического процесса выведения новых сортов. В идеале в условиях подходящего провокационного фона «самочувствие» каждой особи должно четко проявляться и регистрироваться исследователем. В результате такой диагностики лучшие и, тем более, выдающиеся по конкретному признаку формы должны «сказать» об этом селекционеру. После прохождения процедуры оценки растения должны иметь возможность уцелеть и выращиваться дальше до получения потомства (возможно, попутно получая оценки еще на другие полезные признаки).

Для реализации этого направления в селекции необходимо круглогодично использовать контролируемые условия в сооружениях искусственного климата, а также набор надежных, не повреждающих растения экспресс-методов их оценки, работающих либо с минимальным участием человека, либо поддающихся полной автоматизации. Это может позволить значительно ускорить создание сортов нового поколения – высокопродуктивных, в значительной мере адаптивных и экологически безопасных одновременно.

4.3.2. Базовые термины и понятия

Абиотические факторы – физические и химические условия окружающей среды, оказывающие прямое или косвенное влияние на растительные организмы и относящиеся к неживой природе (температура, уровень pH среды, напряженность электромагнитного поля, влажность и др.).

Агрессивность патогена – степень поражения возбудителем восприимчивых растений, которая определяется скоростью роста паразита и факторами внешней среды. Агрессивность патогена отражает количественную характеристику патогенности паразита по отношению к растению.

Агрономическая устойчивость – характеристика степени снижения урожая растений под влиянием неблагоприятного экологического фактора. Агрономическая устойчивость регистрируется в долях (процентах) снижения величины хозяйственного урожая растений при действии стрессора по отношению к величине урожая, полученного при выращивании растений в нормальных условиях.

Адаптация – генетически предопределенный процесс приспособления растений к изменяющимся условиям среды на базе формирования комплекса ответных реакций организма, его защитных механизмов, которые обеспечивают возможность более успешного выживания растений (поддержания гомеостаза) при воздействии неблагоприятных экологических факторов.

Адаптация пассивная – избежание растительным организмом негативного влияния стрессора, «уход» от его повреждающего воздействия. Это, например, либо переход растений в состояние покоя, либо ускорение темпов роста корневой системы, либо изоляция токсичных соединений в специальных клеточных органеллах или стареющих органах.

Адаптация активная (физиологическая) – процесс приспособления растений к действию неблагоприятных экологических факторов, происходящий за счет формирования в онтогенезе разнообразных защитных физиолого-биохимических механизмов, обеспечивающих поддержание гомеостаза и выживание растений.

Адаптивный потенциал сорта – способность растений определенного сорта приспосабливаться к действию различных неблагоприятных экологических факторов в широких пределах их значений. Эта физиологическая способность выше у так называемых адаптивных сортов сельскохозяйственных культур.

Акклиматизация – приспособление процессов роста, развития и всей жизнедеятельности растительных организмов к изменившимся факторам окружающей среды при выращивании растений в непривычных для них климатических условиях. Например, такое приспособление происходит при переносе южных форм растений в северные широты.

Аллелопатия – процесс влияния одного растения на другое, а также высших растений на микроорганизмы путем образования химических соединений, являющихся продуктами их метаболизма, которые выделяются в окружающую среду. К активным прижизненным процессам выделения органических веществ надземными частями

растений относятся: гуттация, экскреция газообразных веществ и выделение твердых продуктов, смываемых затем осадками. Корни выделяют в почву органические вещества, так называемые экссудаты. Эффект в явлениях аллелопатии зависит от физиологической активности выделяемых растениями химических веществ. Аллелопатия играет важную роль во взаимодействии растений в биоценозах. В результате этого процесса происходит как ингибирование, так и стимуляция роста растений.

Анабиоз у растений – приспособительная реакция, служащая для перенесения растительными организмами неблагоприятных внешних условий (обезвоживание, пониженные температуры и др.), в результате которой жизненные процессы в растениях почти полностью затухают. Примером анабиоза является скрытая жизнь семян, которые у ряда видов растений в сухом состоянии сохраняют всхожесть в течение многих лет.

Антиоксиданты – химические вещества, способные тормозить цепную реакцию окисления молекул липидов. К этим соединениям относятся каротин, никотиновая кислота, аскорбиновая и лимонная кислоты, аминокислота цистеин и др. Все антиоксиданты обладают высокой способностью гасить свободные радикалы, обрывать цепь окислительных процессов, прекращать течение цепных химических реакций.

Апоптоз – явление программируемой смерти клеток. Биологический смысл апоптоза состоит в том, чтобы ценой гибели части клеток (ткани) спасти жизнь всего растительного организма. Апоптоз наблюдается, например, при образовании специальной воздухоносной ткани (аэренхимы) у растений при длительном затоплении корневых систем (наступлении гипоксии).

Ареал – территория, занимаемая конкретной популяцией, представленной растительным видом, сельскохозяйственной культурой или конкретным сортом. Величина этой территории зависит от уровня устойчивости (адаптационного потенциала) растительной популяции к действующему комплексу экологических факторов.

Аэренхима – основная растительная ткань, содержащая очень крупные межклетники. Межклетники и воздушные полости в корнях и стеблях сообщаются между собой и служат резервуаром для кислорода, необходимого для дыхания. Аэренхима образуется у растений-гидрофитов. У растений-мезофитов аэренхима в норме отсутствует,

она может формироваться у них как приспособительная физиологическая реакция в ответ на недостаток в клетках кислорода (главным образом в основании стебля и в развивающихся корнях). Образование этой воздухоносной ткани вызывает фитогормон этилен, который синтезируется при наступлении гипоксии в кончиках корней. Появление этилена служит сигналом для гибели клеток (апоптоза) первичной коры корня и стебля, вместо них появляются полости, используемые для транспорта кислорода из надземной части растений к корням.

Белки теплового шока – специфические белковые молекулы, которые синтезируются в клетках растений в ответ на внезапное увеличение температуры окружающей среды. Эти белки, временно повышая термоустойчивость клеток и защищая организм от гибели, создают условия для его последующей долговременной адаптации, т. е. приспособления растений к стрессору. Согласно модели молекулярного «шаперона» (шаперон в переводе с французского означает нянька), защитный механизм белков теплового шока заключается в том, что эти белки «опекают» функционирование конкретных макромолекул, мембран, клеточных структур. Они обеспечивают: 1) стабилизацию нативной структуры белков, ферментов и матричной РНК; 2) поддержание транспорта веществ через мембраны; 3) распад неправильно собранных макромолекул; 4) освобождение клетки от поврежденных компонентов. Все это позволяет поддерживать в экстремальных условиях клеточный гомеостаз.

Бетаины – химические соединения, представляющие собой метилированные аминокислоты. К бетаинам относятся, например, пролинбетаин, глицинбетаин. Последний образуется из аминокислоты глицина при присоединении к азоту аминогруппы трех метильных групп: CH_2NH_2-COOH → $CH_2N(CH_3)_3$-COO^-. Бетаины содержатся в клеточном соке растений и участвуют в повышении его концентрации. В результате эти химические вещества выполняют роль совместимых осмолитов.

Биологическая устойчивость – предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще способны образовывать жизнеспособные семена (поддержание функции сохранения вида как биологической единицы). Количественно биологическая устойчивость выражается в единицах измерения действующего на растения неблагоприятного экологического фактора (температуры, концентрации химических веществ, величины водного потенциала и т. д.).

Биотические факторы – внешние условия, оказывающие прямое или косвенное воздействие на рост и развитие растительных организмов и относящиеся к живой природе (например, влияние микроорганизмов, растений, животных).

Вирулентность – степень патогенности определенного микроорганизма (штамма) в отношении конкретного сорта сельскохозяйственной культуры, способность поражать или не поражать растительный организм. Вирулентность отражает качественную характеристику патогенности паразита по отношению к растению.

Вторичные отклонения в метаболизме – физиолого-биохимические изменения, происходящие в клетках, которые вызваны первичными нарушениями метаболических функций во время действия стрессора. К наиболее важным вторичным отклонениям в обмене веществ растений относятся: торможение синтеза молекул белка, ингибирование процессов деления и растяжения клеток и др.

Выживаемость – отношение количества нормально развитых растений, достигших полной спелости, к числу имевшихся всходов (в процентах). Иногда выживаемость используют в качестве показателя при определении биологической устойчивости растений.

Выносливость – устойчивость (толерантность) растений к длительно действующим стрессорам, переносимость неблагоприятных факторов среды организмом.

Газоустойчивость – способность растений сохранять нормальный рост и развитие в присутствии в окружающей атмосфере вредных газов. Она определяется: 1) уровнем регулирования поступления токсичных газов; 2) степенью осуществления детоксикации этих газов; 3) возможностью поддержания ионного гомеостаза и кислотности цитоплазмы. По убыванию степени токсичности газы располагаются в следующий ряд: фтор, хлор, двуокись серы, окись азота, угарный газ, углекислый газ. Обычно растения, которые отличаются повышенной устойчивостью к засухе, засолению и другим природным стрессорам, имеют более высокий уровень газоустойчивости. Например, к наиболее устойчивым к действию двуокиси серы, хлора, фтора, диоксида азота древесным растениям относятся вяз, лох, жимолость, тополь. Из анатомо-морфологических признаков, способствующих повышению газоустойчивости, следует выделить мощный слой кутикулы, опушение листа и меньшую вентилируемость последнего (по причине менее развитого объема воздухоносных полостей и межклетников в листьях). Физиолого-биохимические приспособительные

механизмы включают: 1) устьичное регулирование поступления газов; 2) поддержание буферности цитоплазмы и ее ионного баланса; 3) химическую детоксикацию образующихся ядовитых соединений.

Галофиты – растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности корнеобитаемого субстрата. По механизму адаптации к засолению галофиты подразделяют на три группы: 1. Соленакапливающие галофиты, которые поглощают большое количество солей и аккумулируют их в вакуолях, что приводит к понижению водного потенциала клеточного сока и поступлению воды в клетку. Одновременно с солями эти растения запасают в специальных тканях (мясистых листьях, стеблях) воду, поэтому их еще называют галосуккулентами. 2. Солевыводящие галофиты, которые выделяют поглощаемые растениями ионы при помощи специализированных клеток (трихом, железок) и удаляют избыток солей с опадающими листьями. 3. Соленепроницаемые галофиты. У этой группы организмов мембраны клеток корней малопроницаемы для минеральных солей, и поглощение последних растительными тканями ограничено. Низкий водный потенциал в клетках, необходимый для поступления в корни воды из засоленного почвенного раствора, создается путем накопления в клетках более высоких количеств совместимых осмолитов. Растения, нормально развивающиеся при отсутствии засоления, но легко к этим условиям адаптирующиеся, относятся к факультативным галофитам, например хлопчатник.

Гипоксия – недостаток кислорода в окружающей среде, главным образом в зоне корней. Гипоксия возникает при затоплении или избыточном увлажнении почвы. Снижение (или в случае аноксии полное прекращение) поступления кислорода к корням сопровождается переходом растительных тканей на анаэробный тип дыхания – гликолиз, спиртовое и молочнокислое брожение. В результате последнего при длительной гипоксии или аноксии в клетках накапливается лактат и происходит закисление внутриклеточной среды (ацидоз), которое совпадает с необратимым нарушением метаболизма и гибелью растений. Виды, произрастающие в условиях затопления корней, приспособились к этому стресс-фактору в основном за счет образования в корнях и стеблях слоя аэренхимы.

Гликофиты – растения пресных мест обитания, обладающие ограниченными (в отличие от галофитов) способностями приспосабливаться в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в поч-

ве. К гликофитам относится большинство видов сельскохозяйственных культур.

Десатуразы – ферменты, которые катализируют процесс замены в молекулах липидов насыщенных жирных кислот на ненасыщенные. Активность десатураз и экспрессия кодирующих их генов значительно возрастают в ответ на действие низких закаливающих температур.

Детоксикация – процессы химического превращения или физического связывания разнообразных токсических продуктов (например, ионов тяжелых металлов, неорганических и органических ядов), накапливающихся в клетках либо при их поглощении из окружающей среды, либо образующихся при распаде сложных соединений в результате нарушения процессов обмена веществ или при старении клеток. Детоксикация является механизмом поддержания жизнеспособности клеток в условиях действия разнообразных стрессоров.

Дифференцирующая способность метода – возможность четкого разделения по уровню устойчивости или продуктивности близкородственных объектов (сортов одной культуры или одного экотипа, особей из одной сортовой популяции) при выполнении оценки селекционного материала.

Донорно-акцепторные отношения – система отношений между производящими и потребляющими органами растений. На уровне клетки – это отношения между фотосинтезом или пулом запасных ассимилятов и совокупностью разнообразных акцепторов. К последним относятся мембранные транспортные системы, процессы дыхания и др. На уровне целого растения – это отношения между донорными листьями и корнями, между донорными листьями и растущими, запасающими органами. Каждый орган растений может одновременно входить сразу в несколько систем донорно-акцепторных отношений. К примеру, лист является донором фотосинтетических ассимилятов и одномоментно акцептором воды и элементов минерального питания, источником которых выступает корневая система, являющаяся в свою очередь акцептором ассимилятов. Донорно-акцепторные отношения изменяются в течение онтогенеза, а также в зависимости от условий окружающей среды.

Жароустойчивость – способность растений длительно переносить высокие температуры окружающей среды (атмосферного воздуха, верхнего слоя почвы). Этот вид устойчивости растительных организмов, как правило, сопряжен с их выносливостью к высоким уров-

ням лучистой радиации. Повреждающее действие высоких температур определяется не только их абсолютной величиной, но и продолжительностью действия стресс-фактора. Под влиянием высокой температуры в клеточных мембранах увеличивается количество ненасыщенных фосфолипидов, происходит потеря нативной конформации белковых молекул. Все это сопровождается изменением структуры биологических мембран, увеличением их проницаемости, а также снижением активности ферментов. Как следствие, регистрируется ингибирование ряда физиологических процессов. Вначале это характерно только для водного статуса растения, затем процессов фотосинтеза, роста, опыления и оплодотворения и, наконец, дыхания. Растения приспосабливаются к рассматриваемому экстремальному фактору постепенно, поэтому жароустойчивость органов и организма в целом в ходе онтогенеза повышаются. Из сельскохозяйственных культур наиболее жаровыносливы сорго, хлопчатник, рис.

Закалка к низким температурам – процесс повышения устойчивости растений к действию отрицательных температур. Закаливание проходит в две фазы. В течение первой фазы, которая отмечается ранней осенью в условиях низких положительных температур, важно влияние света. В это время происходит накопление низкомолекулярных сахаров, уменьшается количество ауксинов, увеличивается содержание абсцизовой кислоты и тормозится рост. Во второй фазе адаптации, которая идет в условиях отрицательных температур, в клетках постепенно снижается количество свободной воды, растет количество связанной с белками воды. Последняя выходит из протопласта в межклетники, что предотвращает образование льда в клетке. В результате происходит обособление протопластов клеток, и растение переходит в состояние зимнего покоя. Процессы закалки к низким температурам имеют важное значение для растений многолетников и озимых культур.

Засухоустойчивость – способность растений длительно переносить засушливые периоды, избегая значительного водного дефицита или приспосабливаясь к нему без существенного снижения величины и качества урожая. Повреждающее действие почвенной засухи состоит в появлении у растений временного или длительного увядания. Уменьшение количества свободной воды в клетке сопровождается изменением водных оболочек макромолекул и конформации белков цитоплазмы. В итоге снижается активность большинства ферментов, при этом изменяется структура клеточных мембран, увеличи-

вается степень их проницаемости. Все это ведет к ингибированию ряда физиологических процессов: фотосинтеза, оттока ассимилятов из листьев, роста и дыхания. Уровень засухоустойчивости у разных органов растений различен, он также меняется в зависимости от фазы развития организма. Сельскохозяйственные растения наиболее чувствительны к засухе в период заложения цветков, формирования соцветий, а также интенсивного роста околоплодника и семян. В качестве примера засухоустойчивых культур можно привести сорго, просо, дыню.

Зимостойкость – способность перенесения растениями комплекса неблагоприятных климатических условий, связанных с перезимовкой. Во время зимнего и весеннего периода на растительные организмы воздействует не только мороз, но и мощный снежный покров, ледяная корка, сильный ветер и другие стрессоры, которые вызывают такие явления, как выпревание, вымокание, зимнюю засуху, ожоги. Растения при этом могут страдать от низкой температуры, гипоксии, недостатка влаги и других неблагоприятных факторов.

Зона адаптации – амплитуда напряженности неблагоприятного экологического фактора, к которой растительный организм в состоянии приспосабливаться.

Ионизирующие излучения – излучения, вызывающие при попадании в ткани организмов ионизацию молекул химических веществ и обладающие в силу этого сильным мутагенным действием. Ионизирующие излучения делятся на две группы: 1) электромагнитные излучения (рентгеновские лучи, гамма-лучи); 2) корпускулярные излучения (бета-частицы, нейтроны, протоны). Ионизирующие излучения применяются в научной экспериментальной работе, связанной с генетическими исследованиями, получением разнообразных мутантов, используемых в практической селекции.

Колины – разнообразные химические соединения, выделяемые высшими растениями в окружающую среду. Они действуют на высшие растения, обусловливая явление аллелопатии.

Кросс-адаптация – явление повышения или приобретения устойчивости клетками, тканями, органами, растительным организмом к одному или целому ряду стрессоров при адаптации растения к неблагоприятному фактору другой природы. Например, приспособление к засолению у некоторых видов увеличивает их засухоустойчивость.

Ксероморфная структура – морфофизиологическая особенность (строение) органа или всего растения, позволяющая ему при-

способиться к существованию в засушливом климате. Она характеризуется целым набором признаков: мелкоклеточностью, утолщением покровных тканей, увеличением степени жилкования листьев, снижением активности воды в клетках и др. Ксероморфная структура у растений может образовываться не только при наступлении почвенной засухи, но и в условиях засоления, а также при действии низких положительных температур. Эти стрессоры приводят к снижению поглощения влаги корнями, т.е. обусловливают так называемую физиологическую засуху.

Ксерофиты – растения преимущественно засушливых мест обитания, произрастающие в жарком и сухом климате, которые хорошо приспособлены к перенесению атмосферной и почвенной засухи. Они подразделяются на ряд типов. 1. Суккуленты (ложные ксерофиты), которые запасают воду в мощных стеблях, листьях или корнях, а также экономно ее расходуют. Уменьшению транспирации способствуют: превращение листьев в колючки, толстая кутикула, опушение стеблей, закрытие устьиц в дневное время (*CAM*-тип фотосинтеза). К таким суккулентам относятся кактусы, алоэ, агавы. 2. Тонколистные ксерофиты (полуксерофиты), которые представляют полную противоположность суккулентам и имеют длинные корни, обеспечивающие снабжение надземных органов водой из глубоких слоев почвы. К этим растениям относятся верблюжья колючка, арбуз, шалфей. 3. Жестколистные (настоящие) ксерофиты, которые способны сокращать транспирацию при дефиците влаги и противостоять засухе. Представителями этой группы являются степные злаки. 4. Растения, которые избегают засуху благодаря либо короткому периоду онтогенеза (эфемеры), либо переходу в состояние покоя. К таковым относятся растения степей: маки, тюльпаны, белая полынь. 5. Растения, способные переносить сильное обезвоживание, например осока вздутая. У всех ксерофитов приспособление к засухе передается по наследству и проявляется, как правило, на уровне целого организма.

Лектины – химические вещества, гликопротеиды, которые связывают молекулы определенных углеводов без их химического превращения. В клетках растений лектины выполняют различные функции, в частности рецептора в реакциях узнавания и взаимодействия клеток, а также распознавания целого ряда фитопатогенных микроорганизмов.

Листовая мозаика – взаимное расположение на растении листовых пластинок, благодаря которому они не затеняют друг друга.

Особенно отчетливо это проявляется у теневыносливых видов и представляет собой результат адаптации растений к условиям пониженной освещенности.

Маразмины – химические вещества, выделяемые микроорганизмами, которые являются вредными или ядовитыми для высших растений.

Мезофиты – растения умеренного климата, формирующие защитные механизмы засухоустойчивости в онтогенезе в ответ на действие недостатка влаги. Физиологические механизмы адаптации этих растений к засухе состоят в сокращении потерь воды и увеличении ее поступления из почвы. Мезофиты уменьшают потери воды: 1) за счет торможения дальнейшего роста листовой поверхности; 2) уменьшения существующей площади листьев (благодаря их сворачиванию, сбрасыванию); 3) закрытия устьиц; 4) осморегуляции (благодаря накоплению неорганических ионов или низкомолекулярных органических соединений, так называемых совместимых осмолитов); 5) повышения эффективности использования воды растением; 6) синтеза специфических белков, защищающих клеточные структуры от обезвоживания; 7) образования аквапоринов, регулирующих трансмембранный перенос воды. Увеличение поступления в растения воды из почвы при ее недостатке может происходить в результате стимуляции линейного роста корневой системы в этих условиях.

Морозоустойчивость – способность растений переносить охлаждение ниже 0^{o}C без нарушения онтогенетического развития. При отрицательных температурах наступает образование льда в протопласте и межклетниках и, как следствие, происходит обезвоживание протопласта, денатурация белков, нарушение функционирования мембран и клеточных органелл. Основными видимыми признаками повреждения растений от замерзания являются потеря тургора, инфильтрация воды в межклетники, феофитинизация хлорофилла (побурение листьев), а также отмирание верхушечной и боковых почек или всей верхушки побега. В ответ на действие отрицательных температур растения повышают свою морозоустойчивость, осуществляя адаптацию на физиологическом, биохимическом и молекулярном уровне. Во время приспособления к действию отрицательных температур происходит следующее. 1. Накапливаются низкомолекулярные сахара и другие совместимые осмолиты, прежде всего пролин. Они защищают белки от инактивации в условиях обезвоживания, приводят к понижению величины водного потенциала клетки, уменьшают

температуру замерзания протопласта, защищают макромолекулы от активных форм кислорода. 2. Увеличивается количество ненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах мембран, что повышает текучесть последних. В этом процессе участвуют ферменты десатуразы. 3. Наблюдается глубокое переохлаждение и постепенная дегидратация протопласта. 4. Синтезируются антифризные белки, тормозящие рост кристаллов льда. 5. Происходит образование специфических стрессовых белков холодового ответа. Живые клетки (в хвое, побегах) некоторых вечнозеленых древесных растений способны выдерживать температуры до минус 50^{o}С и ниже.

Надежность (стабильность) сорта – способность обеспечивать в ежегодно меняющихся погодных условиях стабильные результаты по продуктивности. Нестабильность урожаев целого ряда сортов сельскохозяйственных культур является следствием недостаточной устойчивости их метаболических процессов к колебаниям факторов внешней среды. Например, большинство интенсивных сортов по сравнению с экстенсивными отличаются более значительной амплитудой колебания величины урожая по годам.

Неспецифические ответные реакции – однотипные, качественно одинаковые физиолого-биохимические изменения растений, происходящие в ответ на воздействие любого неблагоприятного экологического фактора. Например, при действии абсолютного большинства стрессоров отмечается снижение содержания общей воды в растительных клетках.

Норма реакции – количественное выражение степени соответствия внешних условий возможностям того или иного генотипа. Этот показатель используется, например, при сравнении ответных приспособительных реакций (свойств, физиологических функций) различных видов, сортов и гибридов к воздействию конкретного стрессора.

Общие системы устойчивости – физиологические механизмы, которые являются эффективными в условиях действия различных по физической природе стрессоров. К ним относятся три типа универсальных механизмов: 1) индуцируемая стрессорами активация разных групп генов и синтез кодируемых ими специфических белков, обладающих защитными свойствами; 2) понижение внутриклеточного водного потенциала за счет образования совместимых осмолитов, имеющих протекторные свойства; 3) работа антиоксидантных систем, воздействие которых направлено на снижение уровня агрессивных радикалов и гашение активных форм кислорода.

Осмолиты – растворенные в клеточном соке неорганические ионы и низкомолекулярные органические соединения. Осмолиты понижают водный потенциал клеток и защищают мембраны, ферменты, структурные макромолекулы от повреждения. Повышение содержания этих веществ происходит в основном за счет активации работы генов, кодирующих ферменты их синтеза. К осмолитам относятся аминокислоты (пролин, аланин), бетаины (глицинбетаин, пролинбетаин), сахароспирты и низкомолекулярные углеводы. Накапливаясь в больших количествах при действии стрессора, эти химические соединения не являются токсичными для процессов клеточного метаболизма, поэтому их называют еще совместимыми осмолитами.

Осморегуляция – процесс приспособления растительных организмов к неблагоприятным условиям внешней среды за счет накопления в клетках осмотически активных соединений. К примеру, повышенный уровень осморегуляции растений положительно коррелирует с сохранением урожая в поле при засолении или наступлении почвенной засухи.

Осмотин – специфический стрессовый белок, образующийся в клетках растений в условиях засухи и способствующий повышению устойчивости растений.

Оценка растений косвенная – способ диагностики физиологического состояния или хозяйственно полезных признаков (свойств) растений по регистрации или проведению учета показателя, опосредованно связанного с интересующим исследователя признаком. Такая оценка растений основана на существовании корреляционной связи между определяемым биохимическим, физиологическим или анатомо-морфологическим параметром – с одной стороны и уровнем устойчивости либо продуктивности растений – с другой. Например, по интенсивности гуттации проростков, находящихся в условиях низких температур, можно оценить степень холодоустойчивости сортов и гибридов ряда овощных культур.

Оценка растений прямая – метод учета физиологического состояния или хозяйственно полезных признаков растений, связанный с непосредственным измерением тех или иных показателей (на целых растениях или их органах) при помощи подсчета, взвешивания и т. д.

Патогенность – способность микроорганизма (штамма) вызывать заболевание растений.

Преадаптация – адаптивный признак, имеющий структурно-функциональную основу и обеспечивающий устойчивость к воздействию отдельного экстремального фактора (например, эпидермис и кутикула листа, препятствующая его перегреву), который в то же время может выполнять защитную функцию при действии техногенного фактора (высокая концентрация газообразных загрязнителей).

Приспособление – см. *Адаптация*.

Провокационный фон – искусственно создаваемые неблагоприятные условия окружающей среды для выращивания и оценки (отбора) растений, способствующие проявлению организмами имеющегося потенциала устойчивости к тому или иному стресс-фактору. Провокационный фон включает присутствие либо одного модельного стрессора, либо их сочетания, либо имитацию целого комплекса экстремальных погодно-климатических условий. Провокационный фон создают при выращивании растений в поле либо в контролируемых условиях (климатические камеры, вегетационные шкафы и прочее оборудование фитотронных комплексов). Такие условия используются в фундаментальных исследованиях либо в практической селекции (чаще всего на засухоустойчивость, солеустойчивость, морозоустойчивость, иммунитет).

Пролин – химическое вещество, накапливающееся в клетках при воздействии на растения неблагоприятных внешних факторов. Пролин взаимодействует с поверхностными гидрофильными участками белков, увеличивая их растворимость, улучшает осморегуляцию клеток, повышает устойчивость растений к различным стрессорам.

Разнокачественность растений – различия у особей уровня продуктивности либо устойчивости к тем или иным неблагоприятным факторам внешней среды. Гетерогенность растительных организмов в отношении их физиологических свойств существует внутри любой одновидовой (сортовой и, тем более, гибридной) популяции.

Разнокачественность семян физиологическая – гетерогенность физиологических и биохимических свойств семян, обусловленная их различным положением на материнском растении (матрикальная разнокачественность). Она существует в результате разного режима питания семени, складывающегося за счет различной скорости поступления ассимилятов и их использования в формирующихся семенах.

Растения-аккумуляторы – растительные виды, которые способны накапливать большие количества токсичных химических

элементов (в основном тяжелых металлов) в биомассе. Эти растения, исторически произрастая на почвах геохимических аномалий, сформировали в процессе эволюции механизмы устойчивости к тяжелым металлам. Как правило, аккумуляция ионов тяжелых металлов происходит в метаболически инертных органах и органеллах или реализуется при помощи включения их в хелаты, т.е. перевода в физиологически безопасные формы. Например, известно растение хрустальная травка, которое накапливает в биомассе кадмий.

Растения-индикаторы – растительные организмы, в биомассе которых содержание химических элементов (главным образом, ионов тяжелых металлов) соответствует их содержанию в почве.

Растения-исключатели – растительные виды, в биомассе которых поддерживается низкая концентрация некоторых химических элементов (в основном тяжелых металлов), несмотря на высокое их содержание в окружающей среде.

Реакция сверхчувствительности – способ защиты растительных организмов, контролируемый их генами устойчивости, который заключается в том, что клетки распознают патогенные микроорганизмы и гибнут вместе с ними. Эта ответная реакция происходит прежде, чем патогены успевают распространиться по растительным тканям.

Репарация – восстановительные процессы, происходящие в растениях в результате их адаптации к стрессору. Репарация характеризуется обновлением поврежденных клеточных структур, нормализацией различных физиологических функций до сбалансированного, близкого к оптимальному (или исходного) уровня и т. д. Репарация может быть полной или частичной. Результат зависит от того, насколько далеко зашли деструктивные изменения в растениях в период стрессового воздействия, а также, какие именно физиологические функции и структуры клетки были повреждены.

Скрининг – процесс проведения экспресс-оценки (отбора) большого количества селекционного материала на какой-либо хозяйственно полезный признак или комплекс таких признаков. Для выполнения скрининга наиболее целесообразно использование производительных, обладающих достаточной дифференцирующей способностью прямых или косвенных методов диагностики индивидуальных растений. В качестве примера можно привести индивидуальный отбор на засухоустойчивость пшеницы по

изменению плотности семян за время их набухания в высокоосмотических растворах.

Солеустойчивость – способность растений противостоять действию высоких концентраций минеральных солей в почве или воде. Главными причинами угнетения и гибели растений при засолении выступают нарушения ионного гомеостаза, токсичное действие солей, а также осмотический стресс (физиологическая засуха). Устойчивость к засолению у большинства видов растений изменяется в течение онтогенеза, она является наименьшей в фазе всходов и увеличивается с возрастом. Относительно солеустойчивыми из культурных растений считаются сахарная свекла, хлопчатник, ячмень, горчица, капуста, томаты. Выделяют четыре основных типа засоления: хлоридное (NaCl), сульфатное (Na_2SO_4), карбонатное ($NaHCO_3$) и смешанное. При хлоридном засолении растения характеризуются суккулентностью, развивая водозапасающие ткани. При сульфатном засолении растения приобретают черты ксероморфности.

Сорт адаптивный – растения одного сорта, способные приспосабливаться в течение вегетации к действию различных неблагоприятных экологических факторов в широких пределах их значений.

Стратегии адаптации растений – способы приспособления растений к воздействию различных неблагоприятных факторов внешней среды. В зависимости от длительности периода, предоставляемого растению для ответа, различают три основные стратегии адаптации: эволюционные (генетические), онтогенетические (фенотипические) и срочные. 1. Эволюционные адаптации возникают в ходе филогенеза на основе мутаций и отбора, передаются по наследству, происходят на уровне популяции организмов (сорта, вида). В результате появляются более приспособленные отдельные организмы (виды), и уровень устойчивости популяции в целом повышается. Примером могут служить растения пустынь, ксерофиты, приспособленные к жаркому и засушливому климату. 2. Онтогенетические адаптации – инициируемые стрессором защитные механизмы, формирование которых генетически детерминировано и в основе которых лежит изменение дифференциальной экспрессии генов. Пример таких долговременных адаптаций состоит в переходе некоторых C_3-растений на *CAM*-тип фотосинтеза в ответ на условия водного дефицита. 3. В основе срочных адаптаций лежит образование так называемых шоковых защитных систем, которые обеспечивают кратко-

временное выживание при воздействии стрессора, например синтез белков теплового шока.

Стресс – комплекс неспецифических, качественно однотипных изменений растения в ответ на любое неблагоприятное внешнее воздействие, направленный на поддержание жизнедеятельности организма за счет мобилизации ресурсов и формирования механизмов защиты. Согласно Г. Селье, стресс включает три фазы: тревоги, адаптации и истощения.

Стрессовые белки – специфические белки, синтез которых активируется при действии на растения неблагоприятных условий. К таким химическим соединениям относятся белки теплового шока, холодового шока, белки водного дефицита и др.

Стрессовые гормоны – регуляторы (главным образом ингибиторы) процессов роста, содержание которых в растениях резко увеличивается при наступлении неблагоприятных внешних условий. К таким фитогормонам относятся абсцизовая и жасмоновая кислоты, этилен. Стрессовые гормоны способствуют повышению устойчивости растений к воздействию неблагоприятных экологических факторов. Например, появление абсцизовой кислоты при наступлении засухи приводит к закрытию устьиц и уменьшению водного дефицита в листьях.

Стрессоры (стресс-факторы) – неблагоприятные биотические или абиотические факторы внешней среды, которые способны вызвать у растений (в зависимости от интенсивности или дозы действующего фактора) неспецифическую, качественно однотипную реакцию либо привести к повреждению организма или даже к смерти. В последнем случае интенсивность (доза) стрессора носит название летальной.

Трансгенные растения – растительные организмы, получаемые методами генной инженерии путем введения в их геном чужеродных генов, несущих тот или иной полезный признак. Например, такие приобретенные гены кодируют ферменты синтеза осмолитов, регуляторных белков и компонентов ион-транспортных систем. Все это повышает устойчивость трансгенных растений к действию ряда стресс-факторов.

Тяжелые металлы – металлы, которые имеют плотность выше 5 г/см^3. Наибольшей токсичностью для растений обладают следующие тяжелые металлы: кобальт, никель, медь, цинк, олово, мышьяк, кадмий, ртуть, свинец, сурьма, серебро, золото и другие. Ионы тяжелых металлов в основном поступают в растения через корневую сис-

тему из почвы и в меньшей степени через листья. Скорость поглощения растением этих ионов зависит от величины pH почвенного раствора, содержания органических веществ и других ионов. Под действием тяжелых металлов нарушается водный статус растений, водопоглотительная способность корня падает, наступает торможение транспорта ассимилятов в корневую систему. Наиболее чувствительны к действию тяжелых металлов процессы роста, в первую очередь корней.

Убиквитины – класс низкомолекулярных белков теплового шока, выполняющих в клетке роль «санитаров». Эти вещества способны распознавать макромолекулы с нарушенной структурой, «метить» их и разрушать. Убиквитины играют важную роль в повышении уровня устойчивости растений к стрессорам.

Устойчивость к болезням – способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать развитие заболеваний. Устойчивость к болезням может быть неспецифической (видовой) и специфической (сортовой). Первая способствует защите растения от сапрофитных микроорганизмов. Этот тип устойчивости называется еще фитоиммунитетом, поскольку видовая устойчивость касается болезней, неинфекционных для данного вида растений. Специфическая устойчивость связана с патогенами, которые способны преодолеть видовую устойчивость и поразить растительный организм. Механизмы защиты от фитопатогенов подразделяют: 1) на конституционные (пассивные), которые присущи тканям растения-хозяина вне зависимости от контакта с болезнетворными агентами и 2) индуцированные (активные), которые возникают в ответ на контакт с паразитом или с его внеклеточными выделениями.

Устойчивость к стрессорам – способность растения переносить действие неблагоприятного экологического фактора, свойство, вырабатываемое на основе генотипа в течение действия стрессора. Устойчивость к стрессорам характеризуется: 1) амплитудой отклонения физиологических функций от оптимального уровня; 2) временем возвращения физиологических функций к исходному состоянию; 3) пределами колебаний факторов внешней среды, которые для растений переносимы.

Устойчивость к ионам тяжелых металлов – способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в окружающей среде загрязнителей – тяжелых металлов. Основные пути повышения толерантности растений к тяжелым металлам состоят в удалении из-

быточного содержания этих ионов из цитоплазмы. Механизмы, защищающие клеточный метаболизм от влияния тяжелых металлов, включают: связывание ионов тяжелых металлов клеточной стенкой и выделение с корневыми экссудатами; снижение поступления в клетку и выброс из цитоплазмы в апопласт; химическое связывание с помощью фитохелатинов; выделение в вакуоли с помощью переносчиков тонопласта; репарацию поврежденных макромолекул с участием специфических белков.

Фазовые переходы – значение температуры, при котором происходит изменение агрегатного состояния мембранных липидов (последние существуют либо в жидкокристаллической фазе, либо в состоянии геля). Фазовые переходы зависят от химического состава входящих в молекулы липидов остатков жирных кислот, которые в свою очередь определяются генотипом. Главную роль при этом играет степень ненасыщенности жирных кислот в молекуле липидов мембран.

Фитомониторинг – процесс постоянного слежения за параметрами газообмена, температурного режима и водно-солевого статуса растений во время их выращивания (главным образом в контролируемых условиях).

Фитонциды – химические вещества, продуцируемые высшими растениями и негативно действующие на некоторые, в том числе болезнетворные, микроорганизмы.

Фитохелатины – молекулы пептидов, которые синтезируются в ответ на поступление в растение тяжелых металлов и активно связывают ионы металлов с образованием хелатов. Фитохелатины образуются с помощью фермента фитохелатинсинтазы, использующей в качестве субстрата химической реакции глутатион. К примеру, фитохелатины защищают растения от вредоносного действия ионов кадмия, связываются с этими токсикантами и активно транспортируют ионы тяжелого металла через мембрану тонопласта в вакуоль.

Хелаты – химические соединения, представляющие собой комплексные с металлом соли, в которых металл закреплен по всем валентностям и находится внутри молекулы. К веществам, активно связывающим металлы с образованием хелатов, относятся аминокислоты, органические кислоты, пептиды. Образование хелатов в цитоплазме клетки относится к механизму детоксикации ионов тяжелых металлов.

Холодоустойчивость – способность теплолюбивых растений переносить действие низких положительных температур без повреждения и существенного снижения своей продуктивности. Основной причиной повреждения теплолюбивых растений при охлаждении является переход мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в гель. В результате повышается проницаемость мембран, падает эффективность дыхания. Вследствие дефицита АТФ ослабляется поглощение минеральных солей корневой системой, в результате нарушается поступление воды из почвы. Общими внешними признаками повреждения низкими положительными температурами теплолюбивых растений являются потеря тургора, наступление увядания, изменение окраски листьев. В составе липидов мембран устойчивых к холоду растений содержится много ненасыщенных жирных кислот, что способствует поддержанию мембран в жидком состоянии при действии пониженных температур.

Шаперон – см. *Белки теплового шока*.

Экспресс-методы диагностики – способы оперативной оценки физиологического состояния и признаков (свойств) растений, позволяющие быстро и без значительных трудозатрат выполнять диагностику растений на продуктивность или устойчивость к действию разнообразных стрессоров.

Экологические факторы – условия внешней среды, воздействующие на рост, развитие и распространение растений. К экологическим факторам относятся климатические условия (воздух, свет, температура, вода), почвенные условия, рельеф, а также воздействие на растения биологических объектов – других растений, микроорганизмов, животных.

4.3.3. Лабораторные работы

Работа № 1. Определение устойчивости растений к экстремальным воздействиям по степени повреждения хлорофиллоносных тканей [5, с. 55–56]

Суть метода Ф.Ф. Мацкова состоит в том, что под действием стресс-фактора разрушающиеся мембраны изменяют свойство избирательной проницаемости, и кислый сок проникает внутрь хлоропластов. При этом из хлорофилла образуется феофитин – вещество, имеющее бурый цвет.

Ход работы. Выдержать листья испытываемых на жароустойчивость 3–4 видов комнатных растений при повышенных температурах (от 40 до 60 градусов). Затем перенести листья в раствор соляной кислоты. Отмечают побурение листьев. Живые участки листьев остаются зелеными, а мертвые буреют. Степень появления бурого окрашивания листа (относительная доля его поверхности) зависит от температуры и вида растений. У растений с кислым клеточным соком побурение может происходить без обработки соляной кислотой, поскольку клеточный сок проникает в мертвую протоплазму, и под действием его кислот происходит образование феофитина.

Результаты наблюдений следует записать в таблицу и сделать вывод о степени жаростойкости растений.

Вариант (вид растения)	Температура, °С					Выводы
	40°	45°	50°	55°	60°	

В зависимости от вида растений, от их предполагаемой жаростойкости температурные значения могут быть смещены. Для жаростойких минимальную температуру можно установить в 45 или 50 градусов, а для неустойчивых – начать опыт с 30–35°С. При работе с группой учащихся лучше каждому дать определенное растение (вид). Можно определить устойчивость разных ярусов листьев (молодых и старых) у одного и того же растения. Результаты обобщить, сделать выводы.

Работа № 2. Выявление защитного действия сахаров на протоплазму [5, с. 58–59]

Зимующие растения Сибири длительное время находятся в условиях низких отрицательных температур. При воздействии отрицательных температур в межклетниках растительных тканей образуется лед, который оттягивает воду из клеток и обезвоживает протоплазму. Это может привести к ее коагуляции. Кроме того, кристаллы льда, образующиеся в клетках, оказывают повреждающее действие на протоплазму, нарушая ее внутреннюю структуру. При этом резко повышается проницаемость цитоплазматических мембран, а при длительном действии мороза наступает отмирание. Скорость отмирания зависит от скорости образования кристаллов льда, что в свою очередь обусловлено наличием свободной воды в клетках.

Увеличение количества растворимых сахаров в зимующих органах растений уменьшает количество свободной воды и повышает устойчивость тканей к действию низких температур, так как способствует защите клеток от вымерзания.

Цель работы. Изучить защитное влияние сахаров в зависимости от их содержания в клетке, на замерзание тканей при низких температурах.

Ход работы. Приготовить из корнеплода красной свеклы три тонких кусочка размером примерно 3 х 0,5 х 0,5 см, хорошо промыть в воде и поместить по одному в три пробирки (пробирки пронумеровать). В первую пробирку налить 5 мл 1 М раствора сахарозы, во вторую – 5 мл 0,5 М раствора сахарозы, в третью – 5 мл воды.

Пробирки тщательно встряхнуть и погрузить в охладительную смесь на 20–30 минут, затем их вынуть и поместить в стакан с водой комнатной температуры. Когда лед в пробирках растает, отметить различия в интенсивности окрашивания растворов в пробирках, объяснить полученные результаты.

С опытных кусочков сделать срезы, рассмотреть их под микроскопом при малом увеличении в капле того же раствора, в котором они находились. Подсчитать количество окрашенных и обесцвеченных клеток в поле зрения. Живые клетки будут окрашены, а мертвые, из которых вышел антоциан вследствие нарушения проницаемости цитоплазмы под действием низких температур, будут бесцветными. Результаты опыта оформить в таблицу и сделать выводы, какой раствор лучше защищает клетки.

Условия опыта	Интенсив-ность окрашивания раствора в пробирке	Число клеток в поле зрения микроскопа		Окрашенные клетки от общего количества, %	Выводы
		окрашенных	неокрашенных		
Вода					
Сахароза 0,5 М					
Сахароза 1 М					

Работа № 3. Определение засухоустойчивости растений по их водоудерживающей способности [5, с. 56–57]

Характерной особенностью засухоустойчивых растений является их способность с большей силой удерживать воду в клетках и тканях. Используя этот признак, можно в полевых условиях определить засухоустойчивость различных сельскохозяйственных культур, сортов, а также изменение засухоустойчивости при выращивании растений на различных агрофонах.

Цель работы. Определить засухоустойчивость у разных сортов пшеницы (или других сельскохозяйственных культур).

Ход работы. Срезать 10 растений (или листьев, если определяют водоудерживающую способность только листьев), связать в снопики и сразу взвесить. В полевых условиях с каждого варианта опыта пробы брать в 3–4-кратной повторности. Затем снопики подвесить в тени (или разложить на проветриваемой решетке) и повторить взвешивание через каждые 30 минут в течение 1,5–3 часов. Результаты занести в таблицу и провести расчет водоудерживающей способности.

Вариант опыта	Повторность	Сырой вес снопика, г				Потеряно воды через			Потеряно, в % к исходному веществу через		
		в начале опыта	через								
			30 мин	60 мин	90 мин	30 мин	60 мин	90 мин	30 мин	60 мин	90 мин

Потерю воды за 30 минут вычислить по разнице в весе от исходного веса снопика, за 60 и 90 минут – также. Количество потерянной воды за каждые 30 минут выразить в процентах к исходному весу. О степени засухоустойчивости растений судят по быстроте потери воды.

4.3.4. Самоконтроль усвоения модульной единицы

Тест-задания

Вопросы, требующие выборочных ответов (правильными могут быть один или два ответа):

1. Роль совместимых осмолитов выполняют:
1) бетаины;
2) белки;
3) пролин;
4) липиды;
5) нуклеиновые кислоты.

2. Предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще способны образовывать жизнеспособные семена, называется ... устойчивостью:
1) биологической;
2) агрономической;
3) неспецифической;
4) сопряженной;
5) специфической.

3. Появившиеся в клетке белки теплового шока свидетельствуют о том, что:
1) началось необратимое разрушение клеточных структур;
2) началась защита макромолекул (и клетки) от теплового повреждения;
3) началась репарация повреждений в клетке;
4) началась гибель клетки;
5) началось старение клетки.

4. Засухоустойчивость растений зависит:
1) от концентрации совместимых осмолитов в клетках;
2) наличия крахмала в хлоропластах;
3) мощности развития корневой системы;
4) содержания кислорода в атмосфере;
5) концентрации хлорофилла *a* в листьях.

5. Гипоксия возникает:
1) при избыточном минеральном питании растений;
2) недостатке ионов водорода в почвенном растворе;
3) избытке влаги в почве;

4) недостатке тепла;

5) недостатке серы.

6. Увеличение количества ненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах сопровождается:

1) понижением уровня устойчивости клеточных мембран к стрессорам;

2) понижением температуры фазового перехода фосфолипидов;

3) повышением уровня холодоустойчивости клеточных мембран;

4) повышением температуры фазового перехода фосфолипидов;

5) температура фазового перехода фосфолипидов не изменяется.

7. Ферменты, участвующие в превращении насыщенных жирных кислот в ненасыщенные:

1) лиазы;

2) десатуразы;

3) транскетолазы;

4) трансаминазы;

5) фосфорилазы.

8. Если содержание ионов тяжелых металлов в биомассе растений соответствует их содержанию в почве, то такие растений называются:

1) аккумуляторы;

2) исключатели;

3) индикаторы;

4) космополиты;

5) интродуценты.

9. Восстановительные процессы, происходящие в растениях вследствие их адаптации к стрессору, называются:

1) индукцией;

2) репарацией;

3) рекультивацией;

4) рекомбинацией;

5) репликацией.

10. Результатом успешного прохождения клеткой фазы адаптации является:

1) повышение уровня устойчивости клетки к действующему стрессору;

2) увеличение скорости роста клетки по сравнению с исходным уровнем;

3) переход клетки в фазу репарации;

4) понижение уровня устойчивости клетки к действующему стрессору;

5) повышение уровня устойчивости клетки к действующему стрессору и обязательное повышение ее устойчивости ко всем другим стрессорам.

11. Растения приобретают черты ксероморфности при следующем типе засоления почвы:

1) хлоридный;
2) сульфатный;
3) карбонатный;
4) любой;
5) нитратный.

12. При наступлении неблагоприятных внешних условий в растениях увеличивается содержание гормонов:

1) абсцизовой кислоты;
2) ауксина;
3) гиббереллловой кислоты;
4) цитокинина;
5) этилена.

13. Для липидов клеточных мембран растений, устойчивых к холоду, характерно:

1) большое количество жирных кислот с длинными углеродными цепочками;
2) большое количество циклических жирных кислот;
3) большое количество насыщенных жирных кислот;
4) большое количество ненасыщенных жирных кислот;
5) малое количество ненасыщенных жирных кислот.

14. Агротехнические способы предупреждения полегания растений:

1) применение ретардантов;
2) использование десикантов;
3) применение мочевины в качестве азотных удобрений;
4) внесение нитратов в качестве азотных удобрений;
5) регулярный и обильный полив.

15. Взаимное биохимическое влияние высших растений друг на друга – это:

1) антагонизм;
2) аллелопатия;

3) синергизм;
4) аддитивизм;
5) каннибализм.

16. Адаптивными признаками сухопутных высших растений являются:
1) подземные органы всасывания;
2) проводящая система;
3) запасающие органы;
4) тотипотентность;
5) боковое расположение спорангиев.

17. К стрессовым белкам относят:
1) белки теплового шока;
2) альбумины;
3) антифризные белки;
4) проламины;
5) глобулины.

18. Уровень устойчивости растительных организмов к стресс-факторам с их возрастом:
1) постепенно увеличивается;
2) постепенно уменьшается;
3) не изменяется;
4) вначале увеличивается, затем в критические периоды снижается и потом вновь увеличивается;
5) вначале увеличивается, затем в критические периоды остается постоянным и потом вновь увеличивается.

19. В ответ на воздействие большинства стресс-факторов в растениях накапливается аминокислота:
1) глицин;
2) фенилаланин;
3) пролин;
4) цистеин
5) тирозин.

20. Неспецифическая реакция растительного организма на воздействие стресс-фактора – это:
1) качественно и количественно одинаковая реакция, характерная для большинства видов (сортов), в ответ на целый ряд различных стрессоров;
2) качественно одинаковая, но количественно различающаяся реакция, характерная для большинства видов (сортов), в ответ на целый ряд различных стрессоров;

3) качественно одинаковая реакция, характерная для большинства видов (сортов), в ответ на какой-либо один стрессор, но качественно отличающаяся между видами в ответ на другой стрессор;

4) количественно одинаковая, но качественно различающаяся реакция, характерная для большинства видов (сортов), в ответ на целый ряд различных стрессоров;

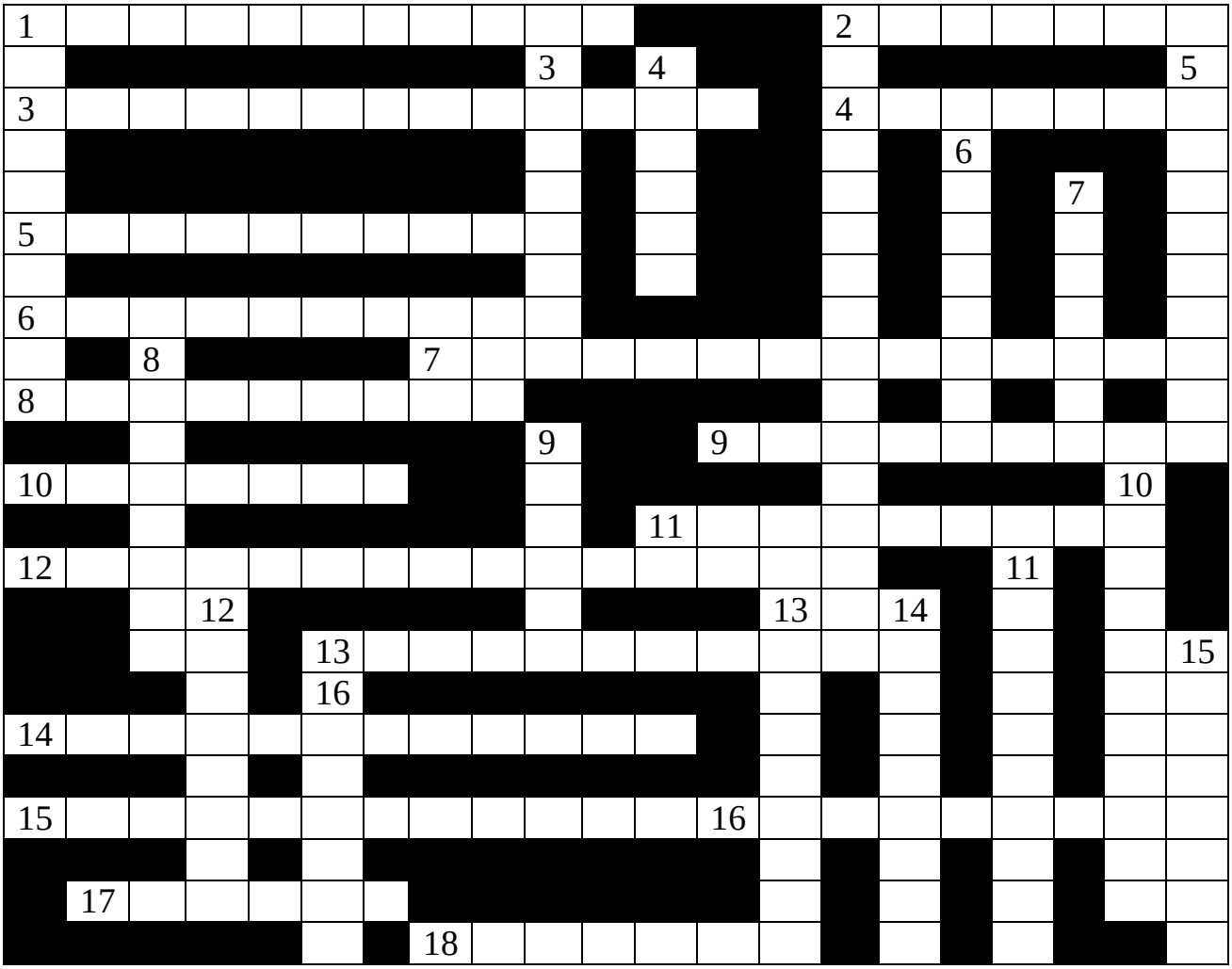
5) количественно одинаковая реакция, характерная для большинства видов (сортов), в ответ на какой-либо один стрессор, но качественно отличающаяся в ответ на другой стрессор.

Контрольные вопросы

1. Что такое неспецифические реакции растений в ответ на действие неблагоприятных факторов среды?
2. Чем отличается агрономическая устойчивость от биологической?
3. Что такое репарация?
4. Как участвуют в защите клетки совместимые осмолиты?
5. Какое значение имеет образование в клетке стрессовых белков?
6. Для чего нужны антиоксиданты?
7. Что такое ксерофиты?
8. Как реагируют эфемеры на дефицит влаги: адаптируются к ней или избегают ее?
9. Каким образом влияет повышенная температура на клеточные мембраны?
10. Что такое белки теплового шока, когда и зачем они синтезируются в клетках растительных организмов?
11. Как приспособились гидрофиты к условиям обитания при затоплении корней?
12. Чем отличается химический состав липидов клеточных мембран у холодоустойчивых и чувствительных видов (сортов)?
13. Какие изменения в растениях происходят во время первой и второй фаз закаливания?
14. Чем отличается понятие морозоустойчивости растений от их зимостойкости?
15. Какие механизмы помогают клеткам снижать концентрацию тяжелых металлов?

Кроссворд

По горизонтали: 1 – влияние одного растения на другое путем выделения в окружающую среду продуктов метаболизма; 2 – моносахарид, участвующий в первой реакции гликолиза; 3 – химические вещества, способные тормозить цепную реакцию окисления молекул липидов; 4 – комплекс природных метеофакторов, вызывающих водный дефицит у растений; 5 – основная растительная ткань, содержащая очень крупные межклетники и воздушные полости; 6 – растение, специфически реагирующее на воздействие того или иного внешнего фактора (химического элемента в почве, концентрации поллютантов в атмосфере); 7 – способность перенесения растениями комплекса неблагоприятных климатических условий, связанных с перезимовкой; 8 – растения, произрастающие в жарком и сухом климате, которые хорошо приспособлены к перенесению атмосферной и почвенной засухи; 9 – растения пресных мест обитания, обладающие ограниченными способностями приспосабливаться к высокому содержанию солей в почве; 10 – программируемая смерть части клеток, чтобы ценой их гибели спасти жизнь всего растения; 11 – неорганические ионы и низкомолекулярные органические соединения, понижающие водный потенциал клеток и защищающие мембраны, ферменты, структурные макромолекулы от повреждения; 12 – настройка растительного организма на изменяющиеся условия среды путем формирования защитных механизмов; 13 – проведение экспресс-оценки (отбора) большого количества селекционного материала на какой-либо признак; 14 – пептиды, активно связывающие ионы тяжелых металлов с образованием хелатов; 15 – отношение количества нормально развитых растений, достигших полной спелости, к числу имевшихся всходов; 16 – растения с очень коротким периодом вегетации; 17 – химические соединения, выделяемые высшими растениями в окружающую среду, обусловливающие явление аллелопатии; 18 – гликопротеиды, связывающие молекулы определенных углеводов и выполняющие функции рецептора в реакциях узнавания и взаимодействия клеток.



По вертикали: 1 – генетически предопределенный процесс приспособления растений к изменяющимся условиям среды; 2 – способность растений сохранять нормальный рост и развитие в присутствии в окружающей атмосфере вредных газов; 3 – растение, имеющее специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности корнеобитаемого субстрата; 4 – неспецифические изменения растений в ответ на любое неблагоприятное внешнее воздействие, направленные на поддержание их жизнедеятельности; 5 – низкомолекулярные белки теплового шока, способные распознавать макромолекулы с нарушенной структурой, «метить» их и разрушать; 6 – специфический белок, который синтезируется в клетках растений в ответ на внезапное воздействие стрессора и «опекает» функционирование конкретных макромолекул и мембран; 7 – химические соединения, представляющие собой комплексные с металлом соли, в которых металл находится внутри молекулы; 8 – растения, занимающие промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами, формирующие защитные механизмы за-

сухоустойчивости в онтогенезе в ответ на действие недостатка влаги; 9 – вещество, накапливающееся в клетках при воздействии на растения стресс-факторов, которое увеличивает растворимость белков и улучшает осморегуляцию клеток; 10 – лабильная пространственная структура макромолекулы; 11 – ферменты, катализирующие процесс замены в молекулах липидов насыщенных жирных кислот на ненасыщенные; 12 – специфический стрессовый белок, образующийся в клетках растений в условиях засухи и способствующий повышению устойчивости растений; 13 – растения, обычный способ обитания которых состоит в полном или частичном погружении в воду; 14 – вещества, выделяемые микроорганизмами, которые являются вредными или ядовитыми для высших растений; 15 – биологические пограничные структуры, состоящие из липидов и белков; 16 – метилированные аминокислоты, которые, играя роль совместимых осмолитов, участвуют в повышении концентрации клеточного сока.

4.3.5. Рекомендуемая литература

Основная:

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 640 с.

2. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.

3. Физиология растений / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]. – М.: Академия, 2005. – 635 с.

4. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 224 с.

5. Моисеева, Н.П. Физиология и биохимия растений: метод. указания к лаборатор. работам. Ч. 2 / Н.П. Моисеева, В.Е. Гусейнова, И.Ю. Борцова. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 72 с.

Дополнительная:

6. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.

7. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. – 244 с.

8. Практикум по росту и устойчивости растений / В.В. Полевой, Т.В. Чиркова, Л.А. Лутова [и др.]. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 212 с.

9. Полонский, В.И. Оценка зерновых злаков на устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам / В.И. Полонский, Н.А. Сурин. – Новосибирск: Изд-во СО РАСХН, 2003. – 128 с.

10. Гончарова, Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Э.А. Гончарова. – СПб.: Изд-во ВИР, 2005. – 112 с.

11. Практикум по физиологии растений / В.Б. Иванов, И.В. Плотникова, Е.А. Живухина [и др.]. – М.:Академия, 2001. – 144 с.

12. Методические рекомендации по оценке селекционного материала на устойчивость к стрессовым факторам внешней среды / О.П. Родченко, Г.П. Скворцова, В.И. Полонский [и др.]. – М.: Изд-во СО ВАСХНИЛ, 1990. – 54 с.

13. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур / А.Ф. Титов, Т.В. Акимова, В.В. Таланова [и др.]. – М.: Наука, 2006. – 144 с.

14. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.

15. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 212 с.

ТЕМЫ РЕФЕРАТИВНЫХ РАБОТ

1. Клетка как структурная и функциональная единица живой материи.
2. Принцип компартментации – основа жизнедеятельности клетки.
3. Мембрана – основа клетки.
4. Макроэргические соединения и их роль в метаболизме клетки.
5. Функции белковых молекул.
6. Биосинтез белка и регуляция этого процесса.
7. Понятие о ферментах: химическая природа, основная функция, регуляция активности.
8. Пути транспорта веществ через мембрану.
9. Водный потенциал клетки и его составляющие величины.
10. Верхние и нижние «двигатели» водного потока.
11. Влияние внутренних и внешних факторов на поглотительную деятельность корневой системы.
12. Водный баланс и водный дефицит.
13. Значение транспирации в жизни растений.

14. Устьичная и внеустьичная регуляция транспирации.

15. Физиологические основы орошения.

16. Экологические группы растений по отношению к фактору водообеспеченности.

17. Физиологические основы применения удобрений.

18. Роль в жизни растений азота, калия, фосфора и их усвояемые формы.

19. Роль в жизни растений кальция, магния, серы и их усвояемые формы.

20. Превращения азотистых веществ в растениях.

21. Диагностика дефицита минеральных элементов в растениях.

22. Что такое гидропоника?

23. Лист как орган фотосинтеза.

24. Световая фаза фотосинтеза.

25. Особенности фотосинтеза у C_3- и C_4-растений.

26. Зависимость фотосинтеза от внешних и внутренних факторов.

27. Энергетический баланс окисления глюкозы. КПД процесса и физиологическая эффективность дыхания.

28. Физиологическая роль восстановленных соединений и АТФ в процессах жизнедеятельности растений.

29. Механизм сопряжения транспорта электронов в митохондриях с образованием макроэргических связей АТФ.

30. Дыхание на рост и на поддержание.

31. Обмен углеводов при формировании семян и плодов.

32. Обмен углеводов при прорастании семян.

33. Влияние почвенно-климатических условий на химический состав плодов и семян сельскохозяйственных растений.

34. Роль фитогормонов в жизнедеятельности растений.

35. Влияние на процессы роста внутренних факторов и параметров окружающей среды.

36. Способы и приемы управления ростом растений (хирургические и химические).

37. Способы нарушения и продления глубокого покоя у растений.

38. Физиологические основы хранения семян, плодов, овощей и грубых кормов.

39. Способы и практические приемы ускорения созревания плодов.

40. Физиология накопления белков и запасных углеводов в зерне злаковых культур.

41. Фотосинтез фитоценозов и урожай.

42. Выращивание растений при искусственном облучении.

43. Потенциальная продуктивность культурных растений: результаты экспериментов в поле и в контролируемых условиях (фитотронах).

44. Физиологическая модель засухоустойчивого сорта пшеницы (ячменя).

45. Задача дня: повышение уровня адаптивности сортов сельскохозяйственных культур.

46. Методы физиологического контроля водообеспеченности растений.

47. Проблема устойчивости растений к вредным газообразным выделениям промышленности и транспорта.

48. Механизмы защиты растений от токсического действия ионов тяжелых металлов.

49. Реакция растений на повышенные концентрации углекислого газа и увеличенный уровень УФ-радиации в свете глобального изменения климата.

50. Растения как звено регенерации атмосферы и воды в биологической системе жизнеобеспечения человека.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ВЫПОЛНЕНИЯ КОНТРОЛЬНЫХ РАБОТ

При изучении дисциплины физиологии растений студентам заочного отделения необходимо выполнить две контрольные работы. Задания для каждой из них обеспечивают два перечня по 100 вопросов в каждом. Как в первой, так и во второй работе необходимо ответить на 7 вопросов. Номера вопросов для таких индивидуальных заданий соответствуют двум последним цифрам шифра и берутся из двух таблиц, приведенных ниже. Предпоследняя цифра шифра находится в первой колонке (по вертикали), а последняя – в верхней строчке (по горизонтали). В точке пересечения этих двух линий (колонки и строчки) обозначены номера вопросов, на которые студент должен дать ответ.

К примеру, если шифр равен 2036, то следует взять две последние цифры, т.е. 36. Соответственно по вертикали находим предпоследнюю цифру 3, а по горизонтали берем последнюю цифру 6. В точке их пересечения приведены искомые номера вопросов: 4, 18, 31,

49, 60, 81 и 90. На все эти вопросы в контрольной работе необходимо привести достаточно полные ответы.

При выполнении студентами каждой контрольной работы ответы следует приводить в краткой форме. В них должен содержаться фактический материал, по которому определяется степень проработки тех или иных вопросов студентом. В ответах, кроме описательной части, целесообразно приводить конкретные примеры и цифровые данные, характеризующие тот или иной физиологический либо биохимический процесс. Приблизительный объем ответов на все контрольное задание, состоящее из 7 вопросов, соответствует 10–12 листам А4 или стандартной школьной тетради. С правой стороны каждой страницы следует оставлять поля для заметок. В конце контрольной работы необходимо указать список использованной литературы (автор, название, год и место издания, а также год издания методических указаний). Кроме того, должна быть личная подпись студента, выполнившего задание, а также дата его выполнения.

Контрольная работа № 1

1. Физиология растений как наука (предмет, задачи, методы).
2. Клетка как структурная и функциональная единица живой материи.
3. Принцип компартментации – основа жизнедеятельности клетки.
4. Физиологические функции основных клеточных органелл.
5. Химический состав клетки.
6. Цитоплазма как гетерогенная система (физико-химические свойства).
7. Строение и основные свойства плазмалеммы и тонопласта.
8. Строение и функции клеточного ядра.
9. Полуавтономные клеточные органеллы: пластиды и митохондрии.
10. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы и другие органеллы клетки.
11. Образование и рост клеточной стенки.
12. Строение и химический состав клеточной стенки.
13. Поры и плазмодесмы. Апопласт и симпласт.
14. Конституционные и запасные вещества растения. Основные формы запасных веществ.

15. Понятие о нуклеиновых кислотах. Главные функциональные группы нуклеиновых кислот.

16. Структура и функция ДНК, м-РНК, т-РНК, р-РНК.

17. Макроэргические соединения и их роль в метаболизме клетки.

18. Классификация аминокислот, образование пептидов и белков в растительной клетке.

19. Первичная, вторичная и третичная структура белков. Функции белковых молекул.

20. Физические и химические свойства белков. Качественные реакции на белки.

21. Биосинтез белка и регуляция этого процесса.

22. Понятие о ферментах: химическая природа, основная функция, регуляция активности.

23. Классификация ферментов. Специфичность и механизм действия ферментов. Кофакторы ферментов.

24. Липиды: природа, физические и химические свойства, функциональная роль.

25. Углеводы: природа, физические и химические свойства, функциональная роль.

26. Пассивный и активный транспорт веществ через мембрану. Мембранные переносчики.

27. Электрические свойства мембран. Потенциалы покоя и действия. Понятие о раздражимости клетки.

28. Состояние и активность воды в клетке.

29. Причины плазмолиза и деплазмолиза.

30. Тургор: значение концентрации осмолитов, клеточной стенки, внешних условий.

31. Понятие о водном потенциале клетки и его составляющих величинах.

32. Поглощение воды растительной клеткой.

33. Поступление воды в растение. Верхние и нижние «двигатели» водного потока.

34. Корневое давление, явления гуттации и плача растений.

35. Влияние внутренних факторов на поглотительную деятельность корневой системы.

36. Влияние внешних факторов на поглотительную деятельность корневой системы.

37. Корневая система – орган поглощения воды и минеральных веществ.

38. Передвижение воды по растению: ближний транспорт.

39. Передвижение воды по растению: дальний транспорт. Явление межмолекулярного сцепления воды.

40. Водный баланс растения. Причины появления водного дефицита.

41. Влияние недостатка воды на рост, фотосинтез и дыхание растений.

42. Транспирация и ее биологическое значение. Особенности верхнего «двигателя» водного потока.

43. Транспирация как физиологический процесс. Факторы, определяющие ее величину.

44. Интенсивность и продуктивность транспирации, транспирационный коэффициент. Значение этих показателей в растениеводстве.

45. Нарушение водообмена, его причины и последствия.

46. Структура и функции устьичного аппарата растений.

47. Механизм движения устьичных клеток. Фотоактивная, гидроактивная и гидропассивная реакция устьиц.

48. Устьичная и внеустьичная регуляция транспирации.

49. Физиологические основы орошения.

50. Понятие об относительной транспирации. Интенсивность и продуктивность транспирации, средние значения этих показателей.

51. Водоудерживающее значение клетки в процессе транспирации. Роль кутикулярной транспирации.

52. Зависимость анатомо-морфологической структуры листовых пластинок от яруса.

53. Экологические группы растений по отношению к фактору водообеспеченности.

54. Влияние внутренних и внешних факторов на развитие и функционирование корневой системы.

55. Пути оптимизации поглотительной деятельности корня.

56. Поглощение минеральных веществ корнями растений.

57. Роль в жизни растений азота, калия, фосфора и их усвояемые формы.

58. Роль в жизни растений кальция, магния, серы и их усвояемые формы.

59. Необходимые для жизнедеятельности растений микроэлементы.

60. Транспорт ионов в корнях.

61. Превращения азотистых веществ в растениях.

62. Реутилизация элементов минерального питания в растении.

63. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение минеральных веществ корнями.

64. Физиологические нарушения при недостатке отдельных элементов минерального питания.

65. Диагностика дефицита минеральных элементов в растениях.

66. Физиологические основы применения удобрений.

67. Планетарное значение фотосинтеза.

68. Лист как орган фотосинтеза. Строение хлоропластов. Оптические свойства пигментов листа.

69. Хлорофилл: строение молекулы, физические, оптические и химические свойства.

70. Возбуждение хлорофилла под действием света. Пути трансформации лучистой энергии. Понятие о флуоресценции.

71. Организация и функционирование пигментных систем.

72. Световая фаза фотосинтеза.

73. Циклическое и нециклическое фотофосфорилирование.

74. Темновая фаза фотосинтеза. Цикл Кальвина.

75. Особенности фотосинтеза у C_3- и C_4-растений.

76. Фотосинтез по типу толстянковых. Понятие о фотодыхании.

77. Значение работ К. А. Тимирязева в области фотосинтеза.

78. Зависимость фотосинтеза от внешних и внутренних факторов.

79. Световая и углекислотная компенсационные точки.

80. Строение и физиологические особенности светолюбивых и теневыносливых растений.

81. Суточная динамика и возрастные изменения фотосинтеза.

82. Интенсивность фотосинтеза и продуктивность.

83. Методы измерения интенсивности фотосинтеза.

84. Гликолиз: химические реакции, регуляция, энергетика.

85. Связь дыхания и брожения. Возможные пути дальнейшего превращения пировиноградной кислоты в растительных тканях.

86. Аэробная фаза дыхания. Последовательность химических реакций в цикле Кребса.

87. Окислительное фосфорилирование на уровне субстрата и в электрон-транспортной цепи.

88. Энергетический баланс окисления глюкозы. КПД процесса и физиологическая эффективность дыхания.

89. Понятие о пентозофосфатном цикле окисления глюкозы.

90. Физиологическая роль восстановленных соединений и АТФ в процессах жизнедеятельности растений.

91. Значение дыхания в жизнедеятельности растений.

92. Методы измерения интенсивности дыхания.

93. Дегидрогеназы: химическая природа, характер действия.

94. Понятие о дыхательной цепи переносчиков электронов.

95. Цитохромы: химическая природа, характер действия, функциональное значение.

96. Механизм сопряжения транспорта электронов в митохондриях с образованием макроэргических связей АТФ.

97. Величины дыхательного коэффициента при окислении различных дыхательных субстратов (углеводов, жиров, органических кислот).

98. Дыхание на рост и на поддержание.

99. Зависимость дыхания растительных тканей от внешних факторов (температура, влажность, концентрация кислорода и углекислоты) и возраста.

100. Дыхание как основной энергетический процесс в прорастающих семенах.

Номера вопросов для выполнения контрольной работы № 1

Предпоследняя цифра шифра	Последняя цифра шифра									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
0	2,19, 30,43, 59,72, 81	4,20, 35,49, 61,76, 83	1,16, 34,51, 64,82, 90	6,22, 40,53, 65,71, 84	9,18, 36,44, 62,78, 86	12,21 37,47, 59,72, 89	3,22, 42,50, 67,78, 91	7,20, 33,49, 61,75, 84	10,23, 45,52, 66,71, 92	2,17,29, 46,62, 80, 93
1	5,17, 33,49, 63,80, 85	6,21, 36,50, 66,79, 88	10,23 39,48, 59,72, 81	3,15, 41,52, 66,76, 87	8,25, 32,57, 69,88, 97	2,17, 39,54, 70,83, 94	9,25, 38,48, 64,79, 99	5,19, 40,46, 58,74, 88	13,25, 39,51, 66,78, 94	11,27, 35,47, 58,73, 96
2	7,23, 34,47, 58,75, 92	8,24, 41,53, 67,77, 89	5,17, 33,45, 60,78, 99	12,27, 37,54, 67,79, 97	4,19, 31,55, 64,77, 85	7,15, 33,46, 61,84, 98	13,29, 36,55, 71,82, 96	8,24, 32,49, 62,80, 95	1,15, 31,57, 68,85, 96	14,22, 38,48, 60,82, 99
3	1,18, 31,45, 61,71, 82	2,15, 32, 42, 62,76, 88	11,25 42,55, 70,83, 94	6,20, 34,46, 58,75, 96	10,22 40,54, 66,83, 95	5,24, 34,52, 63,78, 92	4,18, 31,49, 60,81, 90	11,26, 35,51, 65,85, 99	14,28, 41,50, 63,75, 93	3,16, 30,57, 72,87, 95

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
4	12,26, 38,48, 65,76, 93	9,22, 35, 50, 69,78, 99	10,27 43,51, 74,83, 92	8,18, 30,45, 62,84, 100	11,23 36,58, 72,88, 96	1,16, 30,59, 71,81, 99	6,20, 37,56, 69,78, 93	13,28, 43,59, 74,82, 98	4,21, 36,54, 67,80, 97	12,28, 40,53, 64,79, 90
5	4,16, 32,46, 57,68, 88	13,26, 41, 54, 70,87, 92	3,21, 37,53, 70,81, 94	13,27, 40,56, 71,86, 96	3,19, 35,50, 66,86, 93	12,26, 38,57, 68,77, 90	11,29, 34,58, 74,89, 95	7,22, 39,48, 65,79, 95	9,27, 42,56, 73,81, 94	8,23,34, 55,68, 89, 98
6	13,24 40,52, 67,72, 90	5,19, 37, 56, 66,73, 82	9,25, 39,52, 70,84, 91	2,16, 31,47, 60,80, 91	14,29, 42,54, 69,85, 99	4,21, 32,49, 65,77, 98	15,27, 41,57, 72,86, 97	3,19, 33,55, 69,77, 91	13,25, 44,60, 75,86, 93	5,19,32, 47,62, 84, 92
7	6,21, 38,46, 58,73, 85	1,15, 30,44, 61,76, 100	7,22, 35,51, 63,79, 85	11,24, 38,48, 65,87, 98	7,23, 36,53, 70,86, 91	8,24, 42,56, 74,82, 97	9,28, 40,50, 60,77, 89	15,29, 43,63, 80,96, 99	6,17, 33,62, 64,79, 98	10,24, 35,56, 74,89, 95
8	14,27, 39,55, 71,89, 99	8,20, 31,45, 60,74, 89	10,26, 37,54, 68,77, 90	5,16, 30,43, 51,59, 73	14,26 41,53, 67,91, 98	6,20, 38,48, 64,76, 94	14,28, 42,55, 73,87, 99	4,23, 36,51, 68,83, 100	12,26, 37,59, 69,88, 96	11,20, 31,49, 63,89, 100
9	2,18, 29,43, 64,75, 81	12,28, 42, 50, 65, 87, 91	3,17, 34,47, 63,75, 93	9,21, 33,45, 61,76, 87	1,18, 32,44, 57,69, 83	10,25, 39,52, 67,80, 94	2,17, 41,53, 70,81, 90	14,27, 44,56, 68,84, 92	7,18, 30,47, 61,73, 98	1,16, 29,45, 62,86, 93

Контрольная работа № 2

1. Транспорт органических веществ в растении.
2. Обмен углеводов при формировании семян и плодов.
3. Транспорт азота и накопление белков в зерновках в процессе созревания злаковых и зернобобовых культур.
4. Обмен углеводов при прорастании семян.
5. Биосинтез жиров в растениях.
6. Превращения органических веществ в семенах масличных культур при их созревании.
7. Биосинтез органических соединений в корнях.
8. Катаболические и анаболические процессы в растениях.
9. Физиологическая роль витаминов в жизни растений.
10. Физиологическая роль веществ вторичного происхождения (эфирных масел, гликозидов, дубильных веществ и др.).

11. Влияние почвенно-климатических условий на химический состав сельскохозяйственных растений.

12. Понятие о росте растений. Принципы регуляции роста.

13. Роль фитогормонов в жизнедеятельности растений.

14. Места синтеза фитогормонов в растениях, их транспорт, и распределение по органам.

15. Механизмы действия различных фитогормонов на процессы роста клеток и органов.

16. Эффект от практического применения ауксина и его синтетических аналогов.

17. Практическое использование в растениеводстве гиббереллинов и цитокининов.

18. Физиологическое значение природных ингибиторов (абсцизовой кислоты, этилена и др.) и их практическое использование.

19. Механизм действия на растения ретардантов. Применение ретардантов в сельскохозяйственной практике.

20. Влияние на процессы роста внутренних факторов (возраст, физиологическое состояние, генетические особенности и др.).

21. Влияние параметров окружающей среды (температура, свет, влажность, минеральное питание и др.) на рост растений. Значения оптимумов основных внешних факторов.

22. Скорость роста и методы ее измерения.

23. Периодичность роста. Закон Сакса.

24. Суточная и сезонная ритмичность роста.

25. Способы и приемы управления ростом растений (хирургические и химические).

26. Природа различных тропизмов и их значение для растений.

27. Природа настических движений и их биологическая роль.

28. Понятие о развитии растений. Принципы регуляции развития.

29. Понятие о фотопериодической реакции растений. Экологический контроль зацветания растений.

30. Основные этапы органогенеза растений.

31. Физиология старения растений. Гормоны, индуцирующие процес-сы старения.

32. Понятие глубокого покоя у растений. Способы и приемы его нарушения и продления.

33. Вынужденный покой: физиолого-биохимические изменения растений в период подготовки к покою, биологическое значение покоя.

34. Физиологические основы хранения семян, плодов, овощей и грубых кормов.

35. Обмен веществ в прорастающих семенах.

36. Зависимость прорастания семян от внутренних факторов и условий внешней среды.

37. Физиологические процессы, происходящие при формировании плодов (значение вегетативных органов, околоплодника, семян).

38. Процессы созревания сочных плодов (биохимические превращения веществ, роль фитогормонов, изменение интенсивности дыхания).

39. Способы и практические приемы ускорения созревания плодов.

40. Формирование клубнеплодов и корнеплодов. Роль внешних условий и фитогормонов в образовании клубней.

41. Формирование семян: транспорт ассимилятов и реутилизация органических веществ.

42. Взаимодействие вегетативных и репродуктивных органов в процессе накопления и превращения веществ при формировании семян.

43. Влияние внутренних факторов и условий внешней среды на качество плодов и семян.

44. Биохимические превращения, происходящие при послеуборочном дозревании плодов.

45. Влияние факторов внешней среды на процессы синтеза растительных масел.

46. Способы ускорения дозревания плодов.

47. Биохимические процессы, происходящие при послеуборочном дозревании семян.

48. Роль генетических и внешних факторов в интенсификации синтеза запасных веществ в продуктивных органах растений.

49. Пути улучшения питательной ценности и качественного состава белков, липидов, углеводов.

50. Физиология накопления белков и запасных углеводов в зерне злаковых культур.

51. Изменение качества урожая сельскохозяйственных культур в зависимости от условий минерального питания.

52. Влияние природно-климатических факторов и погодных условий на качество урожая культурных растений.

53. Хозяйственная и биологическая продуктивность растений. Повышение коэффициента хозяйственной эффективности в процессе выведения новых сортов.

54. Фотосинтез фитоценозов. Влияние на фотосинтез густоты стояния растений, архитектоники, минерального питания и орошения.

55. Параметры оценки фитоценозов как целостных фотосинтезирующих систем.

56. Продуктивность фотосинтеза в зависимости от площади листьев и продолжительности их фотосинтетической деятельности.

57. Выращивание растений при искусственном облучении (электросветокультура).

58. Потенциальная продуктивность культурных растений: результаты экспериментов в поле и в контролируемых условиях (фитотронах).

59. Защитно-приспособительные реакции растений в ответ на действие повреждающих факторов.

60. Характеристика критических периодов в онтогенезе, во время которых воздействие стрессоров на растения максимально.

61. Прохождение закаливания растениями как процесс приспособления к перенесению неблагоприятных условий среды.

62. Физиолого-биохимические изменения, происходящие у теплолюбивых растений, под влиянием пониженных температур.

63. Механизмы адаптации растений к низким положительным температурам.

64. Холодоустойчивость растений и способы (агротехнические, селекционные) ее повышения.

65. Процессы, происходящие при замерзании растительных тканей. Условия и причины вымерзания растений.

66. Морозоустойчивость растений и способы (агротехнические, селекционные) ее повышения.

67. Роль белков холодового шока в приспособлении растений к стрессору.

68. Комплекс факторов, отрицательно влияющих на растения в зимний период: выпревание, вымокание, действие ледяной корки, выпирание, зимняя засуха.

69. Зимостойкость растений и способы (агротехнические, селекционные) ее повышения.

70. Методы диагностики жизнеспособности зимующих сельскохозяйственных культур (в зимний период, ранней весной).

71. Действие на растения избытка влаги.

72. Анатомические и физиолого-биохимические показатели устойчивости растений к затоплению.

73. Причины полегания основных сельскохозяйственных культур.

74. Агротехнические приемы профилактики полегания растений.

75. Нарушения, происходящие в обмене веществ растений, под действием высоких температур. Диапазоны значений температур для отдельных жизненных процессов.

76. Адаптация к жаре и жароустойчивость растений.

77. Нарушение физиологических и биохимических процессов у растений при засухе и совместном действии недостатка влаги и высокой температуры.

78. Адаптация растений к недостатку влаги в почве.

79. Полевые и лабораторные методы диагностики засухоустойчивости растений.

80. Приемы повышения засухоустойчивости культурных растений.

81. Критические периоды в водообмене разных растений.

82.Физиологические и анатомо-морфологические особенности засухоустойчивых растений.

83. Физиологическая модель засухоустойчивого сорта.

84. Методы физиологического контроля водообеспеченности растений.

85. Нарушения, происходящие в обмене веществ растений, под действием засоления.

86. Приспособление растений к засолению. Типы галофитов.

87. Адаптация к засолению. Солеустойчивость культурных растений и способы ее повышения.

88. Проблема устойчивости растений к вредным газообразным выделениям промышленности и транспорта.

89. Аллелопатические взаимодействия растений.

90. Особенности физиологических процессов у больного растения.

91. Влияние воздушных и почвенных поллютантов на растения.

92. Механизмы защиты растений от токсического действия ионов тяжелых металлов.

93. Синтез стрессовых белков – один из универсальных механизмов приспособления растений к стрессорам.

94. Изучение физиологии растений при воздействии на них новых стресс-факторов (повышенная концентрация углекислого газа, увеличенный уровень УФ-радиации) в свете глобального изменения климата.

95. Растения как звено регенерации атмосферы и воды в биологической системе жизнеобеспечения человека.

96. Задача дня: повышение уровня адаптивности сортов сельскохозяйственных культур.

97. Проблема комплексной устойчивости сортов культурных растений к стрессорам.

98. Полевые и лабораторные методы оценки растений на устойчивость к основным стресс-факторам.

99. Использование методов биотехнологии в выведении устойчивых к неблагоприятным экологическим факторам сортов.

100. Получение трансгенных растений как способ увеличения их устойчивости к стрессорам и повышения качества урожая.

Номера вопросов для выполнения контрольной работы № 2

Предпоследняя цифра шифра	Последняя цифра шифра									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
0	1,15, 26,44, 59,64, 100	3,20, 30,49, 58,70, 99	5,18, 34,45, 60,69, 98	7,24, 41,51, 66,77, 86	13,29, 41,44, 57,62, 89	14,28, 38,45, 60,75, 98	15,24, 40,49, 74,83, 94	13,28, 39,51, 65,78, 93	16,29, 41,51, 69,79, 91	4,22,34, 47,62,72, 98
1	4,19, 28,46, 57,64, 89	6,17, 33,47, 61,72, 94	11,24, 40,55, 63,77, 93	12,23, 30,56, 65,76, 87	2,16, 33,52, 63,77, 100	1,18, 34,53, 68,83, 96	5, 20, 30,47, 59,73, 99	23,36, 50,62, 77,83, 97	3,21, 33,48, 69,84, 96	13,26,38, 56,63,78, 86
2	9,21, 32,48, 61,74, 87	2,23, 35,52, 70,85, 97	8,16, 37,54, 65,78, 89	4,27, 39,46, 58,68, 82	10,28, 38,47, 59,75, 98	3,15; 32,54, 63,84, 31	9,25, 42,44, 65,71, 90	1,15, 31,47, 68,78, 85	11,28, 35,48, 61,71, 97	6,18,36, 49,61,70, 92
3	5,20, 31,50, 62,73, 84	10,27, 39,53, 69,82, 100	3,22, 34,44, 60,73, 96	6,25, 43,53, 65,81, 95	14,27, 42,55, 65,78, 86	13,26, 43,50, 66,81, 90	12,21, 35,51, 77,83, 100	7,26, 43,52, 66,80, 99	2,17, 37,55, 65,81, 86	10,29,38, 54,63,77, 91

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
4	8,16, 33,52, 68,78, 86	9,22, 37,41, 63,80, 93	7,23, 31,47, 61,72, 98	8,20, 35,48, 62,84, 91	4,24, 43,56, 64,76, 85	6,19, 30,45, 61,72, 92	2,16, 37,46, 75,83, 96	9,22, 35,53, 65,87, 95	10,27, 36,57, 73,82, 86	5,20,35,50, 68,82,99
5	11,25, 39,44, 59,72, 97	1,19, 32,49, 67,70, 79	9,17, 36,44, 59,80, 99	2,16, 37,55, 66,80, 94	9,15, 31,44, 57,73, 91	11,20, 36,52, 67,79, 93	4,17, 37,58, 69,80, 93	8,25, 42,56, 67,82, 98	13,29, 42,69, 83,90, 94	8,17,37,49, 69,80,86
6	10,22, 41,54, 69,80, 90	4,18, 36,46, 57,73, 91	11,21, 38,45, 58,74, 90	13,26, 42,51, 64,81, 87	3,21, 35,50, 68,81, 97	14,27, 39,46, 58,73, 89	6,19, 36,55, 67,79, 87	3,16, 31,52, 65,76, 93	5,23, 30,45, 57,62, 75	10,21,32, 55,67,83, 98
7	14,26, 38,51, 68,79, 96	12,25, 43,51, 66,76, 87	9,24, 39,69, 80,88, 91	1,20, 40,49, 70,81, 92	7,29, 38,54, 69,81, 94	5,22, 37,53, 65,76, 96	11,24, 40,56, 70,82, 95	11,14, 26,43, 66,75, 92	9,18, 35,46, 59,72, 99	12,25,42, 58,62,81, 88
8	2,21, 31,45, 60,71, 98	11,13, 28,42, 71,81, 100	12,23, 34,48, 61,73, 100	14,29, 36,44, 60,75, 87	5,18, 37,55, 70,88, 95	12,25, 43,54, 68,79, 94	1,17, 31,47, 57,71, 93	6,28, 38,45, 75,86, 94	14,26, 36,52, 63,77, 91	7,22,30,50, 72,83,95
9	6,18, 36,49, 60,73, 86	8,15, 26,48, 66,80, 96	2,20, 37,50, 65,83, 97	3,15, 30,44, 58,73, 95	17,35, 46,59, 79,84, 92	8,22, 40,56, 76,85, 97	10,29, 38,76, 80,88, 95	4,20, 35,44, 60,81, 100	10,24, 38,54, 68,85, 92	1,19,40,56, 74,82 99

ОТВЕТЫ НА ВОПРОСЫ ТЕСТ-ЗАДАНИЙ

Модульная единица 1.1. Физиологии клетки

1 – 3; 2 – 1; 3 – 3; 4 – 4, 5; 5 – 1; 6 – 3; 7 – 3; 8 – 3; 9 – 1; 10 – 4; 11 – 3; 12 – 3; 13 – 2; 14 – 2; 15 – 3; 16 – 1; 17 – 1; 18 – 3; 19 – 5; 20 – 2.

Модульная единица 1.2. Химический состав клетки

1 – 1, 2; 2 – 1; 3 – 3; 4 – 2; 5 – 1; 6 – 1; 7 – 2; 8 – 1; 9 – 3; 10 – 1; 11 – 1, 3; 12 – 1, 2; 13 – 5; 14 – 3; 15 – 3; 16 – 5; 17 – 1; 18 – 2; 19 – 3; 20 – 2.

Модульная единица 2.1. Водный обмен

1 – 2; 2 – 3; 3 – 1; 4 – 3; 5 – 1; 6 – 3; 7 – 3; 8 – 2; 9 – 1; 10 – 1; 11 – 1; 12 – 1; 13 – 1; 14 – 3; 15 – 2; 16 – 3; 17 – 4, 5; 18 – 2, 3; 19 – 3; 20 – 1, 4.

Модульная единица 2.2. Минеральное питание растений

1 – 5; 2 – 2, 4; 3 – 3; 4 – 2; 5 – 2; 6 – 1; 7 – 2, 5; 8 – 4; 9 – 4; 10 – 2; 11 – 2; 12 – 2; 13 – 3; 14 – 3; 15 – 3; 16 – 3; 17 – 3; 18 – 1; 19 – 3; 20 – 3.

Модульная единица 3.1. Фотосинтез

1 – 1; 2 – 3; 3 – 3; 4 – 2; 5 – 5; 6 – 2; 7 – 4; 8 – 4; 9 – 1; 10 – 1; 11 – 3; 12 – 3; 13 – 4; 14 – 3; 15 – 3; 16 – 4; 17 – 1; 18 – 5; 19 – 1; 20 – 4.

Модульная единица 3.2. Дыхание

1 – 3; 2 – 2; 3 – 5; 4 – 2; 5 – 2; 6 – 4; 7 – 2; 8 – 2; 9 – 1; 10 – 5; 11 – 2; 12 – 3; 13 – 1; 14 – 1; 15 – 1.

Модульная единица 3.3. Обмен и транспорт органических веществ

1 – 3; 2 – 2; 3 – 3; 4 – 4; 5 – 2; 6 – 2; 7 – 2; 8 – 2,3; 9 – 4; 10 – 3; 11 – 1; 12 – 2; 13 – 2; 14 – 1; 15 – 2; 16 – 1; 17 – 3.

Модульная единица 4.1. Рост и развитие растений

1 – 1, 4; 2 – 3; 3 – 2; 4 – 3; 5 – 2; 6 – 3; 7 – 3; 8 – 1; 9 – 2; 10 – 3; 11 – 1; 12 – 4; 13 – 4; 14 – 3; 15 – 2; 16 – 3; 17 – 3; 18 – 3; 19 – 3; 20 – 1.

Модульная единица 4.2. Формирование качества урожая сельскохозяйственных культур

1 – 2; 2 – 2; 3 – 1; 4 – 3; 5 – 4; 6 – 4; 7 – 2; 8 – 1; 9 – 1; 10 – 2; 11 – 2; 12 – 3; 13 – 2; 14 – 3; 15 – 3; 16 – 2,3; 17 – 4; 18 – 3; 19 – 1; 20 – 2.

Модульная единица 4.3. Приспособление растений к стрессорам

1 – 1, 3; 2 – 1; 3 – 2; 4 – 1, 3; 5 – 3; 6 – 2, 3; 7 – 2; 8 – 3; 9 – 2; 10 – 1,3; 11 – 2; 12 – 1; 13 – 4; 14 – 1; 15 – 2; 16 – 1, 2; 17 – 1,3; 18 – 4; 19 – 3; 20 – 2.

ОТВЕТЫ НА ВОПРОСЫ КРОССВОРДОВ

Модульная единица 1.1. Физиология клетки

По горизонтали: 1– рибосомы; 2 – плазмалемма; 3 – цитозоль; 4 – ген; 5 – антикодон; 6 – ядро; 7 – вакуоль; 8 – гомеостаз; 9 – диплоид; 10 – денатурация; 11 – комплементарность; 12 – лейкопласты; 13 – лизосомы; 14 – оператор; 15 – раздражимость; 16 – ДНК; 17 – гаплоид; 18 – пероксисомы.

По вертикали: 1– рецептор; 2 – плазмодесмы; 3 – симпласт; 4 – аквапорины; 5 – мембрана; 6 – клетка; 7 – мутация; 8 – антипорт; 9 – конформация; 10 – антитела; 11 – локус; 12 – компетентность; 13 – репликация; 14 – нуклеотид; 15 – оперон; 16 – симпорт; 17 – стенка; 18 – геном.

Модульная единица 1.2. Химический состав клетки

По горизонтали: 1– пролин; 2 – витамины; 3 – амиды; 5 – амилоза; 4 – белки; 6 – валин; 7 – гликопротеиды; 8 – амилопектин; 9 – гуанин; 10 – альбумины; 11 – апофермент; 12 – глицерин; 13 – гексозы; 14 – дисахариды; 15 – лигнин; 16 – метионин; 17 – каллоза; 18 – лактоза; 19 – пентоза; 20 – полисахарид.

По вертикали: 1 – суберин; 2 – аланин; 3 – серин; 4 – мальтоза; 5 – аминокислоты; 6 – аденин; 7 – глицин; 8 – аргинин; 9 – лизин; 10 – амилаза; 11 – пептиды; 12 – воска; 13 – крахмал; 14 – дезоксирибоза; 15 – тимин; 16 – сахароза; 17 – кофермент; 18 – рибоза.

Модульная единица 2.1. Водный обмен

По горизонтали: 1 – пасока; 2 – гидратация; 3 – гидрофиты; 4 – Заленский; 5 – гуттация; 6 – транспирация; 7 – завядание; 8 – тургор; 9 – гуттат; 10 – мезофиты; 11 – водообеспеченность; 12 – гипоксия; 13 – белок.

По вертикали: 1 – диполь; 2 – гидрат; 3 – корнеобеспеченность; 4 – плазмолиз; 5 – гидатоды; 6 – осмос; 7 – кутикула; 8 – гигрофиты; 9 – водообмен; 10 – Паскаль; 11 – аквапорин; 12 – изотонический; 13 – корень; 14 – набухание; 15 – ксилема; 16 – плач; 17 – устьице; 18 – засуха.

Модульная единица 2.2. Минеральное питание растений

По горизонтали: 1 – нитратредуктаза; 2 – транспорт; 3 – кремний; 4 – гидропоника; 5 – магний; 6 – микроэлементы; 7 – железо; 8 – аддитивность; 9 – аммоний; 10 – минерализация; 11 – хлороз; 12 – ассимиляция; 13 – орнитин; 14 – синергизм; 15 – мочевина; 16 – мембрана; 17 – цинк; 18 – кобальт.

По вертикали: 1 – натрий; 2 – сера; 3 – зола; 4 – амиды; 5 – аэропоника; 6 – кальций; 7 – фосфор; 8 – антагонизм; 9 – реутилизация; 10 – марганец; 11 – Кноп; 12 – молибден; 13 – азот; 14 – хлор; 15 – калий; 16 – гем; 17 – медь; 18 – апопласт; 19 – ион.

Модульная единица 3.1. Фотосинтез

По горизонтали: 1 – каротиноиды; 2 – тилакоид; 3 – фотосинтез; 4 – люминесценция; 5 – калий; 6 – фотофосфорилирование; 7 – прово-

димость; 8 – лист; 9 – ферредоксин; 10 – фитол; 11 – диполь; 12 – хлоропласт; 13 – донор; 14 – пластохинон; 15 – фотосенсибилизатор.

По вертикали: 1 – каротин; 2 – тиамин; 3 – ксантофилл; 4 – хлоренхима; 5 – Кальвин; 6 – спектр; 7 – хлорофилл; 8 – рост; 9 – фотосистема; 10 – фотодыхание; 11 – устьице; 12 – хлорофиллид; 13 – кислород; 14 – калория; 15 – углекислота; 16 – архитектоника; 17 – фитотроника; 18 – феофитин; 19 – плато.

Модульная единица 3.2. Дыхание

По горизонтали: 1 – амилаза; 2 – цитохромы; 3 – каталаза; 4 – фумарат; 5 – дыхание; 6 – алкогольдегидрогеназа; 7 – оксидазы; 8 – окисление; 9 – глюкоза; 10 – рибофлавин; 11 – лактат; 12 – субстрат; 13 – цинк; 14 – катаболизм; 15 – кофермент; 16 – пируват; 17 – цикл; 18 – глюконеогенез.

По вертикали: 1 – аскорбат; 2 – лиазы; 3 – фосфорилирование; 4 – сукцинат; 5 – оксалоацетат; 6 – фенолаза; 7 – Кребс; 8 – вода; 9 – митохондрия; 10 – малат; 11 – кислород; 12 – липиды; 13 – фермент; 14 – кристы; 15 – медь; 16 – марганец; 17 – железо; 18 – гликолиз; 19 – биотин.

Модульная единица 4.1. Рост и развитие растений

По горизонтали: 1 – ауксины; 2 – фитогормон; 3 – ингибиторы; 4 – компетенция; 5 – зародыш; 6 – дефолиация; 7 – наследственность; 8 – цветение; 9 – развитие; 10 – старение; 11 – семя; 12 – ген; 13 – опыление; 14 – ретарданты; 15 – фитохром; 16 – скарификация; 17 – тотипотентность.

По вертикали: 1 – апекс; 2 – морфогенез; 3 – меристема; 4 – рост; 5 – настии; 6 – фотопериодизм; 7 – симбиоз; 8 – регенерация; 9 – свет; 10 – геотропизм; 11 – нутация; 12 – тропизмы; 13 – полярность; 14 – покой; 15 – белок.

Модульная единица 4.3. Приспособление растений к стрессорам

По горизонтали: 1 – аллелопатия; 2 – глюкоза; 3 – антиоксиданты; 4 – засуха; 5 – аэренхима; 6 – индикатор; 7 – зимостойкость; 8 – ксерофиты; 9 – гликофиты; 10 – апоптоз; 11 – осмолиты; 12 – приспособление; 13 – скрининг; 14 – фитохелатины; 15 – выживаемость; 16 – эфемеры; 17 – колины; 18 – лектины.

По вертикали: 1 – адаптация; 2 – газоустойчивость; 3 – галофит; 4 – стресс; 5 – убиквитины; 6 – шаперон; 7 – хелаты; 8 – мезофиты; 9 – пролин; 10 – конформация; 11 – десатуразы; 12 – осмотин; 13 – гидророфиты; 14 – маразмины; 15 – мембраны; 16 – бетаины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко [и др.]. – Ростов н/Д: Феникс; Харьков: Торсинг, 2004. – 224 с.
2. Гуляев, Г.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению / Г.В. Гуляев, В.В. Мальченко. – М.: Россельхозиздат, 1983. – 240 с.
3. Коваль, С.Ф. Растение в опыте / С.Ф. Коваль, В.П. Шаманин. – Омск: Омскбланкиздат, 1999. – 201 с.
4. Конев, С.В. Фотобиология / С.В. Конев, И.Д. Волотовский. – Минск: Изд-во БГУ, 1974. – 350 с.
5. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высшая школа, 2005. – 736 с.
6. Кунижев, С.М. Краткий словарь биохимических терминов / С.М. Кунижев, Е.В. Денисова, С.Ф. Андрусенко. – М.: Вузовская книга, 2005.–86 с.
7. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.
8. Полонский, В.И. Оценка зерновых злаков на устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам / В.И. Полонский, Н.А. Сурин. – Новосибирск: Изд-во СО РАСХН, 2003. – 126 с.
9. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала /В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 168 с.
10. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2007. – 212 с.
11. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский. – Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. – 206 с.
12. Усманов, И.Ю. Экологическая физиология растений / И.Ю. Усманов, З.Ф. Рахманкулова, А.Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 224 с.
13. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под ред. Н.Н. Третьякова. – М.: Колос, 2000. – 640 с.
14. Чайлахян, М.Х. Терминология роста и развития высших растений / М.Х. Чайлахян, Р.Г. Бутенко, О.Н. Кулаева [и др.]. – М.: Наука, 1982. – 95 с.
15. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. – 244 с.

Введение
в физиологию растений

Издание 2-е, переработанное, дополненное

Учебное пособие

Полонский Вадим Игоревич

Редактор Т.М. Мастрич

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 24.49.04.953.П. 000381.09.03 от 25.09.2003 г.
Подписано в печать 7.04.2014. Формат 60х84/16 Бумага тип. № 1.
Печать – ризограф. Усл. печ. л. 21,5. Тираж 110 экз. Заказ № 189
Издательство Красноярского государственного аграрного университета
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117