

Н. И. ЯКУШКИНА

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

**Допущено Министерством просвещения СССР
в качестве учебного пособия для студентов
биологических специальностей педагогических
институтов**

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1980

ББК 28.57
Я49

Рецензенты: доктор биологических наук В. В. Анкиев,
кафедра ботаники МГПИ им. В. И. Ленина

Якушкина Н. И.
Я49 Физиология растений: Учеб. пособие для студентов
биол. спец. пед. ин-тов. — М.: Просвещение, 1980. —
303 с., ил.

Все разделы пособия рассматриваются с позиций молекулярной биологии. Вскрыты механизмы регуляции физиологических процессов, лежащих в основе онтогенеза растений и адаптации к среде обитания. Показано, что растительный организм и все протекающие в нем процессы являются результатом длительной эволюции. Уделено внимание связи физиологии растений с растениеводством.

31 $\frac{60602-512}{103(03)-80}$ 50-80 4309021000

ББК 28.57
581.4

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биологическая наука непрерывно развивается, меняются не только взгляды на отдельные вопросы, но и общие подходы к ее изучению. Поэтому возникла необходимость в создании нового учебного пособия по физиологии растений.

В данном пособии в основном сохранена общеприятая последовательность в изложении отдельных вопросов физиологии. Вместе с тем, учитывая решающее значение для современного этапа развития физиологии растений достижений молекулярной биологии, мы сочли необходимым в первой главе остановиться на молекулярных основах клеточной организации, обратив внимание на связь между химической структурой и физиологическими функциями отдельных органических соединений. Одновременно в этом разделе даны основы современного понимания физиологических аспектов роли нуклеиновых кислот и белков-ферментов в передаче и реализации наследственных свойств. Этот раздел позволит студенту правильно понять современный уровень развития физиологии растений. Во всех остальных главах, особенно посвященных росту и развитию, достижения молекулярной биологии нашли непосредственное отражение.

Одним из центральных вопросов современной биологической науки является вопрос о механизмах, обеспечивающих регуляцию жизненных процессов. Именно регуляторные механизмы обеспечивают слаженность физиологических процессов, упорядоченность развития организмов, способность их к адаптации, к меняющимся условиям. В этой связи мы считали необходимым более подробно остановиться на механизмах регуляции как на молекулярном, так и на организменном уровне (гормональная регуляция).

Небольшой объем не позволил достаточно подробно остановиться на всех разделах, и поэтому некоторые из них пришлось изложить конспективно.

Данное пособие рассчитано на студентов педагогических институтов — будущих учителей, именно поэтому большое внимание уделено рассмотрению взаимосвязи физиологических процессов, созданию целостного представления о растительном организме. Учитель средней школы должен обладать широким кругозором, в этой связи в руководстве частные вопросы физиологии рассматриваются как проявления общебиологических закономерностей.

Автор приносит большую благодарность коллективу кафедры ботаники Московского областного педагогического института имени Н. К. Крупской и кафедре физиологии растений Воронежского государственного университета, в особенности доценту Д. П. Викторову и доценту Г. С. Эрдели за большую помощь, оказанную при написании данного пособия. Автор благодарен также своим бывшим аспирантам, преподающим в различных педагогических институтах страны, замечания и пожелания которых оказались весьма полезными.

Выражаю также большую признательность зав. кафедрой ботаники Ленинградского педагогического института имени Герцена, проф. В. В. Аникьеву и коллективу кафедры ботаники МГПИ имени В. И. Ленина за внимательный просмотр рукописи и сделанные ими замечания.

Доктор биологических наук, профессор
Н. И. Якушкина

ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений относится к биологическим наукам. Биология — наука о жизни — издавна разделялась на два основных направления: анатомо-морфологическое и физиологическое. Как всякая классификация, такое разделение условно. Действительно, как изучать отдельные органы, не принимая во внимание их функции, или изучать процессы, не касаясь тех структур, где они локализованы? В последнее время биологи стремятся теснее связать процессы с определенными внутренними структурами. Так, например, для понимания процесса дыхания важное значение имеет изучение микроскопической и субмикроскопической структуры митохондрий, где этот процесс локализован. Биологические функции многих макромолекул связаны с их формой. Хорошо известно решающее значение двухцепочечной структуры ДНК. Именно такая структура обеспечивает важнейшее свойство данного соединения — способность к самовоспроизведению. Не вызывает сомнений решающая роль конфигурации белков-ферментов для осуществления их каталитической активности. Все же разделение биологии на указанные направления продолжает существовать, это вызвано как общими тенденциями к углублению специализации, так и различиями в методах исследования. Основной метод у анатомо-морфологов описательный, тогда как у физиологов — экспериментальный.

Физиологическое направление в биологии делится на физиологию животных и физиологию растений. Еще со времени Аристотеля мир живых существ делят на царство животных и царство растений. Это также условно. Чем больше мы углубляемся в понимание сущности биологических явлений, тем больше нас поражает универсальность многих процессов. Действительно, все организмы используют соединения углерода как материал для построения своего тела, воду как универсальный растворитель, соединения фосфорной кислоты как источник энергии, нуклеиновые кислоты как хранитель наследственной информации, белки как катализаторы. Показано, что такой центральный процесс, протекающий во всех живых организмах, как синтез белка, сходен не только в общих чертах, но и во многих деталях. В этом отношении интересны исследования советского ученого А. Спирина, показавшего возможность гибридизации субъединиц рибосом, выделенных из растительных и животных организмов. Природа удивительно экономна, и, несмотря на внешнее огромное разнооб-

разие, во многих процессах заложены одни и те же механизмы. Все это приводит к выводу, что во многих случаях различия между растениями и животными носят больше количественный характер. Однако существуют и качественные различия. Каковы же особенности растительного организма по сравнению с животным? Прежде всего эти особенности проявляются на клеточном уровне. Как правило, клетки растений имеют определенную форму благодаря наличию жесткой пектоцеллюлозной оболочки. Животные клетки такой твердой оболочки не имеют и могут легко изменять свою форму. Многие растительные клетки, в отличие от животных, обладают особыми органеллами — пластидами, а также системой вакуолей. Как правило, в них отсутствует центриоль. Есть существенные различия и в процессах, происходящих в растительном и животном организме. В отличие от животных растения в большинстве случаев фиксированы, способность к движению у них очень ограничена. Рост растений отличается от роста животного организма. Растения растут в течение всей жизни, тогда как большинство животных прекращает рост после того, как достигнет определенных размеров. Рост животных в основном происходит за счет увеличения размеров уже имеющихся органов, а рост растений сопровождается появлением новых органов, т. е. включает в себя формообразовательные процессы. Животные во время роста выделяют вещество во внешнюю среду значительно больше, чем растения. Наконец, важнейшее значение имеет тот факт, что зеленые растения обладают способностью строить органическое вещество из простых неорганических соединений, тогда как животные питаются за счет готовых органических веществ.

Итак, физиология растений — это наука о процессах, происходящих в растительном организме. Задача физиологии растений заключается в раскрытии сущности этих процессов для того, чтобы научиться управлять ими. К. А. Тимирязев писал: «Физиолог не может довольствоваться пассивной ролью наблюдателя, как экспериментатор, он является деятелем, управляющим природой».

В этом определении заложена целая программа действия для каждого физиолога. Из него видно, что, с одной стороны, физиология растений — это теоретическая наука, которая опирается на последние достижения физики, химии, молекулярной биологии; с другой стороны, эта наука имеет большое практическое значение для земледелия.

Таким образом, в задачи физиологии растений входит раскрытие сущности процессов, протекающих в растительном организме, установление их взаимной связи, изменения под влиянием среды, механизмов их регуляции. Для решения указанных задач важнейшее значение имеет широкое применение диалектического метода. Физиология растений изучает процессы, происходящие в организме на разных уровнях организации: организменном, органном, клеточном, субклеточном, молекулярном и даже субмолекулярном. При изучении процессов на любом уровне надо всегда иметь в виду, что как в клетке, так и в организме в целом, все процессы тесно взаимосвязаны. Изменение любого процесса отражается на всей жизнедеятельности организма. Сложность биологических исследований заключается еще

и в том, что организм неотделим от среды и все физиологические процессы тесно взаимосвязаны с условиями среды. Любой физиологический процесс должен рассматриваться как продукт длительной эволюции, в течение которой выработалась способность растений к адаптации, приспособлению к изменяющимся условиям среды в процессе их онтогенеза. Растительный организм непрерывно развивается и в течение всей своей жизни. Это развитие расчленено на определенные этапы. Каждый этап развития имеет свои специфические особенности. Именно поэтому необходимо рассматривать растительный организм как непрерывно развивающуюся систему.

При изучении растительного организма на разных уровнях организации возможно два подхода. Первый — это переход от более высокого уровня к более низкому, сведение сложных биологических закономерностей ко все более и более простым физическим и химическим. Этот путь исследования, в последнее время широко применяемый биологами, привел к развитию молекулярной биологии — раскрытию наследственного кода, механизма биосинтеза белка, основных закономерностей поглощения и использования квантов света в процессе фотосинтеза и т. д. Однако, для того чтобы понять закономерности физиологических процессов, протекающих в целом организме, этот подход явно недостаточен. На основании имеющихся достижений в настоящее время начинает применяться иной путь — переход от изучения более простого ко все более сложному уровню организации. Этот второй подход был назван академиком В. А. Энгельгардтом «интегральным». В самом общем виде этот подход позволяет проследить развитие отдельных физиологических процессов в целом организме на основе следующей общей схемы: ДНК — РНК — белок-фермент — биохимическая реакция — физиологический процесс — свойство клетки — свойство органа — свойство организма. По-видимому, на всех уровнях указанной схемы процессы регулируются. Регулируется активность репликации ДНК, образование РНК и белков, активность белков-ферментов, дифференциация клеток и т. д. Раскрытие механизмов регуляции на разных уровнях реализации генетической информации позволит подойти к пониманию того, каким образом оплодотворенная яйцеклетка превращается в целый многоклеточный организм. Это приблизит нас и к пониманию механизма адаптации организмов к условиям внешней среды.

Достижения молекулярной биологии уже оказали заметное влияние на физиологию растений. Именно благодаря достижениям молекулярной биологии получили новую интерпретацию известные ранее факты о роли фитогормонов в процессах роста и развития растений. Сейчас фитогормонам подобно гормонам животных организмов отводится важнейшая роль как в регуляции различных физиологических процессов, так и в процессе приспособления к условиям внешней среды. В этой связи одна из важнейших задач, стоящих перед физиологами, заключается в раскрытии механизма гормональной регуляции.

Изучение на молекулярном уровне внесло много нового в объяснение процессов поступления питательных веществ в растение. Однако надо сказать, что вопросы поступления и особенно передвижения

питательных веществ по растению во многом остаются еще неясными. По-видимому, широкое развитие применения удобрений в нашей стране выдвигает перед физиологами задачи дальнейшей разработки основ корневого питания растений.

За последние годы велики успехи в понимании первичных процессов фотосинтеза, хотя еще много вопросов требует дальнейшего изучения, для того чтобы осуществить мечту человека — полностью воспроизвести этот процесс в искусственной обстановке.

Советская школа физиологии растений всегда обращала пристальное внимание на управление растительными организмами с целью повышения их продуктивности. В настоящее время эта проблема стоит во всем мире чрезвычайно остро. Важно охранять природу и одновременно поднять общую продуктивность биосферы. Для этого перед физиологами стоит задача изучать поведение растений в сообществах, в ценозах. Особенно важным является то, о чем писал еще К. А. Тимирязев, — повысить коэффициент использования солнечной энергии.

Нет сомнений, что все более широкое применение принципов, открытых при молекулярно-биологических исследованиях в изучении процессов на уровне целого растения и растительных сообществ, позволит подойти к управлению ростом, развитием, а следовательно, и продуктивностью растительных организмов.

Изучение физиологии растений имеет большое значение для учителя. Оно поможет ему на уроках дать правильное представление о жизни растительного организма, о его огромной роли в жизни нашей планеты. Знание физиологии растений поможет также в работе по охране растений от различных вредных воздействий.

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетка — основная структурная и функциональная единица жизни, ограниченная полупроницаемой мембраной и способная к самовоспроизведению. Клетки разных живых организмов имеют свои отличительные особенности. Как известно, все организмы делят на прокариоты (бактерии, сине-зеленые водоросли), клетки которых не имеют оформленного ядра, и эукариоты, клетки которых обязательно содержат ядро. Существенные различия в структуре имеются и у клеток, входящих в состав одного и того же организма. В многоклеточном организме имеются высокоспециализированные клетки, которым присущи свои специфические функции. Клетка корня с корневым волоском не похожа на клетку флоэмы или клетку мезофилла листа. Однако всякое изучение должно начинаться не с выявления различия между разными клетками, а с установления наиболее характерного для обобщенной клетки.

Для всех клеток характерны те же функции, которыми можно характеризовать и жизнь в целом. Они способны к самовоспроизведению, к использованию и превращению энергии, к синтезу больших и сложных молекул. Клетка, как и все живое, является результатом длительной эволюции и характеризуется высокой упорядоченностью своей структуры.

Открытие клеточного строения организма непосредственно связано с изобретением микроскопа. В 1665 г. голландский ученый Роберт Гук усовершенствовал простейший микроскоп и рассмотрел с его помощью срез пробки. На этом срезе оказались видимыми отдельные ячейки. Роберт Гук назвал их клетками. Однако только в середине XIX в. этому открытию было придано надлежащее значение. На основе многочисленных наблюдений, главным образом благодаря работам ботаника М. Шлейдена (1838) и зоолога Т. Шванна (1839), была сформулирована клеточная теория строения организмов. Согласно этой теории, все живое состоит из клеток и их производных. Трудно переоценить значение этого обобщения. Ф. Энгельс причислял открытие клеточного строения организмов к трем величайшим открытиям XIX в. (наряду с эволюционной теорией происхождения видов и законом сохранения энергии). Значение открытия клеточного строения организмов многогранно. Оно дало основу для утверждения взгляда о единстве происхождения всего живого, открыло возможность изучения живого на уровне клетки. Вместе с тем при изучении

многоклеточных организмов надо помнить, что каждая клетка находится в тесном взаимодействии с другими клетками и что организм — это единое целое, а не сумма клеток.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Долгое время считали, что клетка — это масса протоплазмы, которая окружена клеточной оболочкой и содержит ядро. Такое представление просуществовало до усовершенствования методов микроскопического исследования. Разрешающая сила самого сильного светового микроскопа составляет около 150—200 нм и не позволяет увидеть многие органеллы, а тем более рассмотреть их внутреннее строение. Последнее стало возможным лишь после изобретения электронного микроскопа. Известно, что электроны обладают волновыми свойствами, это позволяет их использовать подобно световым волнам. Высокая разрешающая способность электронного микроскопа объясняется малой длиной волны, соответствующей электрону. В связи с этим разрешающая способность электронного микроскопа примерно на 2—3 порядка выше светового микроскопа и составляет около 1 нм. Правда, ценность электронного микроскопа снижается из-за ряда технических трудностей. Низкая проникающая способность электронов заставляет использовать ультратонкие срезы — 300—500 нм. Кроме того, наблюдение в электронном микроскопе производится на фиксированных (умерщвленных) срезах. В связи с этим интерпретация картин, видимых в электронный микроскоп, должна проводиться с осторожностью. Не исключена возможность, что та или иная картина представляет собой артефакт (следствие отмирания). И все же применение электронного микроскопа значительно продвинуло наши знания о структуре и ультраструктуре клетки. Рассмотрение с помощью электронного микроскопа показало, что клетка обладает чрезвычайно сложной структурной организацией и представляет собой систему, дифференцированную на отдельные органеллы (рис. 1, 2).

В растительной клетке прежде всего надо различать клеточную оболочку и содержимое. Основные жизненные свойства присущи именно содержимому клетки — протопласту. Кроме того, для взрослой растительной клетки характерно наличие вакуоли — полости, заполненной клеточным соком.

Протопласт состоит из цитоплазмы и включенных в нее крупных органелл, видимых в световой микроскоп: ядра, пластид и митохондрий. В свою очередь, цитоплазма представляет собой сложную систему, включающую многочисленные субмикроскопические структуры, такие, как аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микротрубочки, рибосомы и др. Все указанные органеллы погружены в матрикс цитоплазмы — гиалоплазму, или основную плазму. (Если отцентрифугировать цитоплазму, то она разделится на две примерно равные части. В более плотной окажутся структурные образования, куда войдут все органеллы, а в менее плотной — гиалоплазма.) Каждая из органелл имеет свою структуру и ультраструктуру. Под ульт-



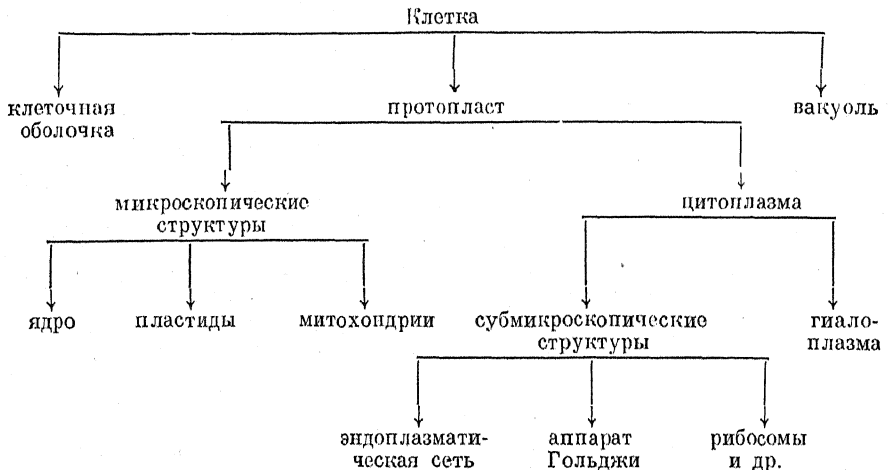
Рис. 1. Электронно-микроскопическая фотография молодой растительной клетки (по Н. В. Парамоновой):

1 — клеточная оболочка; 2 — пластиды; 3 — митохондрии; 4 — аппарат Гольджи; 5 — эндоплазматический ретикулум; 6 — ядро; 7 — вакуоль; 8 — крахмал.

граструктурой понимается расположение в пространстве отдельных молекул, составляющих данную органеллу. Даже с помощью электронного микроскопа далеко не всегда можно увидеть ультраструктуру более мелких органелл (рибосом). По мере развития науки открываются все новые структурные образования, находящиеся в цитоплазме, и в этой связи наши современные представления о ней ни в коей мере не являются окончательными. Клетки многоклеточного организма взаимосвязаны. Эта взаимосвязь осуществляется с помощью тяжелей цитоплазмы — плазмодесм.

Выяснение физиологических функций отдельных органелл связано с разработкой метода их изоляции (выделения из клетки). Таков метод дифференциального центрифугирования, основанный на разделении отдельных компонентов протопласта по их величине и плотности. В зависимости от ускорения удается выделить все более и более мелкие фракции органелл. Совместное применение методов электронной микроскопии и дифференциального центрифугирования дало возможность наметить связи между структурой и функциями отдельных органелл. В молекулярной биологии, или науке об особенностях строения и функциях отдельных макромолекул (белков и нуклеиновых кислот), сошлись усилия биохимиков, физиологов и морфологов, и именно это дало триумфальный успех.

Соотношение между отдельными видами структур в растительной клетке представлено на следующей схеме:



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

Рассмотрим основные свойства отдельных частей растительной клетки.

1. КЛЕТЧНАЯ ОБОЛОЧКА

Характерной особенностью растительной клетки является наличие твердой клеточной стенки. Клеточная оболочка придает клеткам и тканям растений механическую прочность, защищает протоплазматическую мембрану от разрушения под влиянием гидростатического давления, развиваемого внутри клетки. Однако такую оболочку нельзя рассматривать только как механический каркас. Клеточная оболочка, особенно в молодых клетках, играет определенную физиологическую роль. Она способна к росту, является противоифекционным барьером, принимает участие в поглощении минеральных веществ, являясь своеобразным ионообменником. Клеточная оболочка обладает такими свойствами, которые позволяют противостоять давлению воды внутри клетки, и в то же время обладает растяжимостью и способностью к росту. Она образуется из веществ, вырабатываемых компонентами протопласта. Первичная клеточная оболочка характерна для молодых клеток (рис. 5). По мере их старения образуется вторичная структура.

В состав клеточной оболочки входит целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, липиды и небольшое количество белка. Процентное соотношение веществ в первичных клеточных оболочках сильно колеблется. Для примера приведем состав оболочки клеток колеоптилей овса: целлюлозы — 25%, гемицеллюлозы — 51%, пектиновых веществ — 3—5%, белка — 10%, липидов — 4%. Остов клеточной оболочки составляют переплетенные микро- и макрофибриллы целлюлозы. Целлюлоза, или клетчатка ($C_6H_{10}O_5$)_n, представляет собой длинные неразветвленные цепочки, состоящие из 3—10 тыс. остатков глюкозы, соединенных 1,4-связями. Макромолекулы целлюлозы не встречаются в свободном виде, 100 молекул целлюлозы объединены в мицеллу, 20 мицелл объединены в микрофибриллу, 250 микрофибрилл составляют макрофибриллу (рис. 3). Макрофибриллы, мицеллы и микрофибриллы соединены в пучки водородными связями. Надо сказать, что структура микро- и макрофибрилл неоднородна. Наряду с хорошо организованными кристаллическими участками имеются паракристаллические, аморфные. Диаметр мицеллы составляет 5 нм, диаметр фибриллы — 30 нм. Микро- и макрофибриллы целлюлозы в клеточной оболочке погружены в аморфную желеобразную массу — матрикс. Матрикс состоит из гемицеллюлозы, пектиновых веществ и белка. Гемицеллюлоза, или полуклетчатка, — это смесь веществ, в которую входят пентозаны и гексозаны. Степень полимеризации у этих соединений меньше по сравнению с клетчаткой (150—300 мономеров, соединенные 1,3- и 1,4-связями). Пектиновые вещества — это полимерные соединения углеводного типа. Различают три вида пектиновых веществ. 1. Пектиновая кислота — представляющая собой цепочки, включающие от 5 до 100 остатков галактуроновой кислоты $\left(C \begin{array}{l} \diagup O \\ \diagdown H \end{array} - (CHOH)_4 - COOH \right)$, образующихся при окислении гексоз. 2. Пектин — это также цепоч-

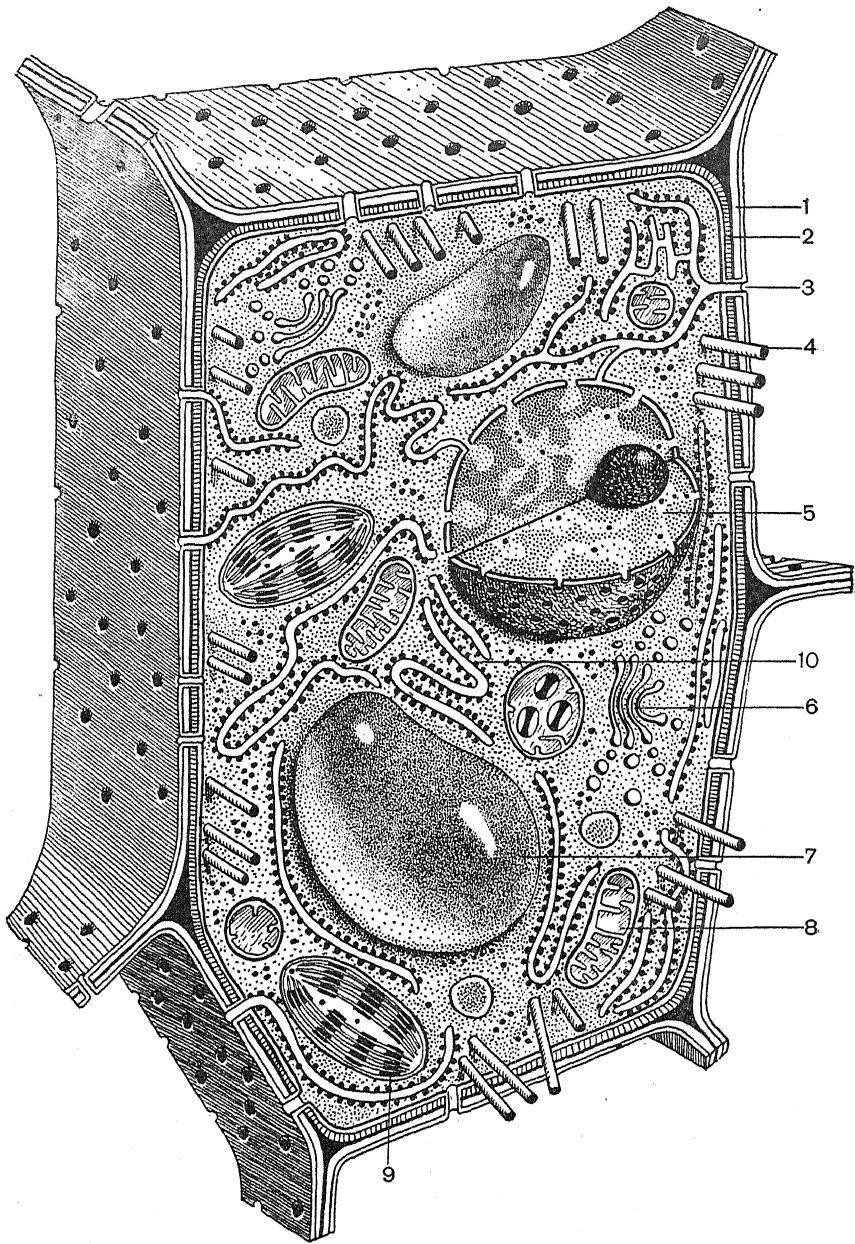


Рис. 2. Схема строения растительной клетки:

1 — клеточная оболочка; 2 — плазмалемма; 3 — плазмодесмы; 4 — микротрубочки; 5 — ядро; 6 — аппарат Гольджи; 7 — вакуоль; 8 — митохондрия; 9 — пластид; 10 — эндоплазматический ретикулум.

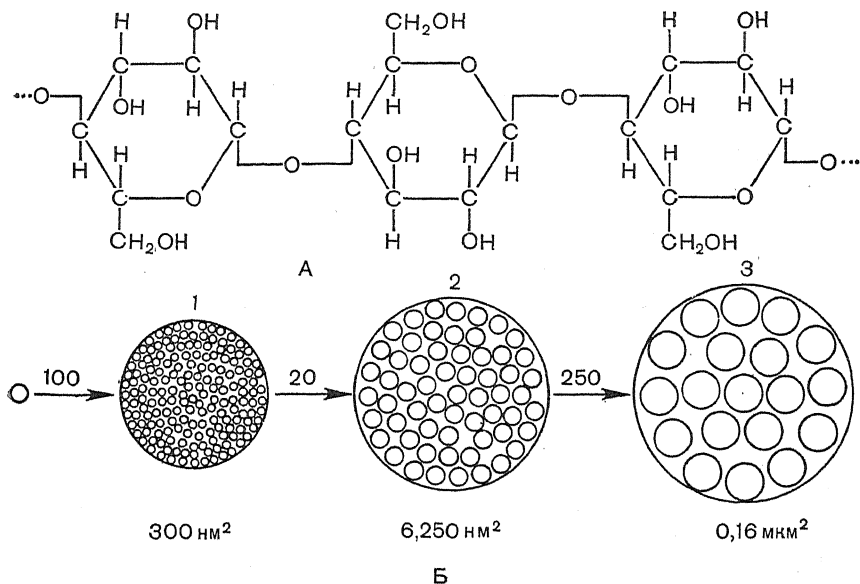


Рис. 3. Целлюлоза:

А — структура молекулы целлюлозы; Б — ассоциации молекул целлюлозы: 1 — мицелла; 2 — микрофибрилла; 3 — макрофибрилла.

ки галактуроновой кислоты, некоторые карбоксильные группы которой метилированы. Пектин дает коллоидные растворы и легко переходит в гель. 3. Протопектин, по-видимому, состоит из нескольких цепочек пектиновой кислоты, соединенных кальцием. Пектиновые вещества и гемицеллюлоза образуют трехмерную сетку.

В белке клеточных оболочек, получившем название экстенсина, содержится аминокислота оксипролин. Именно белок придает матриксу оболочки определенную структуру и эластичность. Не все пространство между фибриллами целлюлозы занято матриксом. Остаются промежутки, заполненные водой, которые составляют так называемое свободное пространство клетки и представляют собой единую систему (все промежутки соединены друг с другом).

Толщина клеточной стенки колеблется у разных видов растений от десятых долей до 10 мкм. В *первичной* оболочке каждой клетки имеются тонкие участки — первичные поровые поля, через которые обычно проходят *плазмодесмы* — цитоплазматические нити, обрамленные мембраной (плазмалеммой). На каждые 100 мкм² клеточной оболочки имеется примерно 10—30 плазмодесм диаметром 0,2 мкм (рис. 4). Благодаря плазмодесмам протоплазма всех клеток объединена в единое целое — симпласт.

Между клеточными оболочками двух соседних клеток в местах их соприкосновения имеется так называемая срединная пластинка; в со-

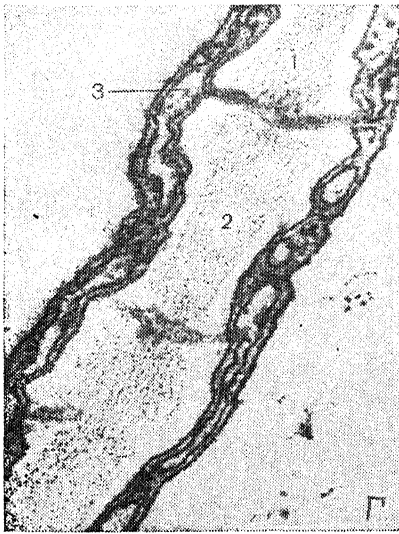


Рис. 4. Плазмодесмы на продольном срезе клеточной оболочки (по Н. В. Пармоновой):

1 — плазмодесмы; 2 — клеточная оболочка; 3 — эндоплазматический ретикулум.

став срединной пластинки входят пектиновые вещества, главным образом в виде пектатов кальция (кальцевая соль пектиновой кислоты). Эти вещества как бы цементируют, склеивают растущие клетки. При недостатке кальция пектиновые вещества превращаются в слизь, наблюдается ослизнение ткани и клетки разъединяются (мацерация ткани).

При созревании плодов пектиновые вещества срединных пластинок, склеивающие клетки, переходят в растворимую форму и благодаря этому плоды становятся мягкими.

Клеточная оболочка образуется при делении клеток. Она способна к *эластическому* (обратимому) растяжению. Эластическое растяжение происходит под влиянием развивающегося в клетке давления воды (тургорного давления). Макрофибриллы (рис. 5) целлюлозы не связаны между собой и скреплены только матриксом. Они

скользят друг около друга, клеточная оболочка становится тоньше, и это определяет ее эластичность. *Пластическое* необратимое растяжение — это собственно рост клеточной оболочки.

Клеточная оболочка способна к утолщению и видоизменению. В результате этого образуется ее вторичная структура. Утолщение оболочки происходит путем наложения новых слоев на первичную оболочку. Ввиду того что наложение идет уже на твердую оболочку, фибриллы целлюлозы в каждом слое лежат параллельно, а в соседних слоях — под углом друг к другу. Этим достигается значительная прочность и твердость *вторичной* оболочки. По мере того как число слоев фибрилл целлюлозы становится больше и толщина стенки увеличивается, она теряет эластичность и способность к росту. Во вторичной клеточной стенке содержание целлюлозы значительно возрастает, в некоторых случаях до 60% и более. По мере дальнейшего старения клеток матрикс оболочки может заполняться различными веществами — лигнином, суберином (одревеснение или опробковение оболочки). Лигнин образуется из гемицеллюлозы и пектиновых веществ.

Клеточная оболочка легкопроницаема как для воды, так и для растворенных веществ. Одревеснение заметно снижает ее проницаемость, а опробковение делает ее непроницаемой, вследствие чего клетка отмирает.

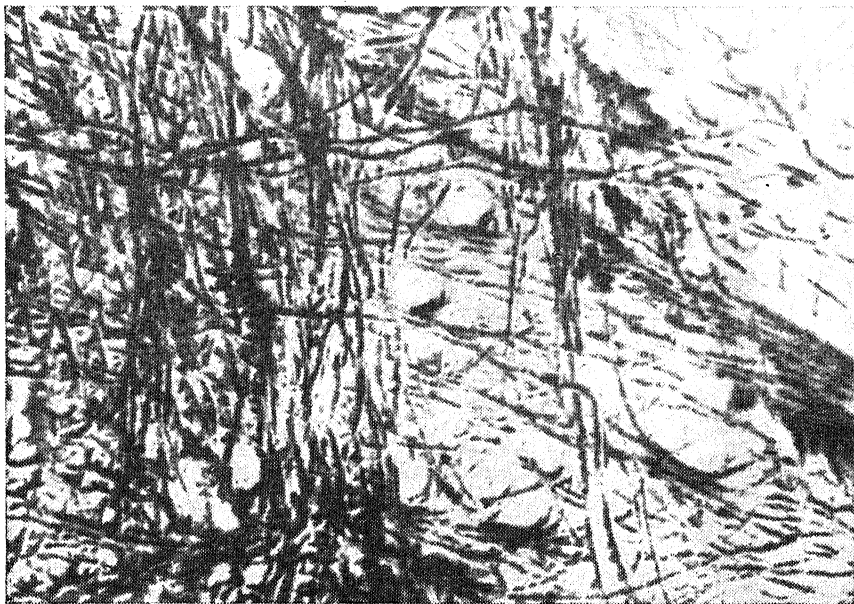


Рис. 5. Электронно-микроскопическая фотография клеточной стенки с неупорядоченным расположением микрофибрилл целлюлозы и плазмодесмами.

2. ЦИТОПЛАЗМА

Химический состав цитоплазмы очень разнообразен и изменчив. Анализы показывают, что цитоплазма на 80—85% состоит из воды. Сухое вещество цитоплазмы примерно на 75% состоит из белков, простых или сложных (нуклеопротеиды, гликопротеиды и т. д.). Кроме того, цитоплазма содержит значительное количество жироподобных веществ — липидов (15—20%). Большое количество воды определяет многие свойства цитоплазмы. На каждую молекулу белка в цитоплазме приходится около 18 тыс. молекул воды.

Цитоплазма обладает высокой вязкостью. Вязкость цитоплазмы зависит от содержания воды в ней, от сил сцепления между отдельными молекулами белка, от конфигурации белковых молекул. В зависимости от условий эти компоненты меняются и, следовательно, меняется вязкость. В среднем вязкость цитоплазмы в 18—25 раз выше вязкости воды. Вязкость цитоплазмы — важный признак, позволяющий судить о физиологическом состоянии клетки. Клетки молодых органов и тканей, как правило, обладают менее вязкой цитоплазмой. Вязкость цитоплазмы изменяется в процессе онтогенеза растительного организма, возрастая вплоть до бутонизации. В период бутонизации и цветения вязкость цитоплазмы в клетках вегетативных органов растений снижается, а после цветения снова увеличивается. Клетки генеративных органов растений отличаются обычно высокой вязкостью цитоплазмы. Понижение вязкости цитоплазмы

соответствует более интенсивному обмену, тогда как повышенная вязкость, но не слишком высокая, коррелирует с большой устойчивостью организма против неблагоприятных условий. Особенно высокой вязкостью цитоплазмы обладают клетки покоящихся органов, например сухих семян. Повышенная и пониженная температура, низкая влажность — все это увеличивает вязкость цитоплазмы. Однако не всегда неблагоприятные условия повышают вязкость. Под действием внешних условий могут нарушаться связи между белковыми молекулами, и это уменьшает вязкость цитоплазмы. Так, анаэробные условия вызывают разрыв — S—S-мостиков в молекулах белка (присоединение водорода переводит дисульфидные группировки в сульфгидрильные), благодаря этому вязкость снижается.

Цитоплазма содержит много воды и обладает подвижностью. Ее движение зависит от температуры, от доступа кислорода. Под воздействием веществ, тормозящих дыхание, движение цитоплазмы приостанавливается, прибавление АТФ ускоряет движение. Все это приводит к выводу, что движение цитоплазмы идет с использованием энергии, выделяемой в процессе дыхания.

Важным свойством цитоплазмы является эластичность. Так, если в цитоплазму ввести микроскопические кусочки металла и с помощью магнита сдвинуть их, то после прекращения действия магнита они опять займут прежнее положение. Эластичность цитоплазмы доказывает, что она обладает структурой, иначе говоря, составляющие ее молекулы расположены в пространстве определенным образом. Хотелось бы лишь заметить, что структура цитоплазмы очень мобильна. Благодаря структуре и прежде всего наличию мембран осуществляется разделение веществ по разным участкам клетки (*компартаментализация*). Отдельные химические соединения, легко реагирующие друг с другом, могут находиться в цитоплазме одной и той же клетки и не соприкасаться, а следовательно, не взаимодействовать. Вещества субстрата и соответственного фермента могут концентрироваться в определенных частях клетки, что облегчает их взаимодействие.

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

Мембраны. Трудно переоценить значение мембран в жизни клетки и организма. Мембраны определяют возможность проникновения в клетку и в отдельные органеллы различных веществ (проницаемость). На мембране или даже в самих мембранах проходят важнейшие процессы жизнедеятельности (перенос электронов в дыхательной цепи, окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование). Мембраны разделяют клетку на отдельные *компартаменты* (отсеки). На мембранах концентрируются, адсорбируются различные вещества и т. д.

Большинство мембран имеет сходный химический состав — это липопротеидные образования, содержащие около 60% белков и 40%

липидов, среди которых значительная доля принадлежит фосфолипидам. У фосфолипидов две гидроксильные группы в молекуле глицерина замещены жирными кислотами, а третья — фосфорной кислотой. К фосфорной кислоте могут быть присоединены различные соединения, чаще всего аминокислоты — этаноламин или холин. Важнейшим свойством молекулы фосфолипидов является полярность, так как они содержат полярную гидрофильную головку (фосфорная кислота, аминокислота) и два гидрофобных углеводородных хвоста (рис. 6). От фосфолипидов во многом зависит проницаемость мембран; они поддерживают ее структуру. Фосфолипиды влияют на активность белков-ферментов, входящих в состав мембран, изменяя их конформацию, а также создавая гидрофобную среду, благоприятствующую их действию. Толщина мембран составляет 6—10 нм. Изучением мембран заняты многие ученые во всех странах. Тем не менее структура мембран до настоящего времени не может считаться раскрытой. Дело в том, что разрешающая сила электронного микроскопа недостаточна, чтобы увидеть расположение молекул внутри мембран, в связи с этим большинство гипотез о структуре мембран покоится на определенных допущениях. До недавнего времени предполагалось, что все мембраны имеют сходную структуру. Это допущение основывалось на том, что мембраны под электронным микроскопом имеют трехслойное строение. На основании этих данных Робертсон с сотрудниками была предложена гипотеза элементарной мембраны. Согласно этой гипотезе, внутренний слой мембраны состоит из двух рядов липидов, окруженных двумя рядами белков. В состав мембран входят полярные липиды, ориентированные определенным образом. Молекулы липидов расположены таким образом, что гидрофобные углеводородные группировки обращены друг к другу, гидрофильные направлены в сторону белков. Однако современные исследования показали, что толщина различных мембран неодинакова. В связи с этим стало ясно, что и структура мембран может быть различна. В настоящее время имеются разнообразные модели структуры мембран (рис. 7).

Для некоторых мембран, в частности для плазмалеммы и для

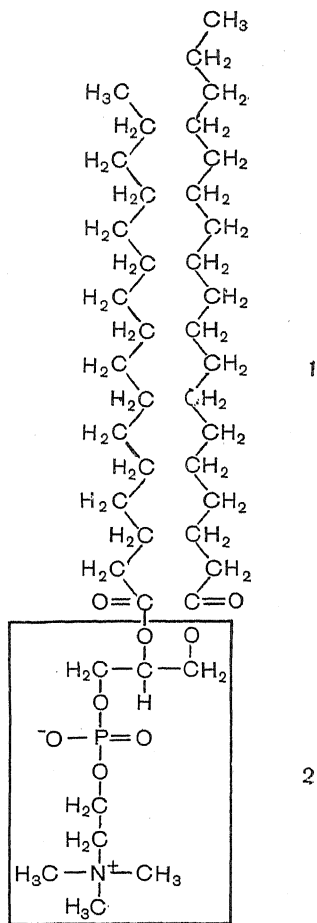


Рис. 6. Структура фосфолипидов:
1 — неполярные хвосты; 2 — полярная головка.

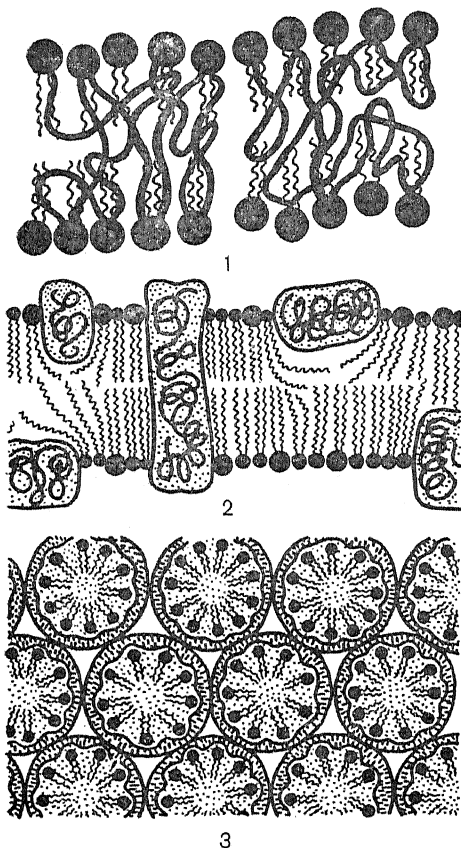


Рис. 7. Модели структуры мембран:

1 — модель двойного слоя с полипептидной цепью в углеводородной фазе; 2 — модель двойного слоя с полипептидной цепью, проходящей сквозь слой липидов; 3 — глобулярная модель, в которой полипептидные цепи обволакивают липидные мицеллы.

ности мембран, их асимметричность. В частности, на наружной поверхности плазматической мембраны располагаются белки рецепторы гормонов, а также некоторые белки, участвующие в транспорте веществ. Асимметричным может быть и расположение разных липидов. Именно асимметрия обуславливает то обстоятельство, что в большинстве случаев мембраны проницаемы для веществ в одном направлении. Необходимо подчеркнуть динамичность мембран. Многие компоненты могут изменять свое расположение в них. При этом миграция как белков, так и липидов может осуществляться как путем диффузии, так и активным путем, идущим с использованием энергии. Предполагают, что молекулы некоторых белков-ферментов могут вращать-

мембран хлоропластов, показано наличие глобулярных частиц. Методом замораживания со скалыванием было показано, что белки мембраны, состоящие по преимуществу из гидрофобных аминокислот, могут находиться внутри двойного слоя липидов в углеводородной фазе (рис. 7). Предлагается также модель, согласно которой липидный слой не является непрерывным. Мембрана как бы прошивается белковыми молекулами. Наконец, предложена модель, по которой мембраны состоят из липопротеидных глобул, в которых полипептидные цепи обволакивают липидные мицеллы. Необходимо помнить, что липиды различаются по размерам, конфигурации, заряду (фосфолипиды, гликолипиды и др.). В разных мембранах возможно их различное сочетание. Различны и мембранные белки. Вероятно, в зависимости от состава липидов и белков, входящих в состав той или иной мембраны, характер ее структуры различен.

Исследования последних лет выявили существенное различие в структуре внутренней и наружной поверхности мембран. Многие компоненты могут изменять свое расположение в них. При этом миграция как белков, так и липидов может осуществляться как путем диффузии, так и активным путем, идущим с использованием энергии. Предполагают, что молекулы некоторых белков-ферментов могут вращать-

ся в мембране и этому способствует изменение их конформации. Молекулы белков и липидов могут совершать перескок (флип-флоп) с одной стороны мембраны на другую. Этот перескок также требует обязательно затраты энергии. Обнаруженная способность к свободному передвижению в мембранах позволяет прийти к выводу о жидком состоянии мембран. Обработка мембран спиртом или хлороформом позволяет извлечь из них липиды. Если их затем снова добавить, то структура мембраны восстанавливается. Это дает основание полагать, что мембраны способны к самосборке.

Основная плазма, или гиалоплазма, представляет собой среду, в которую погружены все органеллы. По химическому составу это в основном водный коллоидный раствор белков, которые часто обладают ферментативной активностью. Кроме того, в основной плазме в растворенном виде находятся различные неорганические и органические вещества, промежуточные продукты обмена. Как и всякая коллоидная система, гиалоплазма может переходить из золя в гель и обратно. Под электронным микроскопом видно, что гиалоплазма имеет зернистую, или гранулярную, структуру. По мнению А. Фрей-Висслинга, глобулярные белки соединяются в извитые фибриллы. Таким образом, фибриллы, или цепочки, состоят как бы из отдельных бусинок (глобулярных белков). В образовании этих цепочек принимают участие разные связи. Это могут быть —S—S—мостики, или силы притяжения между кислотными и основными группировками в молекуле белка, гидрофобные взаимодействия и др. Переплетающиеся цепочки белков создают основу структуры гиалоплазмы. Кроме того, в гиалоплазме содержатся нити РНК. В плазме протекают многие важнейшие биохимические процессы, отсюда понятна локализация в ней многих ферментов. Гиалоплазма находится в тесном взаимодействии со всеми погруженными в нее органеллами, через нее осуществляется связь между отдельными органеллами. Гиалоплазма способна к движению.

Плазмалемма. Плазмалемма — это поверхностная одинарная мембрана, ограничивающая толщу цитоплазмы от пектоцеллюлозной оболочки. От свойств плазмалеммы во многом зависит характер обмена между внешней средой и клеткой. Толщина плазмалеммы около 7,5 нм. Показано, что в состав плазмалеммы входят глобулярные частицы. Возможно, входящие в состав плазмалеммы белки прерывают (пропизывают) липидный слой. Плазмалемма обладает полупроницаемостью, хотя и не идеальной. Она хорошо проницаема для воды и значительно слабее для растворенных веществ. Через плазмалемму осуществляется избирательный активный транспорт ионов и некоторых других веществ. Имеются данные, что в периоды активного роста поверхность плазмалеммы становится волнистой. В процессе роста клетки происходит быстрое увеличение поверхности плазмалеммы, ее рост. Он происходит путем присоединения к ней уже сформированных участков мембран, принадлежащих пузырькам аппарата Гольджи. Плазмалемма принимает участие в образовании клеточных оболочек. Вещества матрикса оболочки (гемицеллюлоза, пектиновые вещества) образуются аппаратом Гольджи и выделяются

через плазмалемму. Вместе с тем фибриллы целлюлозы образуются на наружной поверхности плазмалеммы. У прокариот (бактерий, сине-зеленых водорослей), которые не имеют митохондрий, плазмалемма может включать в себя ферменты дыхательной цепи.

Тонoplast. В молодой растительной клетке обычно имеется несколько мелких вакуолей (провакуолей). В процессе роста клетки из них образуется одна центральная вакуоль, отграниченная от цитоплазмы однопорной мембраной — тонопластом. Тонoplast обладает меньшей проницаемостью по сравнению с плазмалеммой. Во многих случаях вещества, проникающие через плазмалемму, не проникают через тонопласт и не попадают в вакуоль. Тонoplast, по-видимому, возникает из мембран эндоплазматической сети.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) — это сложная система каналов (рис. 8), окруженных мембранами, пронизывающая всю толщу цитоплазмы. Каналы имеют расширения — цистерны, которые могут обособляться в более крупные пузырьки и далее сливаться в вакуоли. Каналы и цистерны эндоплазматической сети заполнены электроннопрозрачной жидкостью — энхилемой, содержащей растворимые белки и другие соединения. К мембране эндоплазматической сети могут быть прикреплены особые рибонуклеопротеидные частицы — рибосомы. Благодаря этому поверхность мембран становится шероховатой. Такие мембраны носят название гранулярных в отличие от гладких — агранулярных.

Мембраны эндоплазматической сети связаны с мембраной ядра. Имеются данные, что эндоплазматическая сеть возникает благодаря выростам, образующимся на наружной ядерной мембране. Каналы эндоплазматической сети соединены с перинуклеарным пространством (между ядерными мембранами). Все это указывает на важнейшую роль эндоплазматической сети в осуществлении взаимосвязи между разными частями клетки. Не исключено, что каналы эндоплазматической сети проходят через плазмодесмы и осуществляют связь и между отдельными клетками.

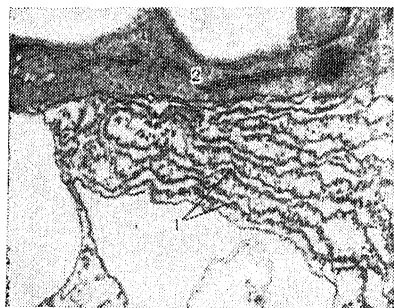


Рис. 8. Шероховатый эндоплазматический ретикулум с прикрепленными рибосомами в мезофилле листа (увел. 60 000) (по Н. В. Парамоновой):

1 — эндоплазматический ретикулум;
2 — хлоропласт.

Физиологическое значение эндоплазматической сети многообразно. Каналы эндоплазматической сети могут использоваться для внутри- и межклеточного транспорта различных веществ. Образовавшиеся на рибосомах белки могут проникать в энхилему, заполняющую каналы. Благодаря этому белки транспортируются внутри клетки и также между

клетками. Мембраны эндоплазматической сети разделяют клетку на отдельные отсеки (компарменты) и тем самым предупреждают случайные взаимодействия веществ.

Эндоплазматическая сеть очень лабильна, она может возникать и разрушаться. В молодых, только что образовавшихся клетках эндоплазматическая сеть развита слабо. Сильное развитие эндоплазматической сети наблюдается в клетках в период их интенсивного роста.

Аппарат Гольджи представляет собой стопку цистерн, окруженных мембранами (рис. 9). Кроме цистерн, имеется ряд сферических пузырьков. Цистерны (уплощенные мешочки, окруженные мембранами) получили название диктиосом. Аппарат Гольджи имеет два конца, два полюса. На одном полюсе, формирующем, образуются новые цистерны. На втором полюсе, секретирующем, происходит образование пузырьков. И тот и другой процесс происходит непрерывно; по мере того как одна цистерна образует пузырьки и, таким образом, расформируется, ее место занимает другая цистерна. Расстояние между отдельными цистернами постоянно (20—25 нм).

Одна из основных функций аппарата Гольджи — его участие в формировании плазмалеммы и клеточной оболочки. Одновременно цистерны аппарата Гольджи, по-видимому, могут служить для удаления некоторых веществ, выработанных клеткой.

Рибосомы — это компактные рибонуклеопротеидные частицы, лишённые мембран, размером 19×15 нм, состоящие из белка и особого типа рибонуклеиновой кислоты — рибосомальной (р-РНК). В каждой клетке несколько десятков тысяч рибосом. Они расположены не только в цитоплазме, но и в ядре, в митохондриях, в пластидах, т. е. повсеместно. Функцией рибосом является синтез белка.

Рибосомы состоят из двух субъединиц: одна большая — 50S (14—15 нм) и другая малая — 30S (7—9 нм). В большую субъединицу входит одна высокомолекулярная РНК и низкомолекулярная. Низкомолекулярная содержит всего 120 нуклеотидов. В малую субъединицу входит одна молекула высокомолекулярной РНК. В состав рибосом входит также несколько десятков разных молекул белка. РНК и белки объединены в рибосомах в нуклеопротеидный тяж. Рибосомальная РНК представляет одинарную цепочку нуклеотидов. Однако в результате взаимодействия между отдельными звеньями цепочка частично спирализована. Спирализованные участки составляют



Рис. 9. Аппарат Гольджи с отпочковывающимися пузырьками (указаны стрелками) (увел. 40 000).

примерно 70% от всей длины цепочки, они непостоянны, возникают и разрушаются. Малый размер рибосом не позволяет рассмотреть их внутреннюю упаковку даже с помощью электронного микроскопа, поэтому наши представления основаны преимущественно на косвенных данных. Предполагают, что тяж РНК определенным образом свернут и по неспирализованным участкам с ним взаимодействуют молекулы белка. В основном связь между молекулами РНК и белками осуществляется с помощью иона Mg. Двухвалентные катионы магния и кальция обеспечивают также ассоциацию субъединиц рибосом.

Образование рибосом идет путем самосборки. Работами А. С. Спирина показана возможность частичной реконструкции рибосомальных частиц из составляющих их РНК и белка. Составные части рибосом образуются в ядре. Так, р-РНК синтезируется в ядре, используя в качестве матрицы ядерную ДНК, а рибосомальные белки синтезируются в ядрышке. Синтез р-РНК и рибосомального белка строго скоординирован, благодаря чему в клетке никогда не образуется избыточного количества этих соединений.

В дифференцированной клетке большинство рибосом прикреплено к поверхности мембран эндоплазматической сети и образуют как бы цепочки — полисомы. Это позволяет одновременно синтезировать несколько десятков молекул одного и того же белка.

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

Пероксисомы. Окруженные мембраной пузырьки сферической формы, более мелкие, чем лизосомы. Их диаметр равен 0,5—1,5 мкм. В пероксисомах содержится ряд окислительных ферментов (каталаза, гликолатоксидаза) и осуществляется окисление различных соединений с образованием перекиси. Именно в пероксисомах осуществляется процесс фотодыхания.

Микротрубочки. Цитоплазма большинства клеток содержит микротрубочки. Диаметр микротрубочки 20—25 нм, толщина стенок 5—8 нм, а диаметр канала 10 нм. Предполагают, что стенки микротрубочек состоят из цепочек глобулярных белков тубулинов. Микротрубочки могут разрушаться и снова возникать. Важнейшая функция микротрубочек — участие в различного рода перемещениях. В частности, с микротрубочками связано движение цитоплазмы. Однако механизм действия микротрубочек неясен. Предполагается участие микротрубочек в синтезе клеточных стенок.

3. МИТОХОНДРИИ

Митохондрии — «силовые» станции клетки, в них локализована большая часть реакций дыхания (аэробная фаза). В митохондриях происходит аккумуляция энергии дыхания в аденозинтрифосфате (АТФ). Энергия, запасаемая в АТФ, служит основным источником для физиологической деятельности клетки. Митохондрии обычно имеют удлинённую палочковидную форму длиной 4—7 мкм и диаметром 0,5—2 мкм (рис. 10). Число митохондрий в клетке может быть различным, от 500 до 2000. Химический состав митохондрий несколько колеблется. Однако в основном это белковолипидные оргanelлы. Содержание белка в них составляет 60—65%. В состав мембран митохондрий входят 50% структурных белков и 50% ферментативных. Около 30% липидов. Очень важно, что митохондрии содержат нуклеиновые кислоты: РНК — 1% и ДНК — 0,5%. В митохондриях имеется не только ДНК, но и вся система синтеза белка, в том числе и рибосомы. Свойства митохондрий (белки, структура) закодированы частично в ДНК митохондрий, а частично в ядре. Сопоставление размеров митохондриальной ДНК с числом и размером митохондриальных белков показывает, что в ней заложено информации меньше, чем для половины белков. Это и позволяет считать митохондрии полуавтономными, т. е. не полностью зависящими от ядра.



Рис. 10. Электронно-микроскопическая фотография митохондрий (по Н. В. Парамоновой).

Митохондрии окружены двойной мембраной. Толщина мембран составляет 6—10 нм. Между мембранами — перимитохондриальное пространство, равное 10 нм; оно заполнено жидкостью типа сыворотки. Внутреннее пространство митохондрий заполняет матрикс в виде студнеобразной полужидкой массы. Внутренняя мембрана даёт выросты — кристы, расположенные перпендикулярно продольной оси оргanelлы и перегородивающие все внутреннее пространство митохондрий на отдельные отсеки (рис. 11). Однако, поскольку выросты-перегородки не полные, между этими отсеками сохраняется связь. Мембраны митохондрий обладают большой прочностью и гибкостью. Наружная мембрана характеризуется более высокой проницаемостью, особенно для большинства низкомолекулярных веществ. На внутренней поверхности внутренней мембраны митохондрий расположены грибовидные частицы. Они расположены через правильные промежутки. Частицы состоят из головки диаметром 8—10 нм, короткого стержня (5 нм) и базальной пластинки. Можно считать, что внутренняя мембрана образована этими базальными пластинками. Каждая митохондрия содержит 10^4 — 10^5 таких грибовидных частиц.

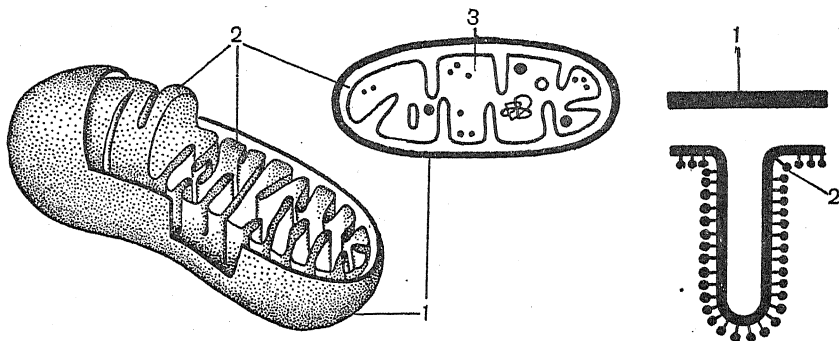


Рис. 11. Схема строения митохондрии:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — матрикс.

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

В митохондриях локализованы многочисленные дыхательные ферменты. Часть из этих ферментов находится в матриксе, а часть локализована в мембранах. В растущих клетках митохондриальный матрикс становится менее плотным, количество крист растет — это коррелирует с увеличением интенсивности дыхания. Известно, что митохондрии способны к набуханию и при потере воды — к сокращению. В процессе дыхания ультраструктура митохондрий меняется. В том случае, если в митохондриях протекает активный процесс преобразования энергии окисления в энергию АТФ, внутренняя часть митохондрий становится более компактной.

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

До сих пор не решен вопрос, возникают ли митохондрии de novo или они только размножаются. Не исключено, что в оплодотворенной яйцеклетке митохондрии образуются de novo. Вместе с тем, в дальнейшем они размножаются путем деления или почкования.

Широко обсуждается также вопрос, как рассматривать митохондрии и хлоропласты с эволюционной точки зрения. Еще в 1921 г. рус-

ский ботаник Б. М. Козо-Полянский высказал мнение, что клетка — это *симбиотрофная система*, в которой сожительство несколько организмов. В настоящее время эта гипотеза имеет много сторонников. Согласно гипотезе симбиогенеза, митохондрии — это в прошлом самостоятельные организмы. На определенном этапе эволюции они внедрили в примитивную содержащую ядро клетку. Оказалось, что ДНК митохондрий и хлоропластов по своей структуре резко отличается от ядерной ДНК высших растений и сходна с бактериальной ДНК (кольцевое строение). Сходство обнаруживается и в величине рибосом. Однако доказательств еще недостаточно и окончательного вывода по этому вопросу пока сделать невозможно.

4. ВАКУОЛЬ

Вакуоль — это полость, заполненная клеточным соком и окруженная мембраной (тонопластом). В образовании вакуолей участвуют цистерны эндоплазматической сети. Вакуоль содержит клеточный сок, в котором растворены соли, органические кислоты, сахара и другие соединения. В связи с этим она играет важную роль в осмотических процессах поступления воды и поддержания тургора клетки. Вакуоли — это место, где могут аккумулироваться и сохраняться питательные вещества, если в данный момент клетка в них не нуждается. В вакуоль также экскретируются различные клеточные отбросы, которые затем могут там перерабатываться и обезвреживаться при участии ферментов.

5. ЯДРО

Ядро открыто Брауном в 1831 г. В ядре сосредоточена большая часть наследственного материала. Лишение клетки ядра приводит к тому, что она перестает делиться и расти. В основе деления клетки лежит деление ядра. Обычно в клетке одно ядро. Однако бывают и многоядерные клетки. Диаметр ядра колеблется от 5 до 20 мкм; благодаря относительно большому размеру ядро хорошо видно в световой микроскоп. Это сферическое тело, окруженное оболочкой. Расположение ядра в клетке непостоянно. В молодой растительной клетке чаще всего ядро расположено ближе к ее центру. Химический состав ядра представлен главным образом белками и нуклеиновыми кислотами. Изолированные ядра клеток гороха содержат дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) 14%, РНК — 12%, основных белков — 22,6%, прочих белков — 51,3%.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран толщиной около 7 нм каждая и разделенных между собой перинуклеарным пространством шириной 20—30 нм. Внешняя мембрана на поверхности имеет сложную складчатую структуру, местами соединенную с эндоплазматической сетью. На внешней мембране расположено большое количество рибосом. Внутренняя мембрана может давать впячивания. Перинуклеарное пространство заполнено жидкостью типа сыворотки — энхилемой. Ядерная оболочка имеет поры. На 1 мкм² ядерной оболочки

насчитывается от 10 до 100 пор диаметром около 20 нм. Пory — сложное образование; они имеют форму часового стекла, которое окружено как бы ободком. Ободок, по-видимому, состоит из отдельных гранул. В центре поры расположена центральная гранула, соединенная нитями с гранулами ободка. Пory ядра — динамичные образования, они могут открываться и закрываться. Таким путем может осуществляться регуляция обмена между ядром и цитоплазмой. Внутреннее строение ядра меняется в зависимости от его состояния. Различают два периода жизни ядра: *метаболический* (между делениями) и период *деления*. В метаболический период интерфазное ядро заполнено ядерным соком — нуклеоплазмой — и переплетенными скрученными хроматиновыми нитями. Кроме нитей, в ядре можно наблюдать глыбки хроматина. Хроматиновые нити состоят из ДНК и белков, гистоновых и негистоновых, небольшого количества РНК и липидов. Белки реагируют с ДНК, образуя дезокси-нуклеопро-теиды (ДНП). Возможно, что не вся ДНК хроматина связана с белками. В интерфазном ядре имеется также одно или несколько сферических гранул-ядрышек. Вещество ядрышка состоит из сильно переплетенных нитей — нуклеомемы — и содержит около 80% белка, 10—15% РНК и некоторое количество ДНК. В ядрышке имеются рибосомы. Основная функция ядрышка состоит в том, что в нем синтезируются ядерные белки. Возможно также, в ядрышке синтезируются и специфические рибосомальные белки. Имеются данные, что и самосборка рибосом происходит в ядрышке. Разрушение ядрышка, например, с помощью ультрафиолетового облучения приводит к тому, что ядро теряет способность переходить к делению. Вместе с тем в период самого деления ядрышко исчезает и вновь возникает к концу деления. Образование ядрышка происходит за счет веществ нуклеоплазмы в контакте с одной из хромосом (ядрышковой).

Характерной чертой метаболического периода является процесс самовоспроизведения (удвоения) молекул ДНК. Лишь после удвоения молекул ДНК ядро переходит к делению. Упорядоченное деление ядра носит название митоза. При переходе к делению ядрышко исчезает, ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, а хроматиновые нити уплотняются и образуют особые тельца — хромосомы.

Форма хромосом разнообразна и специфична для данного вида организмов. Длина хромосом достигает 20 мкм. В период профазы хромосомы состоят из двух продольных половинок — хроматид. В свою очередь, каждая хроматида состоит из нитей — хромонем, расположенных параллельно продольной оси хромосомы. Основу хромонемных нитей составляет одна или несколько нитей ДНК, связанных с белками. Количество нитей ДНК, а также взаиморасположение ДНК и белков в хромосомах до настоящего времени не ясно. Хромосомы дифференцированы по длине; в отдельных участках хромосом (локусах) расположены определенные гены, несущие информацию, соответствующую образованию одного белка.

Известно, что каждый вид имеет свое постоянное число хромосом. Так, диплоидный набор хромосом для риса равен 14, фасоли — 22,

кукурузы — 20. В настоящее время не вызывает сомнения, что в передаче наследственных свойств от материнской клетки к дочерней основная роль принадлежит хромосомам. Сущность митоза заключается в равномерном распределении наследственного вещества между двумя образовавшимися клетками.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ХРАНЕНИЯ И РЕАЛИЗАЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Раскрытие роли ДНК в передаче наследственных свойств представляется одним из основных достижений современной биологии. Перечислим основные факты, подтверждающие, что именно это соединение является носителем наследственной информации. 1. Содержание ДНК во всех соматических клетках данного организма одинаково. В половых клетках содержание ДНК в два раза меньше, чем в соматических. 2. Большая часть ДНК содержится в ядре и локализована в хромосомах. 3. ДНК представляет собой очень устойчивое соединение. Вместе с тем воздействия, которые вызывают изменения в структуре ДНК (некоторые химические вещества, облучение и др.), изменяют наследуемые признаки организма. 4. ДНК — единственное из известных веществ, способное к самовоспроизведению. 5. Каждый вид организмов имеет свою специфичную ДНК. 6. ДНК ответственна за изменение (трансформацию) организмов. Это было доказано Эвери (1944) на эксперименте с двумя формами бактерий (пневмококков). Одна из них обладала способностью образовывать капсулу и вызывать заболевание. Вторая форма не образовывала капсулы и не вызывала заболевания. Оказалось, что после пропускания ДНК, выделенной из вирулентных (вызывающих заболевание) клеток, некоторое количество клеток неvirulentной формы образовало капсулу, причем эта способность передавалась по наследству. Естественно, на целых организмах высших растений такие опыты провести сложнее. Имеются лишь единичные результаты. Так была взята чистая линия растения петунии с цветками белого цвета. Это был мутант, потерявший способность образовывать антоциан. Проростки этого растения обработали ДНК, выделенной из растения с красными цветками. Некоторые из обработанных растений приобрели способность к образованию антоциана. Цветки оказались розовыми, и эта способность передавалась по наследству. Опыты с высшими организмами единичны, однако сам факт возможности трансформации организмов с помощью чужеродной ДНК не вызывает сомнений.

Все указанные исследования полностью доказали уникальную роль ДНК в передаче наследственных свойств. Наряду с ядерной имеется цитоплазматическая наследственность, которая связана с ДНК, локализованной в органеллах. Однако механизм цитоплазматической наследственности изучен еще очень слабо. Количество ДНК в ядре во много раз превышает количество цитоплазматической ДНК.

ДНК — это полимер, мономерами которого являются дезоксирибонуклеотиды. В их состав входят углевод дезоксирибоза, фосфорная кислота и азотистые основания четырех типов: два пуриновых — аденин и гуанин и два пиримидиновых — тимин и цитозин.

Приблизительные определения показывают, что молекулярная масса ДНК достигает величины 10^6 — 10^9 , т. е. около 100 млн. Основные представления о структуре ДНК были сформулированы в 1953 г. Уотсоном и Криком. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, скрепленных между собой водородными связями. Каркас полинуклеотидных цепочек, входящих в состав ДНК, представляет чередование дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Азотистые основания, противостоящие друг другу в полинуклеотидных цепочках, пары, или комплементарны. Пуриновому основанию соответствует пиримидиновое, аденину — тимин, гуанину — цитозин. Между аденином и тимином образуются две, а между гуанином и цитозином три водородные связи. Таким образом, две полинуклеотидные цепочки, входящие в состав ДНК, соответственны, или комплементарны, друг другу, число пуриновых оснований равно числу пиримидиновых (правило Чаргафа). У каждой цепочки молекулы ДНК имеются два конца: один конец заканчивается пятым, а другой — третьим углеродным атомами пентозы (они обозначаются 3'- и 5'-конец). Цепочки, составляющие молекулы ДНК, антипараллельны. В одной цепочке нуклеотиды связаны в направлении 5'3', а в другой — 3'5'. Полинуклеотидные цепочки имеют общую ось и образуют двойную спираль. Каждый виток спирали включает 10 пар азотистых оснований. Шаг спирали составляет 3,4 нм, ширина спирали — 2 нм, длина спирали — несколько десятков тысяч нанометров. Специфичность ДНК определяется последовательностью азотистых оснований в ее цепочке. Рассмотренная модель позволяет объяснить важнейшее свойство ДНК — способность к самовоспроизведению. Опыты Месельсона и Сталя (1958) показали, что самовоспроизведение ДНК происходит полуконсервативным способом. В этих опытах несколько поколений бактерий кишечной палочки (*Escherichia coli*) выращивали на среде, содержащей меченый азот (^{15}N). Через несколько поколений ДНК, входящая в состав клеток бактерий, содержала этот изотоп. Включенные ^{15}N в ДНК повысило ее плотность (тяжелая ДНК). Клетки, содержащие тяжелую ДНК, помещали на среду, включающую ^{14}N . После удвоения клеток, т. е. в первом поколении, вся выделенная ДНК оказалась полутяжелой (одна половина содержала ^{15}N , а другая половина ^{14}N). На основании этого была создана схема воспроизведения ДНК, согласно которой в определенный момент жизни клетки цепочки ДНК расходятся и на каждой материнской, как на матрице, из веществ клетки строится соответственная (комплементарная) дочерняя цепочка (рис. 12). Образование полинуклеотидных цепочек ДНК происходит из трифосфонуклеотидов, находящихся в нуклеоплазме ядра. Поскольку вновь образованная цепочка ДНК связывается ДНК-матрицей, реакция практически осуществляется лишь в направлении синтеза. Синтез ДНК идет от 5'—>3'-концу и катализируется специальными ферментами. Главнейший из них ДНК-поли-

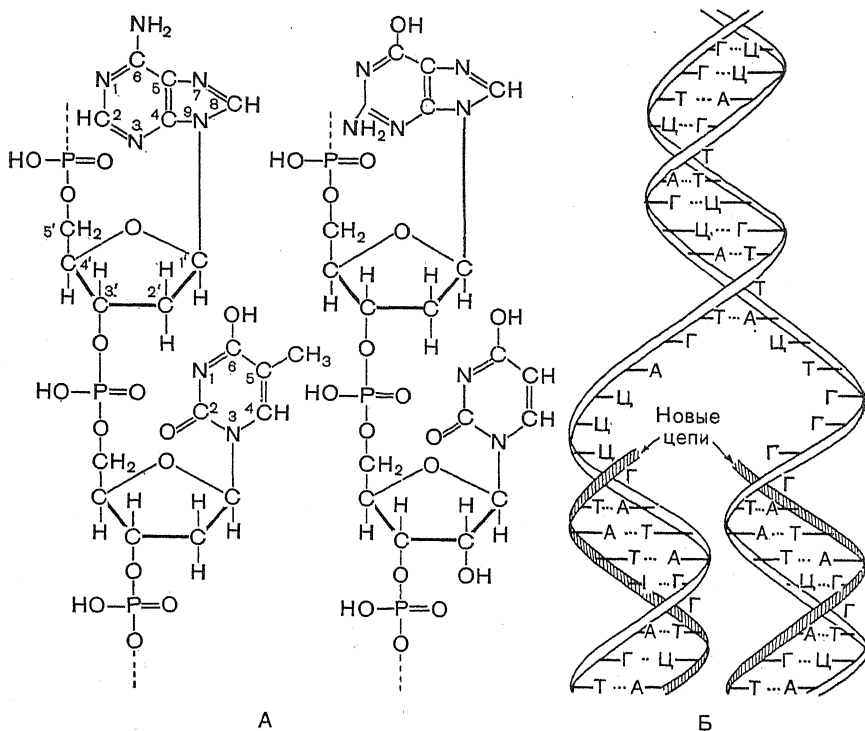


Рис. 12. ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота).

А — часть полинуклеотидной цепи молекулы ДНК; В — репликация ДНК (А — аденин, Г — гуанин, Ц — цитозин, Т — тимин),

мераза. Кроме ДНК-полимеразы, открыты еще два фермента эндонуклеаза и ДНК-лигаза. По-видимому, фермент эндонуклеаза разрывает цепи ДНК, что дает возможность ДНК-полимеразе осуществлять процесс синтеза. Роль ДНК-лигазы в том, что она осуществляет сшивку двух концов цепочки ДНК. Это имеет важное значение, особенно при повреждениях ДНК (репарационный эффект).

1. НАСЛЕДСТВЕННЫЙ КОД

В основе всех признаков организма лежат определенные биохимические процессы, которые осуществляются с помощью определенных ферментов. Таким образом, именно набор специфических белков-ферментов определяет направленность процессов обмена веществ и в конечном счете индивидуальные признаки организма. Разнообразие органического мира — это разнообразие белков. Исследования показали, что синтез белка носит *матричный* характер. Сами по себе аминокислоты соединиться в полипептидную цепочку не могут. Для этого необходим шаблон — матрица. Матрица определяет возмож-

Первый нуклеотид кодона	Второй нуклеотид кодона				Третий нуклеотид кодона
У	УУУ } фен УУЦ } УУА } лей УУГ }	УЦУ } УЦЦ } сер УЦА } УЦГ }	УАУ } тир УАЦ }	УГУ } цис УГЦ } УГГ } три	У Ц А Г
Ц	ЦУУ } лей ЦУЦ } ЦУА } ЦУГ }	ЦЦУ } ЦЦЦ } про ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ } гис ЦАЦ } ЦАА } глу ЦАГ }	ЦГУ } ЦГЦ } ЦГА } ЦГГ }	У Ц А Г
А	АУУ } илей АУЦ } АУА } АУГ } мет	АЦУ } АЦЦ } тре АЦА } АЦГ }	ААУ } аспн ААЦ } ААА } лиз ААГ }	АГУ } сер АГЦ } АГА } АГГ } арг	У Ц А Г
Г	ГУУ } вал ГУЦ } ГУА } ГУГ }	ГЦУ } ГЦЦ } ала ГЦА } ГЦГ }	ГАУ } асп ГАЦ } ГАА } глу ГАГ }	ГГУ } ГГЦ } гли ГГА } ГГГ }	У Ц А Г

Рис. 13. Генетический код (А — аденин, Г — гуанин, У — урацил, Ц — цитозин).

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

тельностью четырех азотистых оснований, тогда как разнообразие белка — последовательностью 20 аминокислот. Следовательно, запись информации о построении белковых молекул должна быть каким-то образом закодирована в молекулах ДНК. Действительно, генетическая информация записана в химическом коде, составленном из четырех букв. Роль этого *кода* в том, что он определяет особую структуру белков, специфических для данного организма.

Исследования Крика показали, что наследственный код триплетный. В опытах, проведенных на бактериофаге воздействием различных химических веществ вызывалось выпадение нуклеотидов в молекуле ДНК. Оказалось, что при выпадении одного или двух нуклеотидов образуются белки с нарушенной последовательностью аминокислот по всей длине полипептидной цепочки. При выпадении трех нуклеотидов нарушения происходят только непосредственно в поврежденной зоне, а далее последовательность аминокислот сохраняется. Следовательно, каждая аминокислота кодируется определенной последовательностью из трех азотистых оснований. Генетический код обладает еще рядом свойств: он не перекрывающийся — каждый триплет следует один за другим, между триплетами нет промежутков (запятых), одна аминокислота может кодироваться несколькими триплетами (вырожденный). Последнее понятно, так как всего из четырех азотистых оснований по три можно составить 64 комбинации, а аминокислот, входящих в состав белков (протеиногенных), всего 20. Вместе с тем один и тот же триплет не может кодировать две разные аминокислоты. Было расшифровано большинство триплетов, или кодонов (рис. 13).

2. БИОСИНТЕЗ БЕЛКА

Белки — полимеры, мономерами которых служат аминокислоты. Белки представляют собой цепочки остатков аминокислот, соединенных между собой пептидными связями. Полипептидные цепочки состоят из повторяющихся элементов



При этом к группировкам СН присоединяются радикалы. Получается как бы цепочка с радикалами различной длины. Белки содержат от 100 до 300 тыс. аминокислотных остатков. Молекулярная масса белков колеблется от 17 тыс. до 10 млн. Разнообразие белков определяется различной последовательностью аминокислотных остатков. Расчеты показывают, что из 20 аминокислот, входящих в состав белковой молекулы, можно составить примерно $2 \cdot 10^{18}$ комбинаций.

Белки, так же как составляющие их аминокислоты, — амфотерные соединения. Каждый белок имеет свою изоэлектрическую точку — значение рН, при которой молекулы белка заряда не имеют. В зависимости от характера составляющих белок аминокислот изоэлектрическая точка белков различна. Молекула белка имеет первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуру. Первич-

ная структура — это определенная последовательность аминокислотных остатков в белковой молекуле.

Между аминокислотами, входящими в полипептидную цепочку, возможны различные взаимодействия: водородные связи между группами NH одной аминокислоты и CO другой, ван-дер-ваальсовы связи и др. Благодаря этому полипептидная цепочка приобретает особенное расположение в пространстве, особую конформацию (вторичная структура). Л. Поллинг и Р. Кори (1951) установили, что наиболее распространенной конформацией является α -спираль. Оказалось, что шаг спирали равен 0,54 нм. Отдельные витки спирали стабилизированы водородными связями, диаметр спирали равен 1,05 нм. На каждый оборот спирали приходится 3,6 аминокислотных остатков. Спирализованные участки в полипептидной цепочке могут чередоваться с неспирализованными. α -спираль — не единственная форма полипептидной цепи, которая встречается в природе. Некоторые белковые молекулы имеют форму β -спирали, в этом случае полипептидные цепочки свернуты как бы в виде гармоник. По конформации полипептидной цепи различают фибриллярные и глобулярные белки. Фибриллярные белки сохраняют вытянутую форму α - и β -спирали. Однако большинство белков-ферментов имеет глобулярную форму. У таких белков α -спираль свернута в определенную глобулу. Форма свертывания спирали в глобулу представляет собой третичную структуру белка. Третичная структура поддерживается, кроме водородных связей, гидрофобными взаимодействиями, а также дисульфидными связями, возникающими между двумя сульфгидрильными (SH) группами. Белки могут состоять из нескольких полипептидных цепочек, их взаимное расположение представляет собой четвертичную структуру.

Белки отличаются исключительной реакционной способностью, они могут реагировать с самыми различными органическими и неорганическими соединениями и с отдельными ионами. Важнейшая функция белков заключается в том, что многие из них обладают каталитическими свойствами. Все ферменты — это белки. Белки входят в состав мембран. Основное вещество цитоплазмы — это коллоидный раствор белка. Белки входят в состав клеточных стенок. Растительный организм использует белки и как запасное питательное вещество.

План построения белка зашифрован в ДНК и находится в ядре. Между тем сам процесс осуществляется на рибосомах, которые в основном расположены в цитоплазме. Молекулы ДНК слишком велики и через поры ядра выйти не могут. Передача информации от ДНК осуществляется с помощью информационной РНК (и-РНК). Показано, что в определенные моменты жизни клетки двойная спираль ДНК раскручивается и на оголенной нити ДНК, как на матрице, строится молекула и-РНК. Процесс этот получил название транскрипции, т. е. переписывания. В результате процесса транскрипции образуется РНК комплементарная, т. е. соответственная той цепочке ДНК, на которой она строится. Так, если в молекуле ДНК имеется азотистое основание гуанин, то в РНК — цитозин, и наоборот. В ДНК комплементарной парой является аденин — тимин. Однако в составе

РНК тимин заменяется урацилом. Поэтому если в молекуле ДНК имеется азотистое основание аденин, то в молекуле РНК напротив аденина будет урацил. *In vitro* обе цепочки ДНК могут служить матрицей для построения РНК. Вместе с тем *in vivo* (в клетке) молекула и-РНК может строиться только на одной из двух цепочек ДНК.

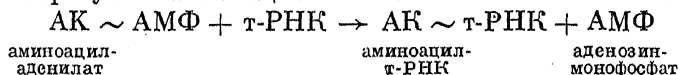
Образование РНК на ДНК-матрице идет с помощью специального фермента — ДНК зависимой РНК-полимеразы. ДНК зависимая РНК-полимераза выделена и из клеток высших растений, в частности из проростков гороха и кукурузы. РНК-полимераза как бы считывает генетическую информацию и переводит ее на язык РНК. и-РНК представляет собой относительно короткие цепочки. Эти цепочки соединяются с белком и в таком виде (информосомы) через поры ядра поступают в цитоплазму и переносят информацию для синтеза белка.

Затем и-РНК высвобождается из информосомы и одноцепочечная неспирализованная молекула прикрепляется к малой субъединице рибосомы, к тому ее участку, который примыкает к большой субъединице. При этом в каждый момент к рибосоме прикрепляется небольшая часть цепи и-РНК, содержащий один кодон. Таким образом, первый этап синтеза белка заключается в образовании комплекса между и-РНК и рибосомой.

Перенос аминокислот к рибосомам осуществляется с помощью транспортных РНК (т-РНК). В состав белков входит 20 аминокислот, каждой аминокислоте соответствует своя т-РНК, которая имеет сравнительно низкую молекулярную массу (25—30 тыс.), состоит из 70—80 нуклеотидов.

Благодаря определенному расположению комплементарных нуклеотидов полинуклеотидная цепочка т-РНК свернута в виде клеверного листа (рис. 14). Каждая т-РНК имеет двойную специфичность. Она несет специфичный триплет (антикодон), ответственный за прикрепление к определенному месту и-РНК (кодону). Вместе с тем т-РНК специфична по отношению к ферментам (аминоацилсинтетазам), ответственным за их взаимодействие с определенной аминокислотой. В свою очередь, аминоацилсинтетаза (или кодаза) также имеет двойную специфичность. Каждой аминоацилсинтетазе соответствуют своя т-РНК и своя аминокислота.

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



Таким образом, аминоацилсинтетазы осуществляют оба этапа активации аминокислот: взаимодействия аминокислоты с АТФ и затем ее перенос на молекулу т-РНК.

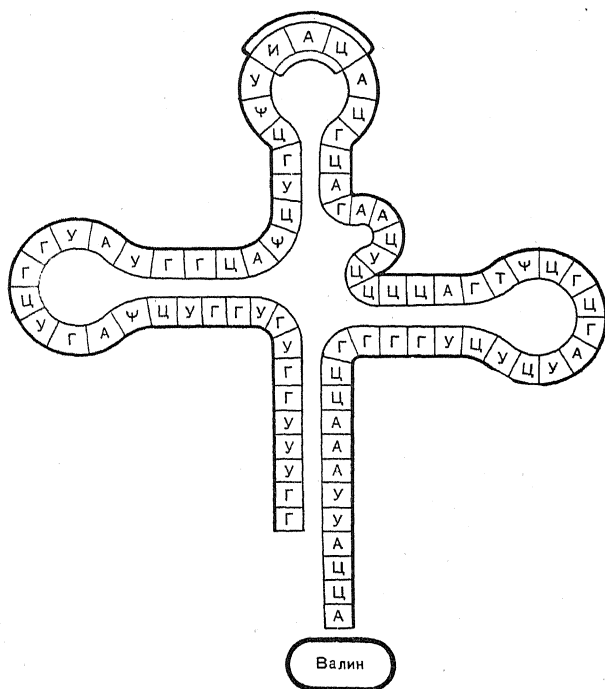


Рис. 14. Структура валиновой т-РНК.

т-РНК с висящей на ней аминокислотой с помощью антикодона присоединяется к кодону и-РНК на малой субъединице рибосомы (рис. 15).

После образования тройного комплекса рибосомы и-РНК — т-РНК — АК начинается процесс трансляции, или «перевода», нуклеотидной последовательности молекулы РНК в последовательность аминокислот белковой молекулы. Синтез белка начинается с определенного триплета (кодона) — АУГ, которому соответствует определенная аминокислота (процесс инициации). Инициаторной аминокислотой на *Escherichia coli* является формилметионин (ф-мет):



$\text{CH}_3-\text{SCH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{N}-\text{H}-\text{COOH}$. Из-за формилирования аминной группы эта аминокислота не может занимать место в середине полипептидной цепочки, а только в начале ее. т-РНК несет антикодон УАЦ. После того как инициаторная аминокислота (АК₁) ф-мет со своей т-РНК₁ вошла в малую субъединицу, происходит смыкание последней с большой субъединицей. После смыкания субъединиц т-РНК₁ вместе с АК₁ переносится на большую субъединицу. Одно-

временно п-РНК перемещается на один кодон. В результате в малую субъединицу входит следующий кодон, кодирующий другую аминокислоту — $АК_{aa}$. К этому кодону с помощью антикодона присоединяется комплекс т-РНК₂ с $АК_{aa}$. В рибосоме оказываются две аминокислоты, ориентированные друг около друга таким образом, что карбоксильная группа первой аминокислоты (формилметионина) оказывается рядом с аминогруппой второй аминокислоты. В результате сближения этих групп карбоксил формилметионина отщепляется от

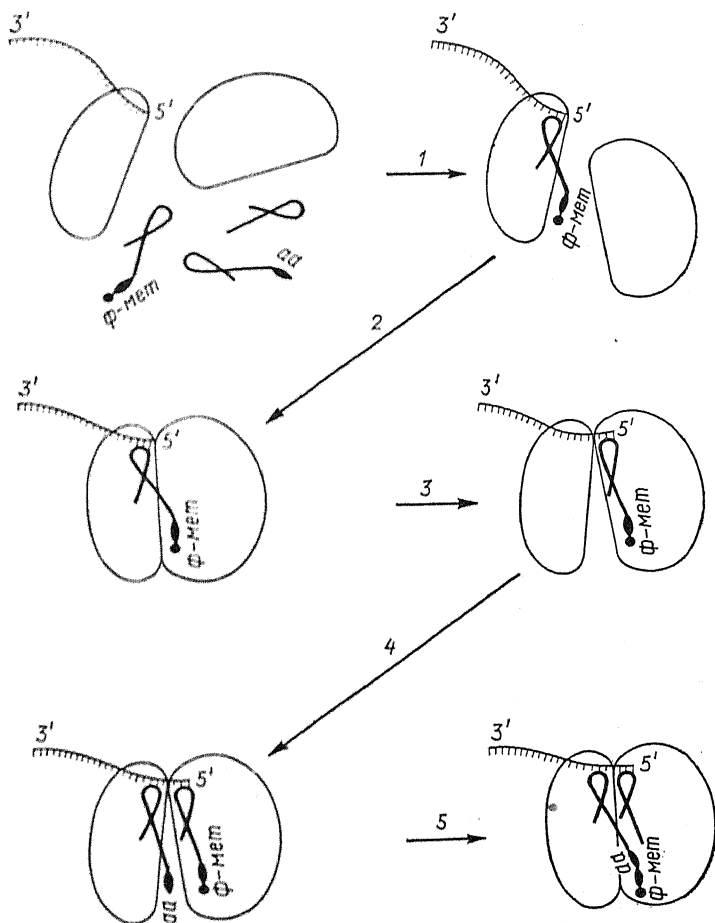


Рис. 15. Схема биосинтеза белка (по А. С. Спиричу):

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

т-РНК_{ф-мет} и реагирует с аминокислотой второй аминокислоты, при этом образуется пептидная связь. Образовавшийся дипептид присоединен к т-РНК₂. Транспортная РНК_{ф-мет} высвобождается и уходит в цитоплазму. В результате дипептид с соответствующей т-РНК₂ оказывается связанным с большой субъединицей, а и-РНК перемещается еще на один триплет. Присоединение аминокислотных остатков (элонгация) повторяется многократно, пока не образуется полипептидная цепочка (белок). Окончание образования полипептидной цепочки (терминация) связано с тем, что в малую субъединицу вступает бессмысленный кодон. Образовавшаяся полипептидная цепочка покидает рибосому. После завершения синтеза белка инициаторная аминокислота отщепляется с помощью специального фермента.

Показано, что цепочка и-РНК может нести информацию о нескольких молекулах белка. Участок и-РНК, несущий информацию для одного белка, носит название цистрона. Таким образом, и-РНК может быть полицистронной. Большое значение имеет объединение рибосомы в цепочки — полисомы. В этом случае одна молекула и-РНК может последовательно присоединяться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка. Когда синтез белка закончен, и-РНК распадается.

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

Таким образом, в жизни клетки важнейшее значение имеет триада ДНК — РНК — белок. Надо сказать, что у ряда организмов (вирусы, некоторые бактерии) наследственную информацию несет РНК, а не ДНК. Наконец, есть вирусы, у которых имеется обратная последовательность: на молекуле РНК строится ДНК, которая переносит информацию. Процесс носит название обратной транскрипции.

Подводя итоги, можно сказать: из поколения в поколение каждого организма передаются специфические молекулы ДНК, которые несут в себе план построения белковых молекул. План построения белка записан в ДНК с помощью кода, представленного чередованием азотистых оснований. Участок ДНК, в котором закодирована информация для построения одного белка, носит название ген. Геном — это сочетание всех генов организма. ДНК в процессе эволюции может претерпевать случайные изменения. Среди этих изменений, которые передаются по наследству, могут возникать полезные, дающие организмам преимущество в борьбе за существование. Эти изменения сохраняются естественным отбором. Новые комбинации, новые сочетания генов, новый геном создается также в процессе скрещивания. Наследственная информация реализуется путем образования белков, специфичных для каждого организма.

3. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ.

ОСОБЕННОСТИ РЕГУЛЯЦИИ СИНТЕЗА БЕЛКА В КЛЕТКЕ

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

Даже поверхностное рассмотрение особенностей химических процессов в живой клетке позволяет заметить, что они протекают с огромной скоростью. И все они являются каталитическими и осуществляются благодаря присутствию биологических *катализаторов* — *ферментов*.

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

По химической природе все ферменты — простые или сложные белки. Ферменты, состоящие только из белка, называют однокомпонентными. Ферменты, состоящие из белка и небелковой части, — двухкомпонентными. Небелковый компонент, прочно связанный, называют простетической группой; слабо связанный, обслуживающий несколько ферментов, — коферментом. Часто кофермент соединяется с соответствующим белком только в период реакции. Состав простетических групп или коферментов разнообразен. Во многих случаях это витамины или их производные, в частности производные витаминов V_1 , V_2 , V_6 , никотиновой кислоты и др. В простетическую группу ряда ферментов входят металлы (железо, медь, цинк). Металлы могут входить в состав простетических групп в виде особых соединений, например железо в соединении с 4 пиррольными группировками (гемное железо). Важнейшим свойством ферментов является их специфичность. Еще в 1911 г. крупный немецкий химик Эмиль Фишер выдвинул положение, что фермент должен подходить к субстрату, как «ключ к замку». Однако это положение оказывается справедливым не всегда. Во многих случаях пространственное соответствие молекулы фермента и субстрата возникает в процессе их взаимодействия. Ферменты — это не только катализаторы, но и регуляторы процессов обмена. В клетке содержатся сотни соединений и должны бы происходить бесчисленные реакции. Однако число реакций огра-

ничивается, поскольку специфичность ферментов позволяет различать определенные молекулы. Каждый организм имеет свой набор ферментов, обусловленный его наследственной основой.

Действие фермента проходит в несколько стадий. Начальной стадией является образование комплекса фермента с субстратом. При этом между ферментом и субстратом возникают связи разного характера (водородные, ван-дер-ваальсовы и др.). Образование фермент-субстратного комплекса требует высокой специфичности фермента. Как правило, молекула субстрата очень мала по сравнению с молекулой фермента. Поэтому при образовании фермент-субстратного комплекса участвует лишь незначительная часть молекулы фермента, его активный центр. *Активный центр* — это совокупность функциональных групп, принимающих непосредственное участие в ферментативной реакции.

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

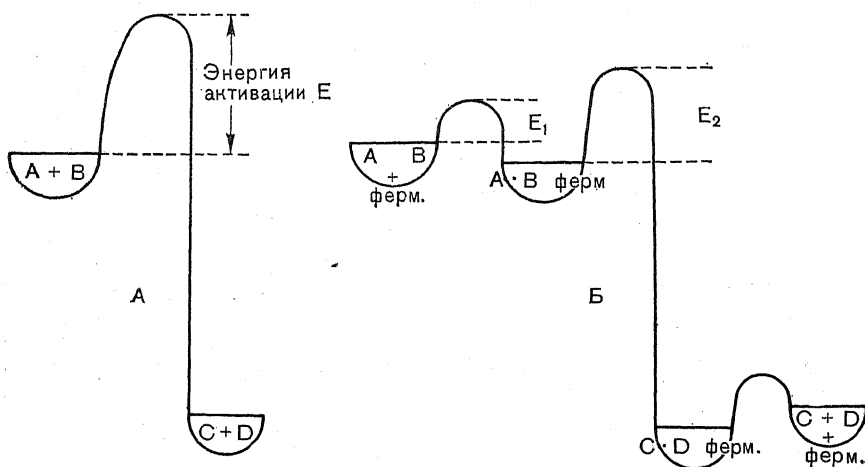


Рис. 16. Энергетическая схема некатализируемой (A) и катализируемой (B) реакции.

реакцию обходным путем и тем самым снижает энергию активации или снижает энергетический барьер (рис. 16).

Можно привести следующие примеры. Энергия активации для процесса разложения сахарозы на моносахара составляет в отсутствие фермента 107 520 Дж/моль, а в присутствии фермента инвертазы — 38 480 Дж/моль. Энергия активации гидролиза белка с помощью кислоты составляет 840 000 кДж/моль, а при ферментном разложении — всего 5040 кДж/моль.

Повышение реакционной способности молекул или снижение энергии активации, по-видимому, для разных реакций проходит неодинаковыми путями. Точный механизм катализа для отдельных реакций до сих пор не ясен. Вероятно, существуют разные возможности. Прежде всего фермент может связывать субстрат в напряженной конфигурации. Так, если функциональные группы фермента расположены таким образом, что после связывания две части молекулы субстрата $A-B$ удерживаются несколько дальше друг от друга, чем тогда, когда они находились в свободном состоянии, то в результате растяжения связь в молекуле $A-B$ легче поддается разрыву (эффект «дыбы»). Одновременно присоединяется молекула воды. Именно таким путем совершается ферментативный распад (гидролиз) многих органических соединений. Реакция может идти и в обратном направлении. В этом случае вещества A и B , присоединяясь к активному центру фермента, сближаются и молекула воды как бы выжимается, образуется соединение AB (рис. 17). Приведенная схема является несколько упрощенной. В более общем виде можно сказать, что при образовании фермент-субстратных комплексов происходит определенная ориентация молекул: или сближение реагирующих молекул, или создание напряженных связей. Все это делает молекулы более реакционноспособными. Продукты реакции отделяются от фермента, и молекулы фермента регенерируют в прежнем виде. Именно благодаря этой последней особенности одна и та же молекула фермента может катализировать большой объем превращений. Таким образом, можно отметить следующие три фазы действия фермента: 1) образование фермент-субстратного комплекса; 2) преобразование промежуточного соединения в один или несколько активных комплексов; 3) выделение продуктов реакции и регенерация молекулы фермента.

Ферменты проявляют свою активность при выделении из клетки. Однако в клетке их действие может отличаться от действия вне клет-

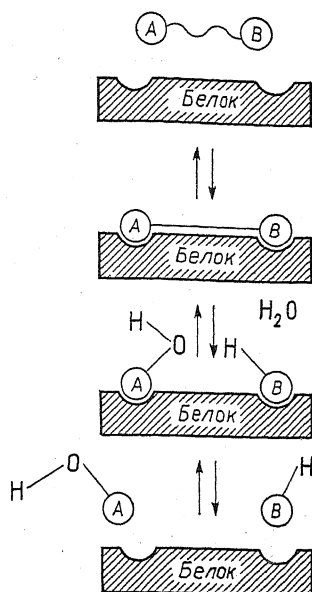


Рис. 17. Схематическая иллюстрация напряжения ковалентной связи в фермент-субстратном комплексе (эффект «дыбы»).

ки. Ферменты могут быть локализованы в определенных частях клетки, вплетены в мембраны, пространственно разделены или, наоборот, объединены с субстратом. Все это накладывает большой отпечаток на их работу.

Разнообразие ферментов в клетке чрезвычайно велико, однако все их можно разделить на шесть классов: 1) *оксидоредуктазы* — катализирующие окислительно-восстановительные реакции; 2) *трансферазы* — катализирующие перенос целых атомных группировок от одного соединения к другому; 3) *гидролазы* — осуществляющие распад различных органических соединений с участием воды (гидролиз); 4) *лиазы* — катализирующие присоединения какой-либо атомной группировки к органическим соединениям или отщепляющие от субстратов определенную группу без участия воды; 5) *изомеразы* — катализирующие превращение одних изомеров в другие; 6) *лигазы, или синтетазы*, — катализирующие синтез органических соединений, происходящий при участии АТФ (с использованием энергии этого соединения).

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

Скорость и направленность ферментативных реакций клетки зависят от следующих причин: 1) условий, в которых протекает ферментативная реакция; 2) активности действующего фермента; 3) количества белка-фермента. Остановимся коротко на каждой из этих причин.

1. Как всякая химическая реакция, ферментативные реакции зависят от температуры. Влияние температуры на тот или иной процесс принято оценивать величиной температурного коэффициента. Температурный коэффициент Q_{10} показывает, во сколько раз данный процесс ускоряется при повышении температуры на 10°C . Q_{10} ферментативных реакций довольно высок, однако он не остается постоянным. Температурные оптимумы также различаются для разных ферментов и даже для одного и того же фермента. По данным советского физиолога Б. А. Рубина, один и тот же фермент, выделенный из растений в разное время года (ранней весной, летом и осенью), будет по-разному реагировать на повышение температуры. Ферменты, выделенные из растения в весенний период, будут иметь более низкий температурный оптимум по сравнению с ферментами, выделенными в летний период.

Поскольку ферменты являются белками, то повышение температуры свыше $35-40^{\circ}\text{C}$ вызывает их частичную инактивацию, а дальнейшее повышение температуры приводит уже к необратимому их повреждению.

Большое значение для протекания ферментативной реакции имеет рН среды. У каждого фермента свой оптимум рН, при котором лучше всего проявляется его активность. Отклонение рН в сторону большей кислотности или большей щелочности приводит к снижению активности фермента. Это связано с тем, что в большинстве случаев функциональные группы белка-фермента, составляющие его активный центр, ионизированы и их заряд зависит от рН, а от заряда зависит возможность образования фермент-субстратного комплекса. Часто даже один и тот же фермент, выделенный из разных растений, имеет неодинаковое оптимальное значение рН.

2. Ферменты обладают весьма динамической структурой. Вместе с тем активность фермента, его способность оказывать каталитическое действие во многом определяются его конфигурацией, его формой. Это связано с тем, что фермент, а главное, группы, входящие в его активный центр, должны быть расположены так, чтобы они могли взаимодействовать с субстратом. Изменение вторичной и третичной структуры (конформации) белка-фермента под влиянием какого-либо агента носит название аллостерического эффекта.

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

3. Все клетки данного организма имеют идентичную ДНК, поэтому все клетки обладают одинаковым геномом. Иначе говоря, все клетки одного организма обладают способностью синтезировать одинаковые белки-ферменты и имеют равные потенциальные возможности. Вместе с тем разные клетки одного организма сильно различаются по форме и функциям (например, клетки листа или корня, клетки флоэмы или камбия и т. д.). В процессе роста и развития происходит дифференциация клеток.

Следовательно, различные клетки данного организма, особенно специализированные, должны различаться по содержанию белков-ферментов. Экспериментальных доказательств этого положения не много, так как чрезвычайно трудно выделить все ферменты из разных типов клеток. Интересные данные в этом отношении получены для корневых волосков. Показано, что корневые волоски образуются укороченными клетками, которые отличаются высоким содержанием фермента — кислой фосфотазой. Рядом расположенные клетки, не содержащие этого фермента, корневых волосков не образуют.

Одним из основных регуляторных механизмов, определяющих ту или иную специализацию клетки, должен быть механизм регуляции образования белков-ферментов. Регуляция образования белков-ферментов часто лежит в основе приспособления организма к среде. Среда тонко регулирует клеточный обмен. Известно, что достаточно прибавить определенное вещество в среду, где культивируются одноклеточные организмы, и у них появляются соответствующие ферменты. Такое явление называют индуцированным синтезом ферментов. Следовательно, способность к синтезу данного фермента

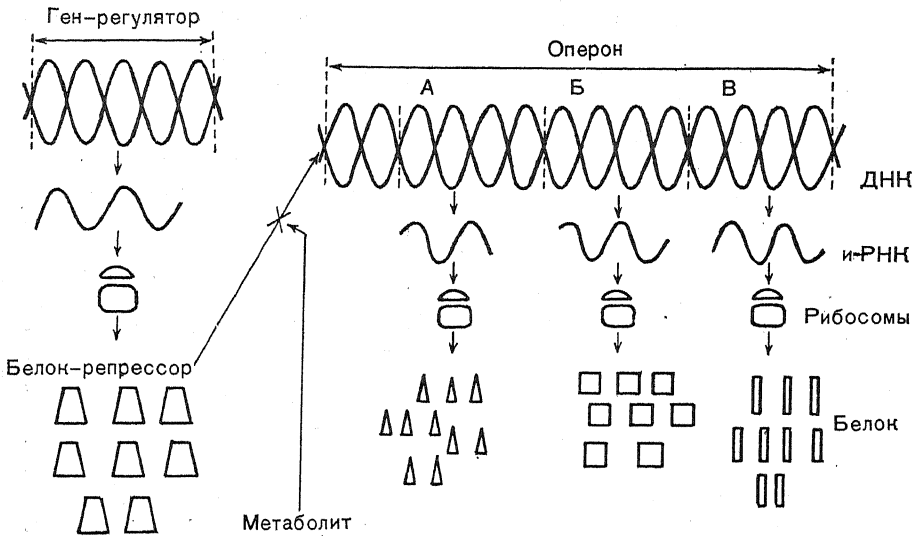


Рис. 18. Схема регуляции синтеза белка.

была заложена в клетке, но она не проявлялась. Было показано, что в норме дрожжевые клетки не используют лактозу. Однако если в среду, на которой выращивают дрожжи, добавить лактозу, клетки приобретают способность синтезировать фермент галактозидазу и сбраживать этот сахар. Можно привести обратный пример, когда присутствие определенного вещества тормозит образование ферментов, катализирующих его синтез. Так, тифозная палочка в присутствии триптофана не способна к синтезу этой аминокислоты. Однако в среде, лишенной триптофана, в клетках этого микроорганизма появляется фермент триптофансинтаза. В клетках корня высших растений появляется фермент, восстанавливающий пираты (пиратредуктаза) только в случае их присутствия в среде.

Регуляция синтеза белков-ферментов может происходить разными путями. Работами Жакоба и Моно установлено, что в клетке наряду со *структурными генами*, которые определяют структуру белка, имеются *гены-регуляторы*, которые ответственны за активацию или дезактивацию работы структурных генов. Предложенная Жакобом и Моно схема регуляции синтеза белка представлена на рисунке 18. Согласно этой схеме гены-регуляторы пространственно отделены от структурных генов и вырабатывают и-РНК, на которой, как на матрице, синтезируются определенные белки (репрессоры). Эти белки-репрессоры могут присоединяться к участкам молекулы ДНК, носящим название операторов. В результате на определенном отрезке, включающем, как правило, несколько генов, молекула ДНК перестает раскручиваться, а следовательно, на ней невозможно образование соответствующих и-РНК. Участок ДНК, работа которого регулируется одним оператором, носит название оперона.

Важно отметить, что существуют низкомолекулярные вещества — репрессоры или эффекторы, которые связывают белки-репрессоры, тем самым репрессия снимается и на ДНК-матрице образуется и-РНК, индуцируется синтез соответствующих белков-ферментов. В качестве эффекторов могут выступать или вещества, поступающие из внешней среды, или вещества, образующиеся в самом организме (какие-то метаболиты). Для высших животных и растений это могут быть гормоны (см. ниже). Схема Жакоба и Моно оказалась способной объяснить многие явления. Действительно, гены могут находиться в двух формах: активной и репрессированной. В специализированных клетках лишь от 5 до 20% ДНК служит основой для транскрипции, остальное количество ДНК репрессировано. Активность генов может регулироваться и внешними условиями. Схема Жакоба и Моно разработана для прокариот. У высших организмов геном значительно сложнее и регуляция его активности также более сложна и значительно менее изучена. К этому вопросу мы еще вернемся в разделе роста и развития растений.

Регуляция образования белков-ферментов может осуществляться не только благодаря непосредственному влиянию репрессоров на молекулы ДНК. Интересны исследования, показывающие, что под влиянием различных воздействий меняется активность РНК-полимеразы — фермента, катализирующего образование и-РНК на ДНК-матрице. Изменение активности этого фермента может оказать влияние на скорость процесса транскрипции. Следующим регуляторным механизмом может быть степень выхода уже образованных и-РНК из ядра. В случае, если под влиянием определенных воздействий поры в оболочке ядра закрываются, это может тормозить или даже прекращать выход и-РНК из ядра в цитоплазму, что, естественно, приостанавливает синтез белков-ферментов. Как уже упоминалось, и-РНК поступает из ядра в цитоплазму в виде так называемых информосом, в которых она связана с белком. Для того чтобы служить матрицей, и-РНК должна освободиться от окружающего ее белка. По-видимому, и этот процесс может меняться в зависимости от условий (регуляции на уровне трансляции). Наконец, количество образовавшихся идентичных белков может регулироваться путем изменения времени жизни и-РНК. Рассмотренные примеры показывают различные возможности регуляции новообразования белков-ферментов. Благодаря этой регуляции организм может приспосабливаться к различным условиям среды. В основе изменений обмена, происходящих под влиянием внешних воздействий, лежит прежде всего изменение направленности и скорости ферментативных реакций. Регуляция образования и активности белков-ферментов лежит также в основе процессов дифференциации.

В заключение важно подчеркнуть, что клетка имеет сложную организацию. В отдельных ее компартментах осуществляются специфические взаимосвязанные физиолого-биохимические процессы. Взаимосвязь проявляется особенно хорошо на синтезе белка. Информация для этого процесса хранится в ядре, энергия поставляется митохондриями, материал образуется в цитоплазме, сам процесс происхо-

дит на рибосомах. Синтез белка — это также пример регулируемого процесса.

Клетка, как и организм в целом, может существовать только при непрерывном обмене с внешней средой. Перейдем к рассмотрению закономерностей поступления в клетку воды и питательных веществ.

ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ В РАСТИТЕЛЬНУЮ КЛЕТКУ

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

1. ДИФФУЗИЯ И ОСМОС

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

Как известно, при температуре выше абсолютного 0°C все молекулы находятся в постоянном беспорядочном движении. Это показывает, что они обладают определенной кинетической энергией. Благодаря постоянному движению при смешении двух жидкостей или двух газов их молекулы равномерно распределяются по всему доступному объему. Диффузия — это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул растворенного вещества и растворителя. Диффузия всегда направлена от большей концентрации данного вещества к меньшей, от системы, обладающей большей свободной энергией, к системе с меньшей свободной энергией. Свободной энергией называется часть внутренней энергии системы, которая может быть превращена в работу. Свободная энергия, отнесенная к 1 моль вещества, носит название *химического потенциала*. Таким образом, химический потенциал — это мера энергии, которую данное вещество использует на реакции или движение. Чем выше концентрация данного вещества, тем выше его активность и его химический потенциал. Вследствие этого передвижение вещества идет от большего к меньшему химическому потенциалу. Наибольший химический потенциал у чистой воды. Добавление к воде молекул растворенного вещества уменьшает ее активность, ее свободную энергию, ее химический потенциал. Для воды вводится понятие водного потенциала. *Водный потенциал* (ψ) — это способность воды в данной системе (в клетке) совершать работу по сравнению с той работой, которую совершала бы чистая вода. Когда система или клетка находится в равновесии с чистой водой, ее водный потенциал равен 0.

В том случае, если диффундирующие вещества встречают на своем пути мембрану, движение замедляется, а в некоторых случаях прекращается. Диффузия воды по направлению от большего к меньшему водному потенциалу через мембрану носит название *осмоса*. Иначе говоря, осмос — это диффузия воды или другого растворителя

через полупроницаемую перепонку, вызванная разностью концентраций.

Идеальная полупроницаемая мембрана пропускает молекулы воды и не пропускает молекулы растворенного вещества. В 1877 г. немецкий физиолог Пфёффер приготовил искусственную полупроницаемую мембрану. Для этого в пористый фарфоровый сосуд наливали раствор медного купороса и помещали в другой сосуд, в свою очередь заполненный раствором ферроцианида калия. В порах первого фарфорового сосуда растворы соприкасались и реагировали друг с другом. В результате в порах образовалась пленка из ферроцианида меди ($\text{Cu}_2\text{Fe}(\text{CN})_6$), которая обладала полупроницаемостью. Таким образом была создана как бы модель клетки: полупроницаемая пленка имитировала цитоплазму, а стенки сосуда — пектоцеллюлозную оболочку. Сосуд, в порах которого образовалась полупроницаемая мембрана, заполненный раствором сахарозы, помещали в воду. Присоединяя к сосуду манометр, измеряли силу давления, с которой вода поступала в раствор.

Таким образом, поступление воды в раствор через полупроницаемую перегородку обуславливается разностью между свободной энергией чистой воды и раствора и происходит по градиенту свободной энергии воды или по градиенту водного потенциала. Движение молекул воды в раствор можно приостановить, приложив к раствору определенное внешнее давление. *Осмотическое давление* раствора равно тому давлению, которое надо приложить к системе, чтобы предотвратить поступление в нее воды.

Пфёффер, измеряя осмотическое давление разных растворов, установил, что его величина зависит от концентрации. Изучение свойств растворов крупным физико-химиком Вант-Гоффом показало, что осмотическое давление подчиняется законам, установленным для газов, прежде всего закону Бойля-Мариотта. Иначе говоря, осмотическое давление прямо пропорционально молярной концентрации раствора. Эквимольные растворы недиссоциирующих веществ являются изосмотическими или изотоническими, т. е. имеют одинаковое осмотическое давление. Согласно правилу Авогадро, раствор грамм-молекулы недиссоциированного вещества имеет осмотическое давление, равное 2,24 МПа. Осмотическое давление подчиняется также закону Гей-Люссака, т. е. возрастает с повышением температуры. Наконец, величина осмотического давления может быть вычислена в атмосферах по формуле Клапейрона $p = RTC$, где R — газовая постоянная, равная 0,8821, T — абсолютная температура (в °С) и C — концентрация в молях).

Говоря об осмотическом давлении, надо помнить, что оно проявляется не всегда, а только в системе раствор — растворитель полупроницаемая перегородка. Раствор, помещенный в стакан, не проявляет осмотического давления. Он имеет *осмотический показатель*, который проявляется лишь в определенных условиях.

2. КЛЕТКА КАК ОСМОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

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

Наблюдения за явлениями плазмолиза и тургора позволяют изучить многие свойства клетки. Явление плазмолиза показывает, что клетка жива и протоплазма сохранила полупроницаемость. По скорости и форме плазмолиза можно судить о вязкости протоплазмы (см. выше). Наконец, явление плазмолиза позволяет определить величину осмотического давления (плазмолитический метод). Этот метод основан на подборе *изоосмотического*, или *изотонического*, раствора, т. е. раствора, имеющего осмотическое давление, равное осмотическому давлению клеточного сока. Окружающий раствор, который вызывает плазмолиз данной клетки, а следовательно имеет более высокое осмотическое давление, называется *гипертоническим*. Раствор, при котором в клетке начался плазмолиз, имеет осмотическое давление, примерно равное осмотическому давлению клетки. Зная концентрацию этого наружного раствора в молях, можно по формуле (см. с. 47) вычислить его осмотическое давление, а следовательно, осмотическое давление клетки. Необходимо учесть, что эта формула справедлива, если для определения осмотического давления был взят раствор неэлектролита, например сахарозы. В том случае, когда для определения осмотического давления берется раствор электролита, например какой-либо соли, в формулу определения осмотического давления необходимо вводить дополнительный изотонический коэффициент (i). Это связано с тем, что осмотическое давление пропорционально числу частиц, находящихся в определенном объеме раствора. При диссоциации число частиц, естественно, возрастает, сле-

довательно, в этом случае осмотическое давление нужно рассчитывать по формуле $p = RTCi$.

Определение осмотического давления может быть основано и на прямом определении концентрации клеточного сока. В большинстве случаев при этом клеточный сок выжимается. Наиболее точно концентрация клеточного сока может быть определена криоскопическим методом по понижению его точки замерзания или по повышению точки кипения. Известно, что если к воде прибавить некоторое количество растворимых веществ, то давление ее паров уменьшается. Чем ниже давление пара воды, тем ниже точка замерзания и выше точка кипения раствора. Молярный раствор недиссоциированного вещества снижает точку замерзания на $1,86^{\circ}\text{C}$.

Определение величины осмотического давления имеет большое значение, в частности, для экологических исследований. В известной мере величина осмотического давления позволяет судить о способности растения поглощать воду из почвы и удерживать ее, несмотря на иссушающее действие атмосферы. Осмотическое давление колеблется в широких пределах от 0,1 до 20,0 МПа. Осмотическое давление около 0,1 МПа наблюдается у водных растений. Осмотическое давление, равное 20,0 МПа, обнаружено у выжатого сока галофита *Atriplex Confertifolia*. В 1 л сока этого растения содержится 67,33 г хлоридов. У большинства растений средней полосы осмотическое давление колеблется от 0,5 до 3 МПа. Вместе с тем необходимо отметить, что факторы, действующие на изменение осмотического давления, чрезвычайно разнообразны. Даже соседние, рядом расположенные клетки могут отличаться по величине осмотического давления. Обычно величина осмотического давления больше у мелких клеток по сравнению с крупными. Установлены определенные градиенты осмотического давления в пределах одной ткани. Так, в тканях стебля осмотическое давление возрастает от периферии к центру и от основания к верхушке. В корне осмотическое давление, наоборот, постепенно снижается от основания к верхушке. В проводящих элементах стебля и корня, как правило, осмотическое давление очень низкое (0,1—0,15 МПа). Сопоставление осмотического давления в разных органах показывает, что в листьях оно выше по сравнению с корнями.

Осмотическое давление различно у разных жизненных форм. У древесных пород оно выше, чем у кустарников, а у кустарников выше, чем у травянистых растений. Разные экологические группы различаются по величине осмотического давления. Особенности имеют снабжение растений водой. У растений пустынь осмотическое давление больше, чем у степных растений. У степных — больше, чем у луговых. Еще меньше осмотическое давление у растений болотных и водных местообитаний. У светолюбивых растений осмотическое давление больше, чем у теневыносливых.

Растение в определенной степени регулирует величину осмотического давления. Ферментативное превращение сложных нерастворимых веществ в растворимые (крахмала в сахара, белков в аминокислоты) приводит к возрастанию концентрации клеточного сока и повышению осмотического давления. Увеличенное накопление раство-

римых солей также повышает осмотическое давление. Несмотря на то что осмотическое давление меняется в зависимости от внешних условий, все же для каждого вида эти изменения происходят в своих определенных пределах. Величину осмотического давления многие физиологи считают одной из характеристик данного вида растений.

Сосущая сила клетки. Величина осмотического давления имеет большое значение для определения силы, которая вызывает поступление воды в клетку. Однако надо учесть, что клеточная оболочка, свободно пропускающая воду и питательные вещества, обладает ограниченной растяжимостью. При поступлении в клетку воды в ней развивается гидростатическое давление, которое заставляет плазмалемму прижиматься к клеточной оболочке. Его называют *тургорным давлением* (T). Клеточная оболочка растягивается и, в свою очередь, оказывает противодействие (w); оно тем больше, чем больше поступает воды в клетку. Благодаря ограниченной растяжимости клеточной оболочки наступает такой момент, когда давление оболочки целиком уравнивает силу осмотического поступления воды. При этом $p = T = w$. Насыщенная водой клетка находится в максимально растянутом состоянии. Однако у наземных растений такое состояние насыщенности крайне редко. В обычных условиях осмотическое давление не уравновешено полностью противодействием ($p > w$). Это показывает, что клеточная оболочка еще не полностью растянута и вода может поступать в клетку. Разница между осмотическим давлением клеточного сока и противодействием клеточной оболочки определяет сосущую силу (S) — это сила, с которой клетка притягивает воду в каждый данный момент. Именно сосущая сила определяет поступление воды в клетку. Лишь в состоянии плазмолиза клетка всасывает воду с силой, равной всей величине осмотического давления $S = p$. Это происходит потому, что в состоянии плазмолиза или завядания вода не давит на клеточную оболочку. Тургорное давление (T) = 0 и соответствующее противодействие клеточной оболочки также равно 0. По мере поступления воды в клетку появляется тургорное давление, а следовательно, развивается и противодействие клеточной оболочки. В этом случае сосущая сила клетки будет равна разности между осмотическим давлением и противодействием оболочки $S = p - w$. Чем больше поступает воды в клетку, тем больше растет тургорное давление и противодействие оболочки. Наконец, наступает такой момент, при котором клеточная оболочка растягивается до предела. В этом случае осмотическое давление целиком уравновешивается противодействием оболочки $p = T = w$, а сосущая сила становится равной нулю.

Таким образом, клетка проявляет себя как саморегулирующаяся система. Величина сосущей силы определяется степенью насыщенности клетки: чем меньше клетка насыщена водой, тем больше ее сосущая сила. Изменения осмотических величин клетки в зависимости от ее насыщенности водой представлены на графике (рис. 19). Здесь по горизонтали отложен объем клетки, по вертикали — величина осмотического давления. В левой части графика клетка имеет наименьший объем (состояние плазмолиза). Осмотическое давление кле-

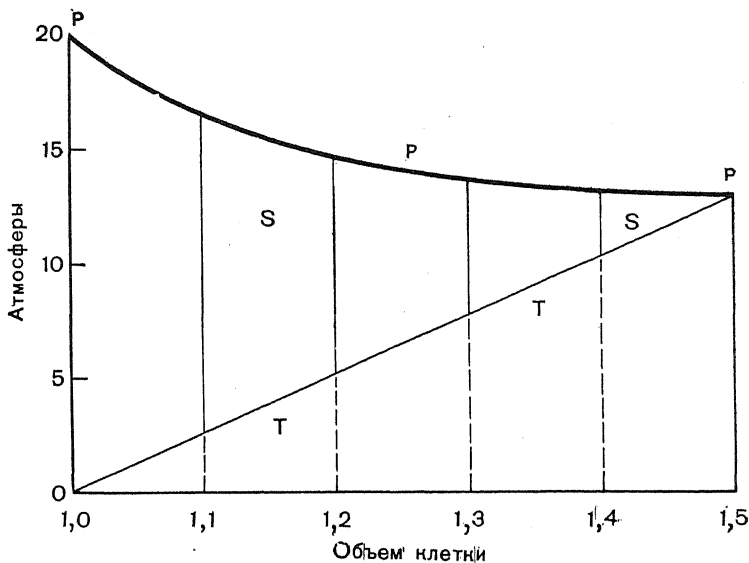


Рис. 19. Схема изменений осмотических величин в клетке в зависимости от насыщенности ее водой.

точного сока при этом наивысшее, сосущая сила (S) равна всей величине осмотического давления. Тургорное давление (T) и противодействие клеточной оболочки (w) равны нулю. При поступлении воды в клетку объем ее возрастает. Появляется тургорное давление и равное ему противодействие клеточной оболочки, сосущая сила уменьшается. В правой части схемы клетка занимает наибольший объем, осмотическое давление несколько уменьшается, поскольку в клеточный сок поступает вода и его концентрация снижается. Тургорное давление и противодействие клеточной оболочки возрастают и становятся равными всей величине осмотического давления. Сосущая сила клетки в состоянии наивысшего тургора равна нулю. В некоторых случаях сосущая сила может быть больше осмотического давления. Это проявляется при завядании клетки, тогда вся клетка уменьшается в объеме, цитоплазма не отстает от оболочки, клеточная оболочка прогибается внутрь. Это явление называется циторризом.

Как уже упоминалось с термодинамической точки зрения, направление движения воды определяется величиной *водного потенциала* (ψ_v). Когда данная система (клетка) находится в равновесии с чистой водой, то ее водный потенциал (ψ_v) будет равен 0.

Присутствие растворимых веществ в водном растворе или в клетке уменьшает концентрацию воды, снижает ее активность. По мере увеличения количества растворенных веществ водный потенциал (ψ_v) становится все более отрицательным. Когда на водный раствор действует давление (в случае клетки противодействие оболочки),

молекулы воды сближаются друг с другом и это приводит к увеличению энергии системы, к возрастанию активности воды. Водный потенциал клетки при этом возрастает. Таким образом ψ_v клетки зависит прежде всего от концентрации осмотически действующих веществ — осмотического потенциала ($\psi_{осм}$), который всегда отрицателен, и от потенциала давления (ψ_d), в большинстве случаев положительного. Сказанное можно выразить следующим образом: $-\psi_v = -\psi_{осм} + \psi_d$. В состоянии полного тургора $\psi_v = 0$, в состоянии плазмолиза — $\psi_v = -\psi_{осм}$.

Следовательно, водный потенциал — это и есть сила, которая вызывает поступление воды в клетку при данных условиях, по величине он равен сосущей силе, но противоположен ей по знаку. В этой связи направление движения воды определяется нарастанием сосущей силы или увеличением отрицательного водного потенциала.

Таким образом, энергетическое состояние воды, способность совершать работу и ее подвижность определяются водным потенциалом. Водный потенциал чистой воды приравнивается к нулю. Всякое присутствие растворенных веществ в клеточном соке уменьшает способность воды производить работу. Водный потенциал клеточного сока всегда меньше потенциала чистой воды. При этом вода передвигается в сторону меньшего (более отрицательного) водного потенциала. Тургорное давление увеличивает водный потенциал внутри клетки и при максимальном растяжении клеточной оболочки делает его равным нулю (как в чистой воде), вода перестает поступать в клетку.

Говоря о поступлении воды в клетку, надо учитывать, что наряду с осмотическим давлением в клетках существует *давление набухания*. Давление набухания связано со способностью гидрофильных коллоидов притягивать к себе молекулы воды. Сила, с которой коллоиды притягивают воду, и представляет собой давление набухания. Хорошо известно, что если сухие семена положить в воду, то они будут всасывать воду и увеличатся в размере. Сила набухания у сухих семян достигает 100 МПа. Большое значение давление набухания имеет не только для семян, но и для молодых меристематических клеток, в которых отсутствуют вакуоли и которые заполнены коллоидным веществом.

Наконец, имеется мнение, что наряду с осмотическим давлением и давлением набухания существует еще *активное* поступление воды в клетки. Оно связано с затратой энергии и идет против градиента свободной энергии воды в системе или против градиента химического потенциала.

Основанием к предположению о существовании активного поступления послужили опыты английского ученого Беннет-Кларка. Было установлено, что у клеток, помещенных в раствор, концентрация которого была значительно выше концентрации клеточного сока, плазмолиз не обнаруживался. На этом основании было установлено, что протоплазма активно секретирует определенное количество воды в вакуоль (против градиента концентрации).

Важно отметить, что поступление воды в клетку уменьшается при недостатке кислорода или введения дыхательных ядов (динитрофено-

ла, цианистых соединений), т. е. во всех тех случаях, когда заторможены процессы обмена. Это тоже может служить доказательством наличия активного поступления воды в клетку. Возможным механизмом является электроосмос. Секреция воды является следствием разности электрических потенциалов, возникающих с наружной и внутренней стороны мембраны (топопласта). Возможно, что движение воды может быть вызвано накоплением катионов (K^+ , Na^+), которое, в свою очередь, происходит под влиянием разности электрических потенциалов. Может иметь значение также заглатывание воды клеткой в процессе пиноцитоза.

ПОСТУПЛЕНИЕ ИОНОВ В РАСТИТЕЛЬНУЮ КЛЕТКУ

Из внешней среды в клетку растения непрерывно поступают питательные соли. Это естественный процесс, без которого жизнедеятельность клетки была бы невозможна. Причем клетка осуществляет поглощение, несмотря на ограниченную проницаемость плазмалеммы, о чем говорит явление плазмолиза. Живая клетка в высокой степени обладает способностью к избирательному накоплению питательных веществ. Явление избирательного накопления отдельных элементов хорошо видно из таблицы 1.

Таблица 1

Поступление ионов в растительную клетку

Элемент	Содержание ионов, в миллиэквивалентах	
	морская вода	сок валонии
Хлор	0,580	0,597
Натрий	0,498	0,090
Калий	0,012	0,500

Рассмотрение приведенных данных показывает, что содержание солей в одноклеточной водоросли и в окружающей ее морской воде резко различно. Клетка накапливает калий в концентрации, превышающей его содержание в морской воде в десятки раз. Вместе с тем морская вода содержит значительно большее количество натрия по сравнению с клеткой. Таким образом, клетка, несмотря на наличие полупроницаемой мембраны, обладает способностью к избирательному накоплению растворенных веществ.

На протяжении истории физиологии растений учеными были созданы многочисленные теории относительно механизмов проникновения растворенных веществ в клетку. Многие из этих теорий оказались несостоятельными, в частности, в силу того, что под проникновением веществ в клетку понималось их поступление в клеточный сок.

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

1. ПАССИВНОЕ И АКТИВНОЕ ПОСТУПЛЕНИЯ

Поглощение питательных веществ клеткой может быть пассивным и активным. *Пассивное поглощение* — это поглощение, не требующее затраты энергии. Оно связано с процессом диффузии и идет по градиенту концентрации данного вещества. Как уже рассматривалось выше (см. с. 46), с термодинамической точки зрения направление диффузии определяется химическим потенциалом вещества. Чем выше концентрация вещества, тем выше его химический потенциал. Передвижение идет в сторону меньшего химического потенциала. Необходимо отметить, что направление движения ионов определяется не только химическим, но также электрическим потенциалом. Ионы, обладающие разноименным зарядом, могут диффундировать через мембрану с разной скоростью. Благодаря этому создается разность потенциалов, которая, в свою очередь, может служить движущей силой поступления противоположно заряженного иона. Электрический потенциал может также возникать в результате неравномерного распределения зарядов в самой мембране. Таким образом, пассивное передвижение ионов может идти по градиенту *химического и электрического потенциала*.

Наряду с пассивным имеет место *активный транспорт* ионов в клетку, т. е. с затратой энергии, выделяющейся в процессе метаболизма. Имеется ряд доказательств существования активного транспорта ионов. В частности, это опыты по влиянию внешних условий. Так, оказалось, что поступление ионов зависит от температуры. В определенных пределах с повышением температуры скорость поглощения веществ клеткой возрастает. В отсутствии кислорода, в атмосфере азота, поступление ионов резко тормозится и может даже наблюдаться выход солей из клеток корня наружу. Под влиянием дыхательных ядов, таких, как KCN, CO, поступление ионов также затормаживается. С другой стороны, увеличение содержания АТФ усиливает процесс поглощения. Все это указывает на то, что между поглощением солей и дыханием существует тесная связь. Многие исследователи приходят к выводу о тесной взаимосвязи между поглощением солей

и синтезом белка. Так, хлорамфеникол — специфический ингибитор синтеза белка — подавляет и поглощение солей.

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

Первый этап поступления солей в клетку (поступление в свободное пространство) — это пассивный процесс. Свободное пространство клетки это пространство, в которое ионы могут проникать пассивно, путем диффузии по градиенту концентрации. О локализации свободного пространства в литературе единого мнения нет. По-видимому, прежде всего это заполненные водой межфибрилярные пространства в клеточной оболочке, затем это промежутки между клеточной оболочкой и мембраной.

Клеточная оболочка обладает свойством накапливать, адсорбировать на своей поверхности ионы. Еще работами советских физиологов Д. А. Сабинина и И. И. Колосова (1940) было показано, что клеточные оболочки обладают способностью адсорбировать из раствора катионы и анионы. Адсорбция вначале происходит очень быстро, а затем резко замедляется. Это связано с насыщением адсорбирующей поверхности.

Первичная клеточная оболочка — сложная структура. Пектиновые вещества, целлюлоза, гемицеллюлоза и другие соединения, входящие в состав клеточных оболочек, содержат карбоксильные группы, которые при диссоциации заряжают ее отрицательно. В составе оболочки имеются также белки, которые могут в зависимости от рН сообщать поверхности клеток отрицательный или положительный заряд. В результате этого клеточная оболочка может выступать как ионообменник, обратимо связывая катионы и анионы. На поверхности клеточной оболочки оказываются адсорбированными ионы H^+ и HCO_3^- , которые в эквивалентных количествах меняются на ионы, находящиеся в свободном пространстве¹. Благодаря тому что оболочка имеет значительное количество (межфибрилярных) промежутков, не занятых матриксом, у нее имеется большая внутренняя поверхность, которая и участвует в адсорбции ионов из свободного пространства. Ионы могут, таким образом, накапливаться в клеточной оболочке, и она служит как бы их резервуаром.

Для того чтобы поступить в цитоплазму и включиться в метаболизм клетки, ионы должны пройти через мембрану — плазмалемму. Существует несколько гипотез, объясняющих проникновение ионов через мембрану. Наиболее распространенное мнение, что ионы проникают через мембрану с помощью *переносчиков*.

Опыты, проведенные на искусственных липидных мембранах, показали, что перенос ионов (например, K^+) может проходить через по-

¹ Выделяющийся в процессе дыхания углекислый газ растворяется с образованием гидрата окиси углерода (H_2CO_3), которая, в свою очередь, распадается на ионы H^+ и HCO_3^- .

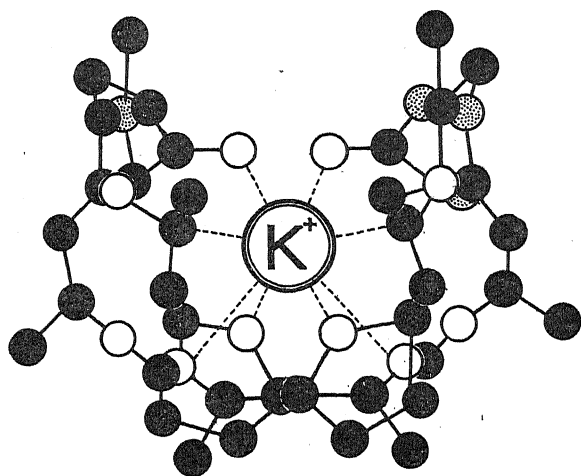


Рис. 20. Комплекс ионофор — K^+ .

ры, локализованные в мембране. Эти поры могут формироваться под влиянием некоторых антибиотиков, вырабатываемых бактериями и грибами, — ионофор. В некоторых случаях катион входит во внутреннюю полость молекулы ионофора (рис. 20). Образованный комплекс диффундирует через мембраны во много раз быстрее по сравнению со свободным ионом.

Аналогичные закономерности могут иметь место при переносе ионов через мембрану в живой клетке. Согласно концепции переносчиков, ион (M) реагирует со своим переносчиком (X) на поверхности мембраны или вблизи нее. Эта первая реакция может включать или обменную адсорбцию, или какое-то химическое взаимодействие. Ни сам переносчик, ни его комплекс с ионом не может перейти во внешнюю среду. Однако комплекс переносчика с ионом (MX) подвижен в самой мембране и передвигается к ее противоположной стороне. Здесь этот комплекс распадается и высвобождает ион во внутреннюю среду, образуя предшественник переносчика (X^1). Этот предшественник переносчика снова передвигается к внешней стороне мембраны, где вновь превращается из предшественника в переносчик, который на поверхности мембраны может соединиться с другим ионом.

Подтверждением гипотезы переносчиков служит тот факт, что при увеличении концентрации минеральных солей в окружающем растворе скорость поступления солей сначала возрастает, а затем остается постоянной. Это объясняется ограниченным количеством переносчиков. Переносчики специфичны, т. е. участвуют в переносе только определенных ионов и тем самым обеспечивают избирательность поступления. Это не исключает того, что один и тот же переносчик может обеспечивать перенос нескольких ионов. Относительно природы переносчиков высказываются различные соображения. Их

химическая природа не установлена, по большинство исследователей считает, что это белки. Есть мнение, что перенос осуществляется особыми, сравнительно низкомолекулярными белками пермеазами. Благодаря разнообразию и специфичности белков осуществляется избирательная их реакция с ионами, находящимися в среде, и, как следствие, их избирательный перенос. Некоторые исследователи склоняются к тому, что переносчики — это липиды, тоже входящие в состав плазмалеммы. Катионы и анионы могут иметь разные переносчики. Вместе с тем не исключено, что с помощью переносчиков переносятся катионы, а анионы будут проникать в результате сил электростатического притяжения.

Относительно механизма передвижения переносчиков (рис. 21) в мембране существует несколько гипотез: 1. Переносчик диффундирующий. 2. Переносчик скользящий (предполагает наличие в мембране пор, в этом случае он мигрирует по стенкам поры). 3. Переносчик поворачивающийся в мембране.

Транспорт с участием переносчиков может идти по направлению химического или электрического градиента. В этом случае поступление ионов не требует затрат энергии — это пассивный процесс. Однако он идет с большей скоростью, чем обычная диффузия (облегченная диффузия). Процесс избирательного концентрирования ионов в клетке, идущий против электрохимического градиента, требует затраты энергии. Именно этот активный перенос имеет решающее значение для жизнедеятельности клетки. Энергия, используемая для активного поступления ионов, поставляется процессом дыхания и в основном аккумулирована в АТФ. Как известно, для использования энергии, заключенной в АТФ, это соединение должно быть гидролизовано по уравнению $ATP + H_2O \rightarrow ADP + P_n$. Процесс этот катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФ-аза).

АТФ-аза обнаружена в мембранах различных клеток. Для животных клеток показано, что в мембранах локализована транспортная АТФ-аза. Этот фермент активируется в присутствии одновалентных катионов калия и натрия (K^+ , Na^+ , АТФ-аза) и ингибируется гликозидом убаином. С наличием транспортной АТФ-азы связывают активный перенос ионов через мембраны. АТФ-азная активность обнаружена и в растительных мембранах. Предполагается, что АТФ-аза располагается поперек мембраны. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФ-азы, благодаря чему участок фермента, связывающий определенный ион, поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны (рис. 22). Таким путем может осуществляться активный перенос ионов (с использованием энергии) против градиента концентрации. Расчет показывает, что для того, чтобы 1 моль соли диффундировал против градиента концентрации, необходимо затратить около 4600 Дж. Вместе с тем при гидролизе АТФ выделяется 30 660 Дж/моль. Следовательно, этой энергии АТФ должно хватить для транспорта нескольких молей соли. Имеются данные, показывающие прямо пропорциональную зависимость, существующую между активностью фермента АТФ-азы и поступлением ионов.

Необходимость молекул АТФ для осуществления переноса подтверждается еще и тем, что ингибиторы, нарушающие аккумуляцию энергии дыхания в АТФ (нарушение сопряжения окисления и фосфорилирования), в частности динитрофенол, тормозят поступление ионов. Вместе с тем энергия дыхания может и непосредственно без предварительного накопления в АТФ использоваться на перенос ионов против градиента концентрации. Механизм этого явления заключается в том, что в результате процесса дыхания на одной стороне мембраны (наружной) накапливаются ионы водорода, при этом внутренняя сторона мембраны заряжается отрицательно. Катионы поступают внутрь, притягиваясь к отрицательно заряженной внутренней стороне мембраны.

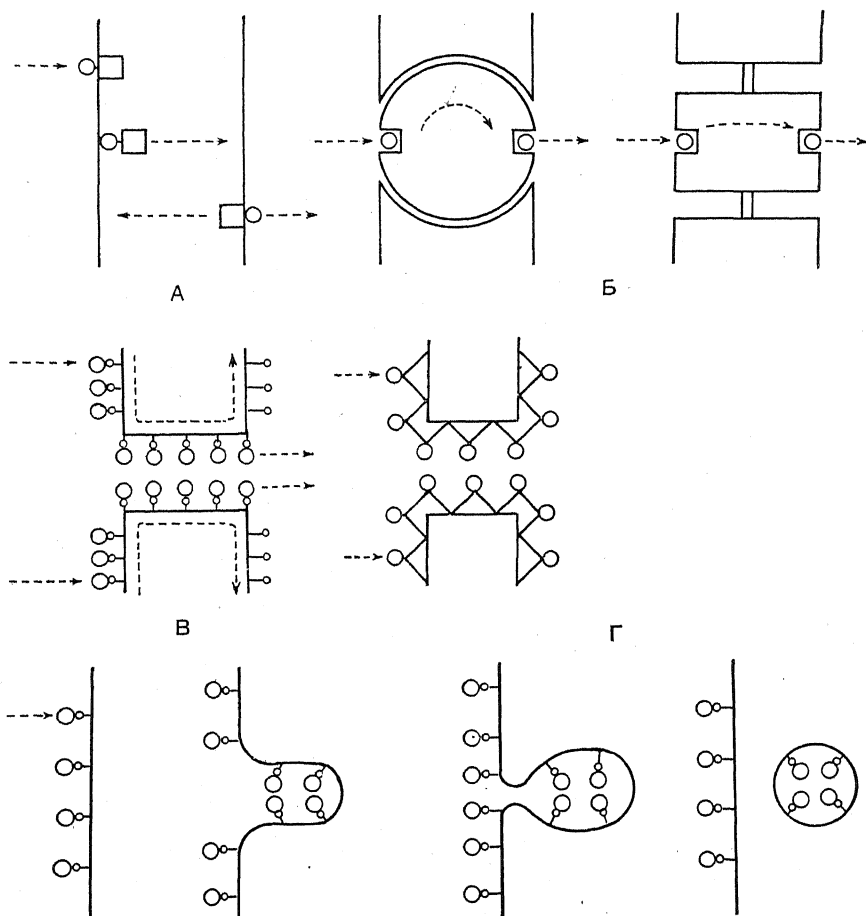


Рис. 21. Схемы гипотетических механизмов действия мембранных переносчиков:

А — диффундирующие; Б — вращающиеся; В — скользящие; Г — пиноцитов,

Таким образом, перенос ионов через мембрану может осуществляться против градиента концентрации с затратой энергии, т. е. путем активного переноса. Специфические переносчики обеспечивают и избирательность поступления.

Наконец клетка может «заглатывать» питательные вещества вместе с водой (пиноцитоз).

Пиноцитоз — это впячивание поверхностной мембраны (см. рис. 21), благодаря которому происходит заглатывание капелек жидкости с растворенными веществами. Явление пиноцитоза известно для клеток животных организмов. Сейчас доказано, что оно характерно и для клеток растений. Процесс этот можно подразделить на несколько фаз: 1) адсорбция ионов на определенном участке плазмалеммы; 2) впячивание, которое происходит под влиянием заряженных ионов; 3) образование пузырьков с жидкостью, которые могут мигрировать по цитоплазме; 4) ферментативное разрушение мембраны, окружающей пиноцитозный пузырек, и включение веществ в метаболизм. С помощью пиноцитоза в клетки могут попадать не только ионы, но и различные растворимые органические вещества.

Пройдя через мембрану, ионы поступают в цитоплазму, где они включаются в метаболизм клетки. Существенная роль в процессе связывания питательных веществ цитоплазмой принадлежит клеточным органеллам. Митохондрии, хлоропласты, по-видимому, конкурируют между собой, поглощая катионы и анионы, поступившие через плазмалемму в цитоплазму.

В процессе аккумуляции ионов в разных органеллах цитоплазмы и включения в метаболизм большое значение имеет их внутриклеточный транспорт. Этот процесс осуществляется, по-видимому, по каналам эндоплазматического ретикулума.

В вакуоль попадают ионы в случае, если протоплазма уже насыщена ими. Это как бы излишки питательных веществ, не включенных в реакции метаболизма. Для того чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть еще один барьер — тонопласт. Выше уже упоминалось, что проницаемость тонопласта меньше по сравнению с плазмалеммой. В настоящее время признано существование двух механиз-

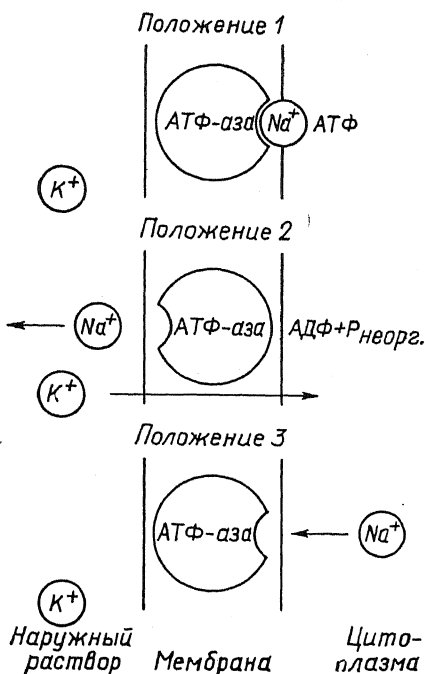


Рис. 22. Действие АТФ-азного насоса на цитоплазматической мембране (по Вахмистрову).

мов переноса ионов в клетку: первого, который локализован в плазмалемме и действует в пределах относительно низких концентраций, и второго, который локализован в тонопласте и действует только при более высоких концентрациях, когда цитоплазма насыщена данным ионом. Именно второй механизм ответственен за передачу питательных веществ в вакуоль. Перенос ионов через тонопласт совершается с помощью переносчиков и в большинстве случаев требует затраты энергии. Проникшие в вакуоль вещества обеспечивают осмотические свойства клетки.

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

Необходимо еще раз подчеркнуть, что большее значение для жизнедеятельности клетки имеет активное поступление. Именно оно ответственно за избирательное накопление ионов в цитоплазме. Поглощение питательных веществ клеткой тесно связано с обменом веществ. Эти связи многосторонни. Для активного переноса необходимы синтез белков переносчиков и энергия, поставляемая в процессе дыхания. Надо учитывать также, что чем быстрее поступающие ионы включаются в метаболизм, тем интенсивнее идет их поглощение.

Для многоклеточного высшего растения не меньшее значение имеет и передвижение питательных веществ из клетки в клетку. Чем быстрее проходит этот процесс, тем быстрее соли будут при прочих равных условиях поступать в клетку.

Список рекомендуемой литературы

Де Робертис Э., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. М., Мир, 1973.

Корнеберг А. Синтез ДНК. М., Мир, 1977.

Нобел П. Физиология растительной клетки. М., Мир, 1973.

Роллер Э. Открытие основных законов жизни. М., Мир, 1978.

Сэджер Р. Цитоплазматические гены и органеллы. М., Мир, 1975.

Трошин А. С., Трошина В. П. Физиология клетки. М., Просвещение, 1979.

Финсан Дж., Колман Р., Митчелл Р. Мембраны и их функции в клетке. М., Мир, 1977.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

Вода является основной составной частью растительных организмов. Ее содержание доходит до 90% от массы организма, и она участвует прямо или косвенно во всех жизненных проявлениях. Вода — это та среда, в которой протекают все процессы обмена веществ. Она составляет основную часть цитоплазмы, поддерживает ее структуру, устойчивость входящих в состав цитоплазмы коллоидов, обеспечивает определенную конформацию молекул белка. Высокое содержание воды придает содержимому клетки (цитоплазме) подвижный характер. Вода — непосредственный участник многих химических реакций. Все реакции гидролиза, многочисленные окислительно-восстановительные реакции идут с участием воды.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДНОГО ОБМЕНА РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Водный ток обеспечивает связь между отдельными органами растений. Питательные вещества передвигаются по растению в растворенном виде. Насыщенность водой (тургор) обеспечивает прочность тканей, сохранение структуры травянистых растений, определенную ориентировку органов растений в пространстве. Рост клеток в фазе растяжения идет главным образом за счет накопления воды в вакуоли.

Таким образом, вода обеспечивает протекание процессов обмена, коррелятивные взаимодействия, связь организма со средой. Для нормальной жизнедеятельности клетка должна быть насыщена водой.

1. ФИЗИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВОДЫ

Вода играет важную роль в жизнедеятельности организма, благодаря своим уникальным физическим и химическим свойствам. Молекула воды состоит из двух атомов водорода, присоединенных к одному атому кислорода. Атом кислорода оттягивает электроны от водорода, благодаря этому заряды в молекулах воды распределены неравномерно. Один полюс молекулы воды оказывается заряженным положительно, а другой — отрицательно. Иначе говоря, вода представляет собой диполь. Молекулы воды могут ассоциировать друг с другом. Положительный заряд атома водорода одной молекулы воды

притягивается к отрицательному заряду другой. Это приводит к возникновению водородных связей. Благодаря наличию водородных связей вода имеет определенную упорядоченную структуру. Каждая молекула воды притягивает к себе еще четыре молекулы, которые стремятся расположиться как бы по вершинам тетраэдра. Число ассоциированных молекул может быть неопределенно большим. В жидкой воде упорядоченные участки чередуются с неупорядоченными — хаотически распределенными молекулами. Таким образом, большая часть молекул организована в виде тетраэдров, меньшая часть заполняет полости этих тетраэдров.

В твердом состоянии (лед) все молекулы воды соединены водородными связями. При нагревании лед плавится, и частично эти связи разрываются. При 0°C разрывается примерно 15% водородных связей. Даже при нагревании до 20°C остаются не нарушенными 80% водородных связей.

Высокая скрытая теплота испарения воды обуславливается наличием водородных связей. Для того чтобы в процессе испарения произошел отрыв молекул от водной поверхности, необходимо затратить дополнительное количество энергии для разрыва водородных связей. Поэтому испарение воды растением (транспирация) сопровождается охлаждением транспирирующих органов. Понижение температуры листьев при транспирации имеет важное физиологическое значение.

Вода обладает очень высокой теплоемкостью, поэтому поглощение или потеря значительного количества тепла тканями растений сопровождается сравнительно небольшими колебаниями их температуры. Это позволяет растительному организму воспринимать колебания температуры окружающей среды в смягченном виде. Вода в растении находится как в свободном, так и в связанном состоянии. Свободной называют воду, сохранившую все или почти все свойства чистой воды. Свободная вода легко передвигается, вступает в различные биохимические реакции, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах. Связанная вода имеет измененные физические свойства вследствие взаимодействия с неводными компонентами. Эти взаимодействия представляют собой процессы гидратации, вследствие чего связанную воду нередко называют гидратной водой. Различают два основных процесса гидратации: 1) притяжение диполей воды к заряженным частицам (как к ионам минеральных солей, так и к заряженным группам белка COO^- и NH_2^+); 2) образование водородных связей с полярными группами органических веществ — между водородом воды и атомами O или N.

Воду, гидратирующую коллоидные частицы (прежде всего белки, называют коллоидно-связанной, а растворенные вещества (минеральные соли, сахара, органические кислоты и др.) — осмотически связанной.

Вода обладает исключительно высокой растворяющей способностью. В воде анионы и катионы какой-либо соли оказываются разведенными. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие. Положительно заряженные ионы притягивают полюс молекулы воды с отрицательно заряженными атомами кисло-

рода, тогда как ионы, несущие отрицательный заряд, притягивают полюс с положительно заряженными атомами водорода. Одновременно нарушается и структура самой воды. При этом, чем крупнее ион, тем это нарушение сильнее.

2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДЫ В КЛЕТКЕ И В ОРГАНИЗМЕ

Содержание воды в различных органах растений колеблется в довольно широких пределах. Оно изменяется в зависимости от условий внешней среды, возраста и вида растений. Так, содержание воды в листьях салата составляет 95%, кукурузы — 77%. Количество воды неодинаково в разных органах растений: в листьях подсолнечника воды содержится 81%, в стеблях — 88%, в корнях — 71%. Содержание воды, равное 6—11%, характерно главным образом для воздушно-сухих семян, в которых процессы жизнедеятельности заторможены.

Вода содержится в живых клетках, в мертвых элементах ксилемы и в межклетниках. В межклетниках вода находится главным образом в парообразном состоянии. Основными испаряющими органами растения являются листья. В связи с этим естественно, что наибольшее количество паров воды заполняет межклетники листьев. В жидком состоянии вода находится в различных частях клетки: клеточной оболочке, вакуоли, протоплазме. Вакуоли — наиболее богатая водой часть клетки, где содержание ее достигает 98%. При наибольшей оводненности содержание воды в протоплазме составляет 95%. Наименьшее содержание воды характерно для клеточных оболочек. Вода в клеточных оболочках заполняет промежутки между фибриллами целлюлозы и удерживается силами поверхностного натяжения в менисках. Часть молекул воды находится в адсорбированном состоянии на поверхности фибрилл, составляющих клеточную оболочку. Количественное определение содержания воды в клеточных оболочках затруднено; по-видимому, оно колеблется от 30 до 50%.

Формы воды в разных частях растительной клетки также различны. В вакуолярном клеточном соке преобладает вода, удерживаемая сравнительно низкомолекулярными соединениями (осмотически-связанная) и свободная вода. В оболочке растительной клетки вода связана главным образом высокополимерными соединениями (целлюлозой, гемицеллюлозой, пектиновыми веществами), т. е. коллоидно-связанная вода. Кроме того, в оболочке есть и свободная вода в капиллярах, которые образуются между микрофибриллами целлюлозы.

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

Физиологическое значение свободной и связанной воды различно. Большинство исследователей полагает, что интенсивность физиологических процессов, в том числе и темпов роста, зависит в первую

очередь от содержания свободной воды. Вместе с тем имеется прямая корреляция между содержанием связанной воды и устойчивостью растений против неблагоприятных внешних условий. Однако указанные физиологические корреляции наблюдаются не всегда.

3. ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЯ

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

Для того чтобы возместить потери воды при испарении, в растении должно непрерывно поступать большое ее количество. Непрерывно идущие в растении два процесса — поступление и испарение воды — называют *водным режимом* или *водным балансом растений*.

Для нормального роста и развития растений необходимо, чтобы расход воды примерно соответствовал приходу, или, иначе говоря, чтобы растение сводило свой водный баланс без большого дефицита. Для этого в растении в процессе естественного отбора выработались приспособления к поглощению воды (колоссально развитая корневая система), к передвижению воды (специальная проводящая система), к сокращению испарения (система покровных тканей и система автоматически закрывающихся устьичных отверстий).

Несмотря на все указанные приспособления, в растении часто наблюдается *водный дефицит*. Физиологические нарушения наступают у различных растений при разной степени водного дефицита. Есть растения, выработавшие в процессе эволюции разнообразные приспособления к перенесению обезвоживания (засухоустойчивые растения). Выяснение физиологических особенностей, определяющих устойчивость растений к обезвоживанию, — важнейшая задача, решение которой имеет большое не только теоретическое, но и практическое значение. Вместе с тем, для того чтобы ее решить, необходимо знание всех сторон водообмена растительного организма.

РАСХОДОВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ — ТРАНСПИРАЦИЯ

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

1. ЗНАЧЕНИЕ ТРАНСПИРАЦИИ

К. А. Тимирязев назвал транспирацию, в том объеме, в каком она идет, необходимым физиологическим злом. Действительно, в обычно протекающих размерах транспирация не является необходимой. Так, если выращивать растения в условиях высокой и низкой влажности воздуха, то, естественно, в первом случае транспирация будет идти со значительно меньшей интенсивностью. Однако рост растений будет одинаков или даже лучше там, где влажность воздуха выше, а транспирация меньше. Известно, что большая часть всей поглощенной солнечной энергии тратится на транспирацию, которая в определенном объеме полезна растительному организму.

1. Транспирация спасает растение от перегрева, который ему грозит на прямом солнечном свете. Температура сильно транспирирующего листа может быть примерно на 7°C ниже температуры листа завядающего, не транспирирующего. Это особенно важно в связи с тем, что перегрев, разрушая хлоропласты, резко снижает процесс фотосинтеза (оптимальная температура для процесса фотосинтеза около $30\text{—}33^{\circ}\text{C}$). Именно благодаря высокой транспирирующей способности многие растения хорошо переносят повышенную температуру. 2. Транспирация создает непрерывный ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое. 3. С транспирационным током передвигаются растворимые минеральные и частично органические питательные вещества, при этом, чем интенсивнее транспирация, тем быстрее идет процесс передвижения.

2. ЛИСТ КАК ОРГАН ТРАНСПИРАЦИИ

Основным транспирирующим органом является лист. Средняя толщина листа составляет $100\text{—}200$ мкм. Паренхимные клетки листа расположены рыхло, между ними имеется система межклетников, составляющая в общей сложности от 15 до 25% объема листа. Лист окружен покровной тканью — эпидермисом, состоящим из компактно расположенных клеток, наружные стенки которых утолщены. Листья большинства растений покрыты *кутикулой*, в состав которой входят оксимонокарбоновые кислоты, содержащие по 16—28 атомов углерода и по 2—3 гидроксильных группы. Эти кислоты соединены друг с другом в цепочки с помощью эфирных связей. Кутикула

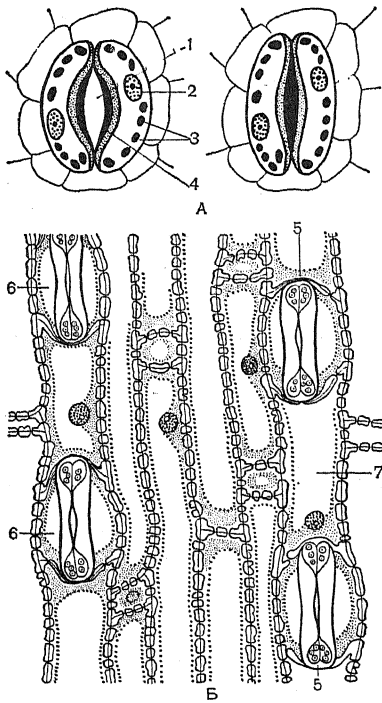


Рис. 23. Структура устьиц у двудольных (А) и однодольных (Б) растений:

1 — устьичная щель; 2 — ядро; 3 — хлоропласты; 4 — толстая клеточная стенка; 5 — замыкающие клетки устьиц; 6 — побочные клетки; 7 — клетки эпидермиса с многочисленными порами.

щель закрыта. Когда воды в замыкающих клетках много, то она давит на стенки и более тонкие стенки растягиваются сильнее, а более толстые втягиваются внутрь, между замыкающими клетками появляется щель. У однодольных растений строение замыкающих клеток несколько иное. Они представлены двумя удлиненными клетками, на концах которых стенки более тонкие. При насыщении водой более тонкие стенки на концах растягиваются и раздвигают замыкающие клетки, благодаря чему образуется щель (рис. 23).

Число устьичных отверстий колеблется в зависимости от вида растения от 1 до 60 тыс. на 1 см² листа. Большая часть устьиц расположена на нижней стороне листа. Диаметр устьичных щелей составляет всего 3—12 мкм.

Устьица соединяют внутреннее пространства листа с внешней средой. Вода поступает в лист через сеть жилок, в которых расположены сосудистые элементы. Возможны два пути испарения: 1) через

варьирует как по составу, так и по толщине. Более развитой кутикулой характеризуются светолюбивых растений по сравнению с теневыносливыми и засухоустойчивых по сравнению с влаголюбивыми. Кутикула вместе с клетками эпидермиса образует как бы барьер на пути испарения паров воды. При этом особенно значительную преграду составляет кутикула. Удаление кутикулы во много раз повышает интенсивность испарения. Сопротивление выходу паров воды оказывают в определенной мере и утолщенные стенки клеток эпидермиса. Все эти особенности выработались в процессе эволюции как приспособление к сокращению испарения. Для соприкосновения листа с атмосферой имеются *устьица*. Устьица — одно из оригинальных приспособлений листа, обладающее способностью открываться и закрываться. Обычно устьичные отверстия ограничены двумя замыкающими клетками, стенки которых неравномерно утолщены. У двудольных растений замыкающие клетки бобовидной, или полулунной, формы, при этом их внутреннее прилегающее друг к другу стенки более толстые, а внешние — более тонкие. Когда воды мало, замыкающие клетки плотно прилегают друг к другу и устьичная

наружные стенки клеток эпидермиса в атмосферу; 2) через стенки клеток мезофилла в межклеточное пространство листа и далее в парообразном состоянии через устьица. В связи с этим различают *устьичную* и *кутикулярную* транспирацию. В том, что действительно испарение идет не только через устьица, но и через кутикулу, легко убедиться. Так, если взять листья, у которых устьица расположены только с нижней стороны (например, листья яблони), и замазать эту сторону вазелином, то испарение воды будет продолжаться, хотя и в значительно уменьшенном размере. Следовательно, определенное количество воды испаряется через кутикулу.

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

Все же основная часть воды испаряется через устьица. Процесс устьичной транспирации можно подразделить на ряд этапов.

Первый этап — это переход воды из клеточных оболочек, где она находится в капельно-жидком состоянии, в межклетники (парообразное состояние). Это собственно процесс испарения. Важно подчеркнуть, что уже на этом этапе растение обладает способностью регулировать процесс транспирации (внеустьичная регулировка). Это связано с несколькими причинами: 1. Между всеми частями клетки существует водное равновесие. Чем меньше воды в клетке, тем выше становится концентрация клеточного сока. А это, в свою очередь, будет уменьшать интенсивность испарения. 2. Между микро- и макрофибриллами целлюлозы, составляющими клеточные оболочки, имеются капиллярные промежутки. Вода испаряется именно из капилляров. Когда воды в клетках достаточно, клеточные оболочки насыщены водой, мениски в капиллярах имеют выпуклую форму, силы поверхностного натяжения ослаблены. В этом случае молекулы воды легко отрываются и переходят в парообразное состояние, заполняя межклетники. При уменьшении содержания воды мениски в капиллярах становятся более вогнутыми, это увеличивает силы поверхностного натяжения и вода с большей силой удерживается в клеточных оболочках. Чем более вогнут мениск, тем путь молекулы воды до межклеточных пространств более длинен и извилист. В результате интенсивность испарения сокращается. Таким образом, уже на этом первом этапе растение испаряет тем меньше воды, чем меньше ее содержится.

Второй этап — это выход паров воды из межклетников через устьичные щели. Поверхность всех клеточных стенок, соприкасающихся с межклетными пространствами, превышает поверхность лис-

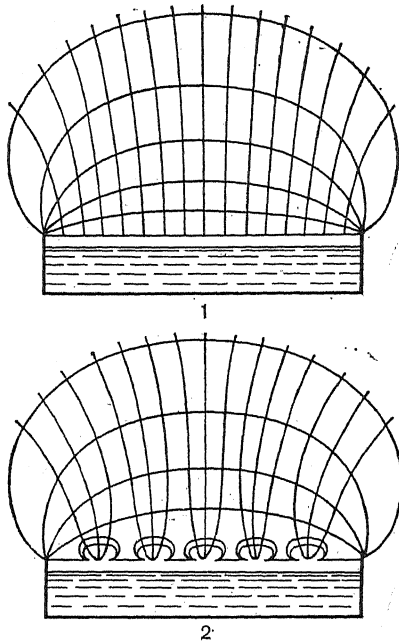


Рис. 24. Схема испарения водяного пара из открытого сосуда (1) и через мелко продырявленную мембрану (2).

ров открытой площади (1%), а всего в 2 раза медленнее. Объяснение этому явлению было дано в исследованиях английских физиологов Брауна и Эскомба, которые установили, что испарение из ряда мелких отверстий идет быстрее, чем из одного крупного той же площади. Это связано с так называемым явлением краевой диффузии. При диффузии из отверстий, отстоящих друг от друга на некотором расстоянии, молекулы воды, расположенные по краям, рассеиваются быстрее. Естественно, что таких краевых молекул значительно больше в ряде мелких отверстий по сравнению с одним крупным (рис. 24). В связи с этим для малых отверстий интенсивность испарения пропорциональна их диаметру, а не площади. Это видно из данных таблицы 2.

Таблица 2

Диаметр пор, в мм (d)	Площадь пор, в отн. ед. (πd^2)	Периметр, в отн. ед. (πd)	Испарение воды, в отн. ед.
2,64	100	100	100
0,35	1	13	14

та примерно в 10—30 раз. Все же если устьица закрыты, то все это пространство быстро насыщается парами воды и переход воды из жидкого в парообразное состояние прекращается. Иная картина наблюдается при открытых устьицах. Как только часть паров воды выйдет из межклетников через устьичные щели, так сейчас же этот недостаток восполняется за счет испарения воды с поверхности клеток. Поэтому степень открытости устьиц является основным механизмом, регулирующим интенсивность транспирации. При открытых устьицах общая поверхность устьичных щелей составляет всего 1—2% от площади листа. Казалось бы, это должно очень сильно уменьшать испарение по сравнению с испарением свободной водной поверхности той же площади, что и лист. Однако это не так. Сравнение испарения листа с испарением со свободной водной поверхности той же площади показало, что оно идет не в 100 раз, как это следовало бы, исходя из размеров

Указанная закономерность проявляется в том случае, если мелкие поры расположены достаточно далеко друг от друга. Структура листа удовлетворяет указанным требованиям. Поры (устьица) имеют малый диаметр и достаточно удалены друг от друга. При открытых устьицах выход паров воды идет достаточно интенсивно, закрытие устьиц резко тормозит испарение. Именно на этом этапе вступает в действие устьичная регуляция транспирации. При недостатке воды в листе устьица автоматически закрываются.

Полное закрывание устьиц сокращает транспирацию примерно на 90%. Вместе с тем уменьшение диаметра устьичных щелей не всегда приводит к соответственному сокращению транспирационного процесса. Определения показали, что устьица должны закрыться больше чем на $1/2$, для того чтобы это сказалось на уменьшении интенсивности транспирации.

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

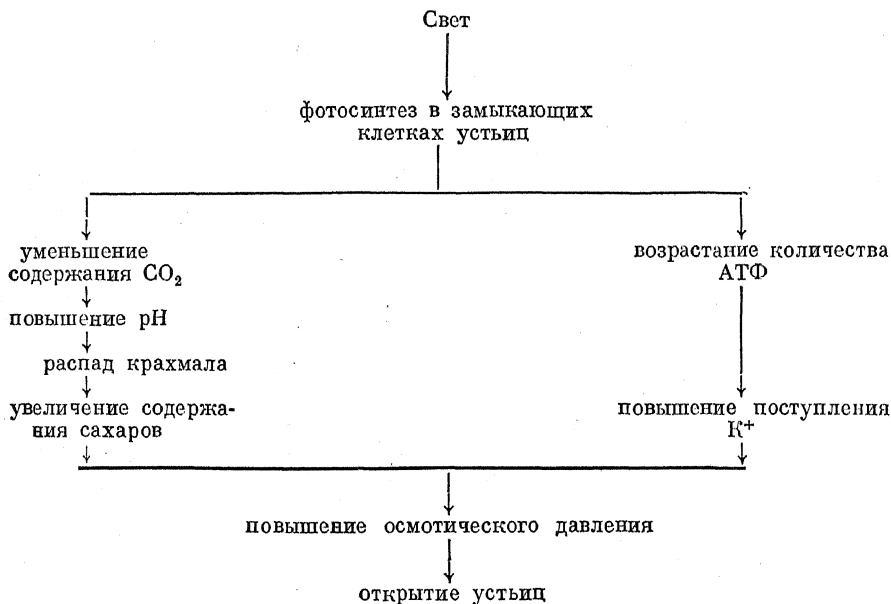
3. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА СТЕПЕНЬ ОТКРЫТОСТИ УСТЬИЦ

Различают три типа реакций устьичного аппарата на условия среды: 1) *гидропассивная* реакция — это закрывание устьичных щелей, вызванное тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. В результате сдавливания устьица не могут открыться и устьичная щель не образуется. Гидропассивные движения обычно наблюдаются после сильных дождей или сильных поливов и могут служить причиной торможения процесса фотосинтеза; 2) *гидроактивная* реакция открывания и закрывания — это движения, вызванные изменением в содержании воды в замыкающих клетках устьиц. Механизм этих движений рассмотрен выше (с. 66); 3) *фотоактивная* реакция. Фотоактивные движения проявляются в открывании устьиц на свету и закрывании в темноте. Это имеет большое приспособительное значение, так как благодаря открытию устьиц на свету к хлоропластам диффундирует CO_2 , необходимая для процесса фотосинтеза. Механизм фотоактивных движений устьиц не является вполне ясным. По-видимому, свет оказывает косвенное влияние через изменение концентрации CO_2 в замыкающих клетках устьиц. Если концентрация CO_2 в межклетниках падает ниже определенной величины (эта величина зависит от вида растений и изменяется при недостатке влаги), устьица открываются. При повышении концентрации CO_2 устьица закрываются. В замыкающих клетках устьиц всегда имеются хлоропласты и происходит фотосинтез. На свету CO_2 ассимилируется в процессе фотосинтеза, содержание ее падает. Согласно гипотезе канадского физиолога У. Скарса, CO_2 оказывает влияние на степень открытости устьиц через изменение рН в замыкающих клетках. Уменьшение содержания CO_2 приводит к повышению рН (сдвигу в щелочную сторону). Напротив, темнота вызывает повыше-

ние содержания CO_2 и снижение рН (сдвиг в кислую сторону). Изменение рН приводит к изменению активности ферментных систем. В частности, сдвиг рН в щелочную сторону увеличивает активность ферментов, участвующих в распаде крахмала, тогда как сдвиг в кислую сторону повышает активность ферментов, участвующих в синтезе крахмала.

Распад крахмала на сахара вызывает увеличение осмотического показателя и сосущей силы. В замыкающие клетки начинает интенсивно поступать вода из окружающих паренхимных клеток. Устьица открываются. Противоположные изменения происходят, когда процессы сдвигаются в сторону синтеза крахмала.

Однако это не единственное объяснение. В последнее время японский исследователь М. Фужино показал, что замыкающие клетки устьиц в открытом состоянии содержат значительно больше калия на свету по сравнению с темнотой. Прибавление АТФ к эпидермису, плавающему на растворе KCl , увеличивает скорость открытия устьиц на свету. На основании этих данных можно считать, что осмотическое давление замыкающих клеток устьиц возрастает благодаря усиленному поступлению калия, регулируемому АТФ. Причем для этого может быть использована АТФ, образованная в процессе фотосинтетического фосфорилирования, происходящего на свету (с. 126). Возможно, что обе эти теории являются верными. Не вызывает сомнений необходимость АТФ для осуществления движения устьичных клеток. Исследования советского ученого С. А. Кибрика показали возрастание содержания АТФ в замыкающих клетках устьиц в процессе их открывания. Указанные процессы представлены в виде схемы.



Открывание устьиц предупреждается, а закрывание стимулируется фитогормоном — абсцизовой кислотой. Интересно в связи с этим, что абсцизовая кислота тормозит образование ферментов, участвующих в распаде крахмала. Имеются данные, что под влиянием абсцизовой кислоты содержание АТФ падает.

Движение устьичных клеток оказалось зависимым от температуры. Высокая температура повреждает устьица, в некоторых случаях настолько сильно, что они теряют способность открываться и закрываться.

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

4. ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕСС ТРАНСПИРАЦИИ

Внешние условия не только регулируют степень открытости устьиц, но и оказывают влияние непосредственно на процесс транспирации.

Зависимость интенсивности испарения от условий среды подчиняется уравнению Дальтона. Транспирация также подчиняется этой формуле, правда с некоторыми отклонениями. Согласно формуле Дальтона $V = K (F - f) \frac{760}{p}$, где V — интенсивность испарения, количество воды, испарившейся с единицы поверхности; K — коэффициент диффузии; F — упругость паров воды, насыщающих данное пространство; f — упругость паров воды в окружающем пространстве при температуре испаряющей поверхности; p — давление в момент опыта.

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

Следующим фактором среды, оказывающим влияние на процесс транспирации, является *температура*. Влияние температуры можно проследить также исходя из уравнения Дальтона. С повышением температуры значительно увеличивается количество паров воды, которое насыщает данное пространство (F) (табл. 3).

Возрастание F приводит к повышению дефицита влажности. В связи с этим с повышением температуры транспирация увеличивается.

Таблица 3

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

Сильное влияние на транспирацию оказывает *свет*. Это связано с несколькими причинами: 1. На свету повышается температура листа и это вызывает усиление процесса транспирации. На транспирацию влияют поглощенные лучи, которые и вызывают повышение температуры. В связи с этим действие света на транспирацию проявляется тем сильнее, чем выше содержание хлорофилла. У зеленых растений даже рассеянный свет повышает транспирацию на 30—40%. 2. Под влиянием света увеличивается проницаемость цитоплазмы для воды, что также, естественно, увеличивает скорость ее испарения. 3. Под влиянием света устьица раскрываются (с. 69). Все это вместе приводит к тому, что на свету транспирация идет во много раз интенсивнее, чем в темноте.

На интенсивность процесса транспирации оказывает влияние *влажность почвы*. С уменьшением влажности почвы транспирация уменьшается. Чем меньше воды в почве, тем меньше ее в растениях. Уменьшение содержания воды в растительном организме автоматически снижает процесс транспирации, в силу устьичной и внеустьичной регуляции. В этой связи имеет значение и *величина осмотического потенциала почвенного раствора*. Чем она выше, тем ниже при прочих равных условиях интенсивность транспирации.

Формула Дальтона выведена для спокойной атмосферы. Однако *ветер*, перемешивая слои воздуха, очень сильно увеличивает скорость испарения. Ветер оказывает влияние и на транспирацию, правда по сравнению с испарением в несколько ослабленной форме. Поскольку обычно ветер не проникает внутрь листа, то под его влиянием возрастает в основном третий этап транспирации, т. е. перенос насыщенного водой воздуха от поверхности листа в более дальние слои атмосферы. В силу указанных причин при ветре усиливается прежде всего кутикулярная транспирация. Естественно поэтому, что более сильное действие ветер оказывает на транспирацию тех растений, где кутикула развита слабее. Сильнее, чем обычно, ветер сказывается на транспирации при суховеях. При суховеях ветер сгибает и разгибает листья и горячий воздух врывается в межклетники. Этим вызывается усиление транспирации уже на первом ее этапе.

Транспирация зависит как от внешних, так и от внутренних факторов, прежде всего от содержания воды в листьях. Всякое уменьшение содержания воды уменьшает транспирацию. Транспирация изменяется в зависимости от концентрации и осмотического давления клеточного сока. Молекулы воды удерживаются осмотическими силами. Чем концентрированнее клеточный сок, тем слабее транспира-

ция. Интенсивность транспирации зависит от эластичности (способности к обратному растяжению) клеточных стенок. Если клеточные стенки малоэластичны, то уже небольшая потеря воды приводит к сокращению объема клетки до минимума. В этот период клеточные оболочки не растянуты и не оказывают сопротивления, сосущая сила резко возрастает и становится равной всей величине осмотического давления. Возрастание сосущей силы клетки приводит к уменьшению транспирации.

Транспирация изменяется в зависимости от величины листовой поверхности, а также при изменении соотношения $\frac{\text{корни}}{\text{побеги}}$. Чем больше развита листовая поверхность, тем больше общая потеря воды. Однако в процессе естественного отбора у растений одновременно с большей листовой поверхностью выработалась компенсирующая способность к меньшему испарению с единицы поверхности листа (меньшая интенсивность транспирации). Вместе с тем с увеличением отношения $\frac{\text{корни}}{\text{побеги}}$ транспирация возрастает. Интенсивность транспирации зависит и от возраста растения. С увеличением возраста интенсивность транспирации, как правило, падает.

Смена дня и ночи, смена условий в течение суток наложила отпечаток и на процесс транспирации. Как устьичные движения, так и транспирация имеют свой определенный суточный ход. Английский исследователь Лофтфельд разделил все растения в отношении *суточного хода устьичных движений* на три группы: 1) растения, у которых ночью устьица всегда закрыты. Утром устьица открываются, и их дальнейшее поведение в течение дня зависит от условий среды. Мало воды — они закрываются. Достаточно воды — они открываются. К этой группе относятся в первую очередь хлебные злаки; 2) растения, у которых устьица утром открываются, а днем в зависимости от условий открыты или закрыты. Ночное их поведение зависит от дневного. Если днем устьица были закрыты, то ночью они открываются. Если днем они были открыты, то ночью они закрываются. К этой группе относятся растения с тонкими листьями — люцерна, горох, клевер; 3) растения, у которых ночью устьица всегда открыты (суккуленты), а днем, как и у всех остальных групп растений, открыты или закрыты в зависимости от условий.

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

Дневной ход транспирации обычно следует за изменением напряженности основных метеорологических факторов (освещенности, температуры, влажности воздуха). Максимум транспирации будет приходиться на 12—13 ч. Это подчеркивает сравнительно малую зависимость транспирации от физиологического состояния растения. Ведущим в этом комплексе внешних воздействий будет напряжен-

пость солнечной инсоляции. Интересно, что растения с разным расположением листьев несколько различаются по суточному ходу транспирационного процесса. На листья, повернутые ребром к горизонту, солнечные лучи начинают падать раньше. В связи с этим подъем транспирации у таких растений в утренние часы также начинается несколько раньше.

В случае недостатка влаги кривая суточного хода транспирационного процесса из одновершинной превращается в двухвершинную. В полуденные часы транспирация сокращается, это позволяет растению восполнить недостаток воды, и тогда к вечеру транспирация снова возрастает.

При частом измерении транспирации можно заметить, что это пульсирующий процесс, т. е. ему свойственно ритмичное увеличение и уменьшение интенсивности. По-видимому, это связано главным образом с колебанием содержания воды в растении. Увеличение транспирации приводит к уменьшению содержания воды, что, в свою очередь, сокращает транспирацию. Как следствие, содержание воды растет и транспирация также возрастает, и так непрерывно.

Напряженность транспирации, а также ее связь с другими процессами, в частности с фотосинтезом, принято выражать в следующих единицах.

Интенсивность транспирации — это количество воды, испаряемой растением (в мг) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в дм^2). *Транспирационный коэффициент* — количество воды (в г), испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества (транспирационные коэффициенты обычно колеблются от 300 до 1500). *Продуктивность транспирации* — величина, обратная транспирационному коэффициенту, — это количество сухого вещества (в г), накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды. *Относительная транспирация* — отношение воды, испаряемой листом, к воде, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени. *Экономность транспирации* — количество испаряемой воды (в мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении.

ПОСТУПЛЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ

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

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

1. КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ ВОДЫ

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

Рост корня, его ветвление продолжают в течение всей жизни растительного организма, т. е. практически он не ограничен. Меристемы — образовательные ткани — расположены на верхушке каждого корня. Доля меристематических клеток сравнительно велика (10% по массе против 1% у стебля).

Определение размеров корневых систем требует специальных методов. Очень много в этом отношении достигнуто благодаря работам русских физиологов В. Г. Ротмистрова, А. П. Модестова, И. В. Красовской. Оказалось, что общая поверхность корней обычно превышает поверхность надземных органов в 140—150 раз. Подсчитано, что число корней у однолетних сеянцев яблони достигает 45 тыс. Корневые системы даже однолетних хлебных злаков проникают в почву на глубину 1,5—2 м. При выращивании одиночного растения ржи было установлено, что общая длина его корней достигает 600 км, при этом на них образуются 15 млрд. корневых волосков. Эти данные говорят об огромной потенциальной способности к росту корневых систем. Однако эта способность не всегда проявляется. При росте

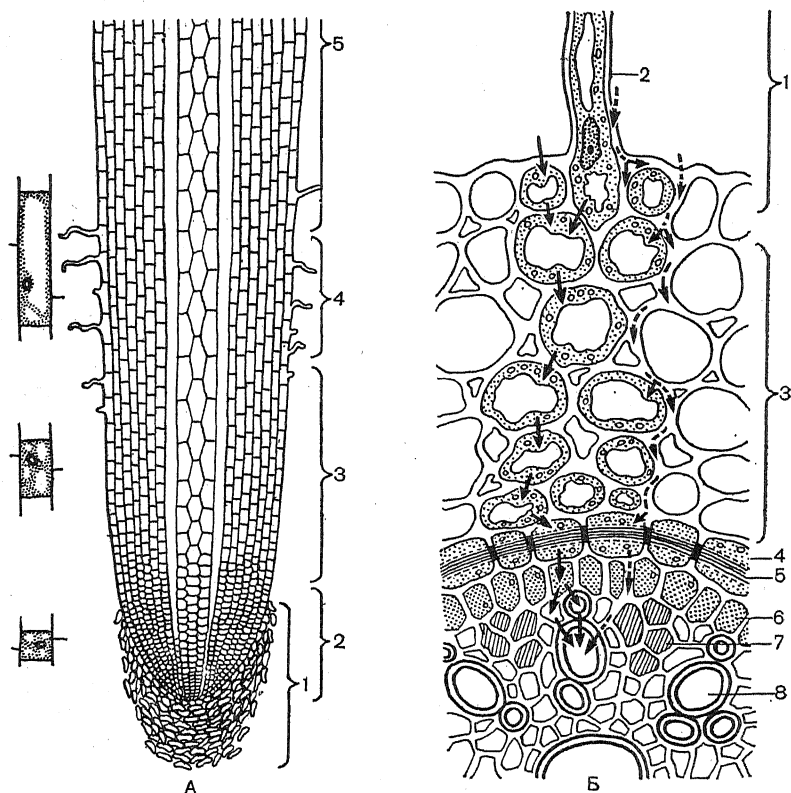


Рис. 25. Схема строения корня:

А — продольный разрез: 1 — корневой чехлик; 2 — меристема; 3 — зона растяжения; 4 — зона корневых волосков; 5 — зона ветвления; Б — поперечный разрез (по М. Ф. Даниловой): 1 — ризодерма; 2 — корневой волосок; 3 — паренхима; 4 — эндодерма; 5 — пояски Каспари; 6 — перицикл; 7 — флоэма; 8 — ксилема. Пунктирные стрелки — пути передвижения веществ, поглощаемых из наружного раствора. Сплошные стрелки — путь растворов по симпласту; прерывистые — путь по апопласту.

растений в фитоценозах, с достаточно большой густотой их стояния, размеры корневых систем заметно уменьшаются.

Рост корней отличается большой скоростью. Считается, что одно растение риса в благоприятных условиях может образовать до 5 км новых корней в сутки. За счет этого прироста корневой системы в растение может дополнительно поступить 1,5 л воды. Только благодаря такому интенсивному росту корневые системы растения могут использовать скудно рассеянную в почве воду. Важное значение имеет явление гидротропизма, при котором по мере роста корневая система как бы идет из более иссушенных слоев почвы к более влажным.

С физиологической точки зрения корневая система неоднородна. Далеко не вся поверхность корня участвует в поглощении воды. В каждом корне различают несколько зон (рис. 25). Правда, не всег-

да все зоны выражены одпаково четко. Окончание корня снаружи защищено корневым чехликом, напоминающим округлый колпачок, состоящий из живых тонкостенных продолговатых клеток. Корневой чехлик служит защитой для точки роста. Клетки корневого чехлика сдвигаются, что уменьшает трение и способствует проникновению корня в глубь почвы. Под корневым чехликом расположена меристематическая зона. Меристема состоит из многочисленных мелких, усиленно делящихся плотно упакованных клеток, почти целиком заполненных протоплазмой. Следующая зона — зона растяжения. Здесь клетки увеличиваются в объеме (растягиваются). Одновременно в этой зоне появляются дифференцированные ситовидные трубки, затем следует зона корневых волосков. При дальнейшем увеличении возраста клеток, а также расстояния от кончика корня корневые волоски исчезают, начинается кутинизация и одробковение клеточных оболочек. *Поглощение воды* происходит главным образом клетками *зоны растяжения и зоны корневых волосков*.

Рассмотрим несколько подробнее строение корня в зоне корневых волосков. Поверхность корня в этой зоне покрыта ризодермой. Это одпослойная ткань с двумя видами клеток, формирующими и не формирующими корневые волоски. В настоящее время показано, что клетки, формирующие корневые волоски, отличаются особым типом обмена веществ. У большинства растений клетки ризодермы обладают тонкими стенками. Вслед за ризодермой до перицикла идут клетки коры. Кора состоит из нескольких слоев паренхимных клеток. Важной особенностью коры является развитие системы крупных межклеточников. На границе коры и центрального цилиндра развивается один слой плотно прилегающих друг к другу клеток — эндодерма, для которой характерно наличие поясков Каспари. Цитоплазма в клетках эндодермы плотно прилегает к клеточным оболочкам. По мере старения вся внутренняя поверхность клеток эндодермы, за исключением пропускных клеток, покрывается суберипом. При дальнейшем старении сверху могут накладываться еще слои. По-видимому, именно клетки эндодермы служат основным физиологическим барьером для передвижения как воды, так и питательных веществ. В центральном цилиндре расположены проводящие ткани корня. При рассмотрении структуры корня в продольном направлении важно отметить, что начало роста корневых волосков, появление поясков Каспари в стенках эндодермы и дифференциация сосудов ксилемы происходят на одном и том же расстоянии от апикальной меристемы. Именно эта зона является основной зоной снабжения растений питательными веществами. Обычно поглощающая зона составляет 5—10 см в длину. Величина ее зависит от скорости роста корня в целом. Чем медленнее растет корень, тем зона поглощения короче.

Надо отметить, что в целом корневые системы значительно менее разнообразны по сравнению с надземными органами, в связи с тем что среда их обитания более однородна. Это не исключает того, что корневые системы изменяются под влиянием тех или иных условий. Хорошо показано влияние *температуры* на формирование корневых

систем. Как правило, оптимальная температура для роста корневых систем несколько ниже по сравнению с ростом надземных органов того же растения. Все же сильное понижение температуры заметно тормозит рост корней и способствует образованию толстых, мясистых, мало ветвящихся корневых систем.

Большое значение для формирования корневых систем имеет *влажность почвы*. Распределение корней по горизонтам почвы часто определяется распределением воды в почве. Обычно в первый период жизни растительного организма корневая система растет чрезвычайно интенсивно и, как следствие, скорее достигает более влажных слоев почвы. Некоторые растения развивают поверхностную корневую систему. Располагаясь близко к поверхности, сильно ветвящиеся корни перехватывают атмосферные осадки. В засушливых районах часто глубоко и мелко укореняющиеся виды растений растут рядом. Первые обеспечивают себя влагой за счет глубоких слоев почвы, вторые за счет усвоения выпадающих осадков.

Важное значение для развития корневых систем имеет *аэрация*. Именно недостаток кислорода является причиной плохого развития корневых систем на заболоченных почвах. Растения, приспособленные к росту на плохо аэрируемых почвах, имеют в корнях систему межклетников, которые вместе с межклетниками в стеблях и листьях составляют единую вентиляционную систему.

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

2. ОСНОВНЫЕ ДВИГАТЕЛИ ВОДНОГО ТОКА

Поглощение воды корневой системой идет благодаря работе двух конечных двигателей водного тока: *верхнего* конечного двигателя, или присасывающей силы испарения (транспирации), и *нижнего* конечного двигателя, или корневого давления. Основной силой, вызывающей поступление и передвижение воды в растении, является присасывающая сила транспирации, в результате которой возникает градиент водного потенциала (с. 51). Водный потенциал — это мера энергии, используемой водой для передвижения. Водный потенциал и сосущая сила одинаковы по абсолютному значению, но противоположны по знаку. Чем меньше насыщенность водой данной системы, тем меньше (более отрицателен) ее водный потенциал. При потере воды растением в процессе транспирации создается ненасыщенность клеток листа водой, как следствие, возникает сосущая сила (водный потенциал падает). Поступление воды идет в сторону большей сосущей силы, или меньшего водного потенциала.

Таким образом, верхний концевой двигатель водного тока в растении — это присасывающая сила транспирации листьев, и его работа мало связана с жизнедеятельностью корневой системы. Действительно, опыты показали, что вода может поступать в побеги и через мертвую корневую систему, причем в этом случае поглощение воды даже ускоряется.

Кроме верхнего концевой двигателя водного тока, в растениях существует нижний концевой двигатель. Это хорошо доказывается на примере таких явлений, как *гуттация*.

Листья растений, клетки которых насыщены водой, в условиях высокой влажности воздуха, препятствующей испарению, выделяют капельно-жидкую воду с небольшим количеством растворенных веществ — гуттация. Выделение жидкости идет через специальные водные устьяца — гидатоды. Выделяющаяся жидкость — гутта. Таким образом, процесс гуттации является результатом одностороннего тока воды, происходящего в отсутствие транспирации, и, следовательно, вызывается какой-то иной причиной.

К такому же выводу можно прийти и при рассмотрении явления *плач* растений. Если срезать побеги растения и к срезанному концу присоединить стеклянную трубку, то по ней будет подниматься жидкость. Анализ показывает, что это вода с растворенными веществами — пасока. В некоторых случаях, особенно в весенний период, плач наблюдается и при надрезе веток растений. Определения показали, что объем выделяющейся жидкости (пасоки) во много раз превышает объем корневой системы. Таким образом, плач — это не просто вытекание жидкости в результате пореза. Все сказанное приводит к выводу, что плач, как и гуттация, связан с наличием одностороннего тока воды через корневые системы, не зависящего от транспирации. Силу, вызывающую односторонний ток воды по сосудам с растворенными веществами, не зависящую от процесса транспирации, называют корневым давлением. Наличие корневого давления позволяет говорить о нижнем концевом двигателе водного тока. Корневое давление можно измерить, присоединив манометр к концу, оставшемуся после срезания надземных органов растения, или поместив корневую систему в серию растворов различной концентрации и подобрав такую, при которой плач прекращается. Оказалось, что величина корневого давления равна примерно 0,1—0,15 МПа (Д. А. Сабинин). Определения, проведенные советскими исследователями Л. В. Можяевой, В. Н. Жолкевичем, показали, что концентрация наружного раствора, останавливающего плач, значительно выше концентрации пасоки. Это позволило высказать мнение, что плач может идти против градиента концентрации. Было показано также, что плач осуществляется только в тех условиях, в которых нормально протекают все процессы жизнедеятельности клеток. Не только умерщвление клеток корня, но и снижение интенсивности их жизнедеятельности, в первую очередь интенсивности дыхания, прекращает плач. В отсутствие кислорода, под влиянием дыхательных ядов, при пониженной температуре плач приостанавливается. Все сказанное позволило Д. А. Сабинину дать следующее определение: *плач растений* — это прижизненный односторонний ток воды и питательных веществ, зависящий от аэробной переработки ассимилятов. Д. А. Сабинин предложил схему, объясняющую механизм одностороннего тока воды в корне. Согласно этой гипотезе, клетки корня поляризуются в определенном направлении. Это проявляется в том, что в разных отсеках одной и той же клетки процессы обмена веществ раз-

личны. В одной части клетки идут усиленные процессы распада, в частности, крахмала на сахара, вследствие чего концентрация клеточного сока (C_1) возрастает. На противоположном конце клетки преобладают процессы синтеза, благодаря чему концентрация растворенных веществ (C_2) в этой части клетки уменьшается.

Исходя из этих положений, C_1 больше C_2 . Поскольку осмотическое давление пропорционально концентрации, то p_1 больше p_2 , тогда $S_1 = p_1 - T$, а $S_2 = p_2 - T$, величина T одинакова на обоих концах клетки. Если клетка, с одной стороны, граничит с водой, то $S_1 = 0$, тогда $p_1 = T$. В этом случае можно написать, что $S_2 = p_2 - p_1$. Поскольку p_1 больше p_2 , то S_2 представляет собой отрицательную величину. Следовательно, если со стороны, где клетка обращена к внешней среде, она насыщена водой, то, с другой стороны, наблюдается секреция воды, тургорное давление (T) превышает осмотическое и клетка будет выделять воду. Надо учитывать, что весь этот механизм будет работать только при достаточном количестве воды в среде и при ненарушенном обмене веществ.

Согласно другой гипотезе, зависимость плача растений от интенсивности дыхания является косвенной. Энергия дыхания используется для поступления ионов в клетки коры, откуда они десорбируются в сосуды ксилемы. В результате концентрация солей в сосудах ксилемы повышается, что и вызывает поступление воды.

3. ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ

Вода, поглощенная клетками корня, под влиянием разности водных потенциалов, которые возникают благодаря транспирации, а также силе корневого давления, передвигается до проводящих элементов ксилемы. Согласно современным представлениям, вода в корневой системе передвигается не только по живым клеткам. Еще в 1932 г. немецкий физиолог Мюнх развил представление о существовании в корневой системе двух относительно независимых друг от друга объемов, по которым передвигается вода, — апопласта и симпласта. *Апопласт* — это свободное пространство корня, в которое входят межклеточные промежутки, оболочки клеток, а также сосуды ксилемы. *Симпласт* — это совокупность протопластов всех клеток, ограниченных полупроницаемой мембраной. Благодаря многочисленным плазмодесмам, соединяющим между собой протопласты отдельных клеток, симпласт представляет единую систему. Апопласт, по видимому, не непрерывен, а разделен на два объема. Первая часть апопласта расположена в коре корня до клеток эндодермы, вторая — по другую сторону клеток эндодермы, и включает в себя сосуды ксилемы. Клетки эндодермы благодаря поясам Каспари представляют как бы барьер для передвижения воды по свободному пространству (межклеточникам и клеточным оболочкам). Для того чтобы попасть в сосуды ксилемы, вода должна пройти через полупроницаемую мембрану и протоплазму клеток эндодермы. Передвижение воды по коре корня идет главным образом по апопласту и лишь частично по симпласту. Однако в клетках эндодермы передвижение воды идет, по-

видимому, по симпласту. Далее вода поступает в сосуды ксилемы. По вопросу о причинах, вызывающих секрецию воды в сосуды ксилемы, имеются различные суждения. Согласно одной гипотезе (Д. А. Сабинин), это вызвано противоположными изменениями в процессах обмена с разных сторон клеток. Согласно другой, это следствие секреции солей в сосуды ксилемы, в результате чего там создается повышенное осмотическое давление. Дальнейшее передвижение воды идет по сосудистой системе корня, стебля и листа. Проводящие элементы ксилемы состоят из сосудов (трахей) и трахеид.

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

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

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

Таким образом, по сосудам вода движется благодаря присасывающей силе транспирации и создающемуся в силу этого градиенту водного потенциала. Однако ни один всасывающий насос не может поднять воду на высоту больше 10 м (соответствующую 0,1 МПа нормального давления). Между тем есть деревья, у которых вода поднимается на высоту более 100 м. Объяснение этому дает теория сцепления, выдвинутая русским ученым Е. В. Вотчалом и английским физиологом Е. Диксоном. Для лучшего понимания этой теории рассмотрим следующий опыт. В чашку со ртутью помещают заполненную водой трубку, которая заканчивается воронкой из пористого фарфора. Вся система лишена пузырьков воздуха. По мере испаре-

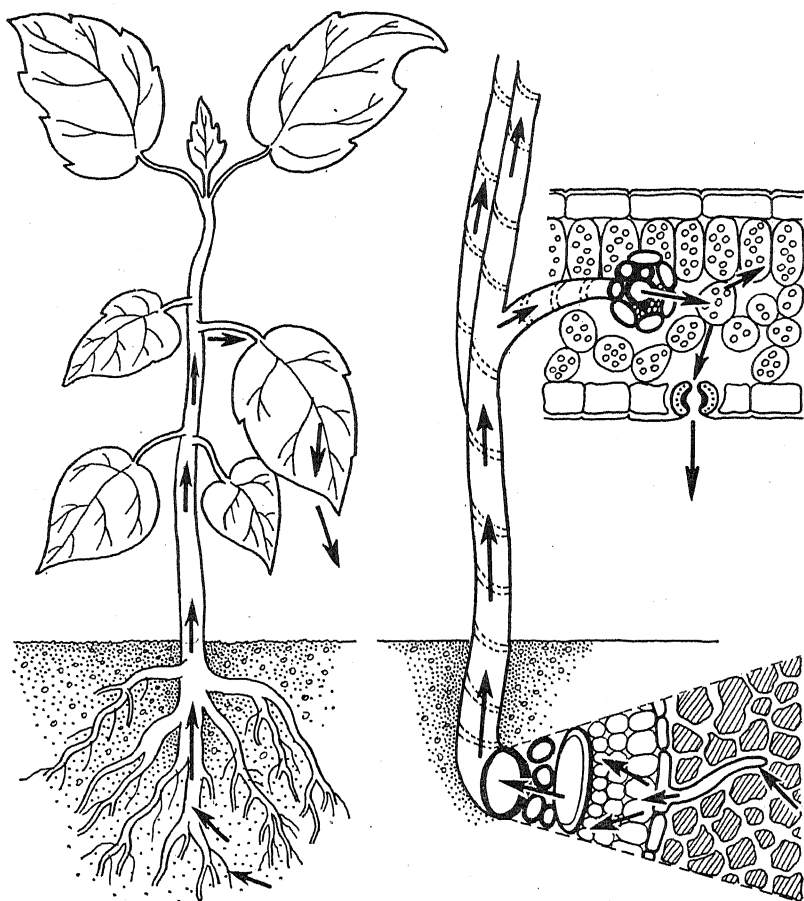


Рис. 26. Путь воды в растении.

ния воды ртуть поднимается по трубке. При этом высота подъема ртути превышает 760 мм. Это объясняется наличием сил сцепления между молекулами воды и ртути, которые в полной мере проявляются при отсутствии воздуха. Сходное положение, только еще более ярко выраженное, имеется в сосудах у растений.

Вся вода в растении представляет единую взаимосвязанную систему. Поскольку между молекулами воды имеются *силы сцепления (когезия)*, вода поднимается на высоту значительно большую 10 м. Сила сцепления увеличивается, так как молекулы воды обладают большим сродством друг к другу. Силы сцепления существуют и между водой и стенками сосудов. Стенки проводящих элементов ксилемы эластичны. В силу этих двух обстоятельств даже при недостатке воды связь между молекулами воды и стенками сосудов не нарушается. Это подтверждается исследованиями по изменению толщины

стебля травянистых растений. Определения показали, что в полуденные часы толщина стебля травянистых растений уменьшается. Если пререзать стебель, то сосуды сразу расширяются и воздух врывается в них.

Степень натяжения водных нитей в сосудах зависит от соотношения процессов поглощения и испарения воды. Все это позволяет растительному организму поддерживать единую водную систему и не обязательно восполнять каждую каплю испаряемой воды.

В том случае, если в отдельные членики сосудов попадает воздух, они, по-видимому, выключаются из общего тока проведения воды. Таков путь воды по растению и его основные движущие силы (рис. 26).

Современные методы исследования позволяют определить скорость передвижения воды по растению. Согласно полученным данным, скорость движения воды в течение суток изменяется. В дневные часы она значительно больше. При этом разные виды растений отличаются по скорости передвижения воды. Если скорость передвижения у хвойных пород обычно не превышает 0,5—1 см/ч, то у лиственных она значительно выше. У дуба, например, скорость передвижения составляет 43,6 см/ч. Скорость передвижения воды мало зависит от напряженности обмена. Изменение температуры, введение метаболитических ингибиторов не влияют на передвижение воды. Вместе с тем этот процесс, как и следовало ожидать, очень сильно зависит от скорости транспирации и от диаметра водопроводящих сосудов. В более широких сосудах вода встречает меньшее сопротивление. Однако надо учитывать, что в более широкие сосуды скорее могут попасть пузырьки воздуха или произойти какие-либо иные нарушения тока воды.

4. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИЕ

Еще в 1864 г. Ю. Сакс установил, что поступление воды через корневые системы зависит от *температуры*. С понижением температуры скорость поступления воды резко сокращается. Это может оказать заметное влияние на жизнь растительного организма, особенно в осенний период, когда испарение идет еще достаточно интенсивно, а поступление воды задерживается из-за пониженной температуры. В результате растения завядают и даже могут погибнуть от обезвоживания. Причин, по которым понижение температуры вызывает уменьшение поступления воды, по-видимому, несколько: 1) повышается вязкость воды и, как следствие, снижается ее подвижность; 2) уменьшается проницаемость протоплазмы для воды; 3) уменьшается скорость всех метаболитических процессов. Последнее обстоятельство; по-видимому, должно сказаться или непосредственно (ослабление активного поступления), или косвенно, через уменьшение поступления солей и, как следствие, уменьшение осмотического давления клеток корня. Снижение *аэрации почвы* также тормозит поступление воды. Это можно наблюдать, когда после сильного дождя

все промежутки почвы заполнены водой и вместе с тем на солнце при сильном испарении растения завядают. Все условия, *снижающие метаболизм*, такие, как недостаток кислорода, избыток CO_2 , дыхательные яды, уменьшают поступление воды. Однако все они в еще большей степени снижают поступление ионов.

Большое значение имеет *содержание воды в почве*, а также концентрация почвенного раствора. Естественно, вода поступает в корень только тогда, когда сосущая сила корня больше сосущей силы почвы, иначе говоря, когда водный потенциал корня ниже водного потенциала почвы. Всякое уменьшение влажности почвы снижает поступление воды. Чем меньше воды в почве, тем с большей силой она удерживается и тем меньше ее водный потенциал. Для того чтобы в растение поступила вода, должен существовать градиент водного потенциала в системе почва — растение — атмосфера. Надо также учитывать, что уменьшение содержания воды в корне затрудняет ее дальнейшее продвижение к сосудам ксилемы. Это объясняется тем, что при уменьшении содержания воды сопротивление ее передвижению по клеткам корня растет. Подсыхающие клеточные оболочки оказывают значительное сопротивление передвижению воды. Сопротивление корневой системы передвижению воды при ее недостатке настолько велико, что, по мнению Н. А. Максимова, это может снижать транспирацию, т. е. служит средством для ее регуляции.

С физиологической точки зрения удобно выделить следующие формы почвенной влаги, различающиеся по степени доступности их для растения. **Гравитационная вода** заполняет крупные промежутки между частицами почвы, она хорошо доступна растениям. Однако, как правило, она легко стекает в нижние горизонты под влиянием силы тяжести, вследствие чего бывает в почве лишь после дождей. **Капиллярная вода** заполняет капиллярные поры в почве. Эта вода также хорошо доступна для растений, она удерживается в капиллярах силами поверхностного натяжения и поэтому вниз не стекает. **Пленочная вода** окружает коллоидные частицы почвы. Вода из периферических слоев гидратационных оболочек может поглощаться клетками корня. Вместе с тем, чем ближе к коллоидным частицам располагаются молекулы воды, тем с большей силой они удерживаются и, как следствие, менее доступны для растения. **Гигроскопическая вода** адсорбируется сухой почвой при помещении ее в атмосферу с 95% относительной влажности воздуха. Эта форма воды полностью недоступна для растения.

Количество воды в процентах, при котором растение начинает завядать, называют коэффициентом завядания, или влажностью завядания.

Влажность, при которой наступает завядание на данной почве, мало зависит от вида растения. Это связано, по-видимому, с тем, что растения завядают в тот момент, когда вода в почве перестает передвигаться. Однако было показано, что если завядание начинается при одной и той же влажности, то промежутки времени от завядания до гибели (интервал завядания) у растений может быть различным.

Так, для растений бобов интервал завядания составляет несколько суток, тогда как для проса — несколько недель. Все это сказывается на устойчивости растений к засухе. Основное значение при определении показателя влажности завядания имеет тип почвы. Одно и то же растение на черноземе завядает при значительно более высокой влажности, чем на подзоле. Это связано с тем, что черноземные почвы более тонкого механического состава с большей силой удерживают почвенную влагу. Влажность завядания еще не дает представления о количестве воды, полностью недоступной растению, поскольку при завядании какое-то количество воды продолжает поступать в растительный организм. В связи с этим было введено понятие *мертвый запас влаги в почве* — это количество воды, полностью недоступное растению. Мертвый запас зависит исключительно от типа почвы, ее механического состава, что видно из следующей формулы: $q = \% \text{ песка } (0,01) + \% \text{ пыли } (0,12) + \% \text{ глины } (0,57)$, где q — мертвый запас. Чем больше глинистых частиц в почве, тем больше мертвый запас влаги. Почвы более тонкого механического состава характеризуются и большей влагоемкостью. Количество доступной для растительного организма воды представляет разность между полной влагоемкостью (максимальное количество воды, удерживаемое почвой без стекания) и мертвым запасом. В связи со сказанным перегнойные суглинистые почвы обладают не только наибольшим мертвым запасом, но и наибольшим запасом доступной влаги.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ

Вопрос об устойчивости растений к засухе имеет очень большое не только теоретическое, но и практическое значение.

На территории СССР имеются зоны избыточного увлажнения с годовым количеством осадков более 500 мм. Области неустойчивого увлажнения с годовым количеством осадков 250—500 мм и области с недостаточным увлажнением (засушливые), где количество осадков менее 250 мм в год. Необходимо также учитывать, что для растений важно не только и даже не столько общее годовое количество осадков, сколько их распределение по месяцам. Для большинства сельскохозяйственных растений особенно важны дожди в первую половину лета (май, июнь), между тем именно этот период часто бывает резко засушливым.

В понятие засухи входит целый комплекс метеорологических условий. *Засуха* — это длительный период бездождья, сопровождаемый непрерывным падением относительной влажности воздуха и повышением температуры. Различают засуху атмосферную и почвенную. Атмосферная засуха характеризуется низкой относительной влажностью воздуха. Почвенная — отсутствием доступной для растений воды в почве. Чаще всего эти виды засухи сопровождают друг друга. К очень тяжелым последствиям приводят также такие явления, как мгла и суховей. Мгла — это атмосферная засуха, сопровож-

даемая появлением в воздухе во взвешенном состоянии твердых частиц. Суховой — это атмосферная засуха, сопровождаемая сильным ветром, при котором перемещаются большие массы горячего воздуха.

1. ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ НЕДОСТАТКА ВОДЫ

В естественных условиях очень часто даже в обычные ясные дни поступление воды в растение не успевает за ее расходом. Образуется *водный дефицит*, который легко обнаружить, определяя содержание воды в листьях в разные часы суток. Определения показали, что в полуденные часы содержание воды в листьях примерно на 25—28% меньше по сравнению с утренними. Увеличение водного дефицита сопровождается возрастанием сосущей силы листьев. Именно поэтому в дневные часы сосущая сила листьев, как правило, наибольшая.

Полуденный водный дефицит представляет собой нормальное явление и особенной опасности для растительного организма не представляет. Значительному увеличению водного дефицита при достаточном количестве воды в почве препятствует сокращение транспирации в ночные часы. В нормальных условиях водоснабжения перед восходом солнца листья растений насыщены водой. Однако при определенном сочетании внешних условий водный дефицит настолько возрастает, что не успевает восстанавливаться за ночь. В утренние часы листья растений уже недонасыщены водой, появляется остаточный водный дефицит. В последующие дни, если снабжение водой не улучшится, недостаток воды будет все больше и больше нарастать. В некоторых случаях может наблюдаться завядание растений и утрачивается тургор. Первые фазы завядания сходны с первыми фазами плазмолиза, так как в силу уменьшения содержания воды объем клетки сокращается. Однако в дальнейшем течение процессов завядания и плазмолиза различно. При плазмолизе паружный раствор проникает через клеточную оболочку и вызывает отставание протоплазмы; при завядании в силу потери воды сокращающаяся протоплазма тянет за собой оболочку. На оболочке образуются как бы складки, она теряет первоначальную форму, что и вызывает потерю прямо стоячего положения тканей и организма в целом. Завядание не означает, что растение погибло. Если своевременно снабдить растение водой, то тургор восстанавливается, жизнедеятельность организма продолжается, правда с большими или меньшими повреждениями. Различают два типа завядания.

Временное завядание. Причиной временного завядания чаще всего бывает атмосферная засуха, когда доступная вода в почве есть, однако низкая влажность воздуха, высокая температура настолько увеличивают транспирацию, что поступление воды не успевает за ее расходом. При временном завядании в основном теряют тургор листья. Чаще всего это наблюдается в полуденные часы. В ночные часы растения оправляются и к утру вновь пахотятся в тургесцентном состоянии. Временное завядание, конечно, не проходит без последствий. При потере тургора устьица закрываются, фо-

тосинтез резко замедляется, растение не накапливает сухого вещества, а только тратит его. Однако все же временное завядание сравнительно легко переносится растением.

Глубокое завядание наступает тогда, когда в почве почти не остается доступной для растения воды. В этих условиях даже небольшая транспирация вызывает все возрастающий водный дефицит и глубокое завядание, при котором происходит общее иссушение всего растительного организма. Растущие молодые листья оттягивают воду от стебля и корневой системы. Последствия такого завядания могут быть необратимыми и губительными.

Вместе с тем непродолжительное завядание может рассматриваться как один из способов защиты растения от губельного обезвоживания. Так, при завядании благодаря устьичным и внеустьичным регулирующим механизмам транспирация резко сокращается, это позволяет растительному организму в течение определенного промежутка времени сохранить воду, необходимую для поддержания жизнеспособности, и не погибнуть от полного высыхания.

Завядание может происходить при разной потере воды. Есть растения теневых местобитаний с малоэластичными клеточными оболочками, у которых потеря воды, равная 3—5%, уже вызывает завядание. Однако есть и такие растения, у которых завядание наступает только при водном дефиците, равном 20 и даже 30%.

Водный дефицит и завядание вызывают сдвиги в физиологической деятельности растения. Эти изменения могут быть более или менее сильными, обратимыми и необратимыми, в зависимости от длительности обезвоживания и от вида растительного организма.

За начало страдания растений от недостатка воды обычно приписывается появление остаточного утреннего водного дефицита. Одновременно в этот же период прекращается плач растений. Последствия водного дефицита многообразны. Прежде всего в клетках понижается содержание свободной воды, одновременно возрастает концентрация клеточного сока. Происходят глубокие изменения в цитоплазме, сильно возрастает проницаемость мембран. Клетки перестают удерживать ионы и легко отдают их во внешнюю среду. Листья, подвергшиеся завяданию при помещении в воду, выделяют значительное количество солей и других растворимых соединений. Усиленный выход солей (экзоосмос) наблюдается также из клеток корня, подвергнутых завяданию. Одновременно эти клетки теряют способность к поглощению питательных веществ. Обезвоживание изменяет и другие свойства протоплазмы, в частности возрастает ее вязкость. В результате нарушения гидратных оболочек меняется конфигурация белков-ферментов и, как следствие, их активность. Особенно резко падает активность ферментов, катализирующих процессы синтеза. Вместе с тем активность ферментов, катализирующих процессы распада, возрастает. Завядание приводит к увеличению активности ферментов, катализирующих распад белков (протеолиз). Это может быть связано с тем, что при обезвоживании устьица закрываются; что, в свою очередь, приводит к недостатку кислорода. В результате все процессы сдвигаются в анаэробную сторону, в частности накаплива-

ются сульфгидрильные группировки (SH), которые являются активаторами протеолитических ферментов. Активация работы протеолитических ферментов приводит к тому, что при завядании содержание белкового азота резко падает, тогда как небелкового возрастает. Распад белков при обезвоживании может быть настолько глубоким, что наступает гибель растения.

Согласно подробным исследованиям процессов обмена листьев табака, проведенным А. И. Смирновым, завядание в первую очередь сказывается на более старых листьях. При этом в них усиливаются процессы распада сложных углеводов на более простые (крахмала на сахара), а также распад белков на аминокислоты и далее до аммиака.

За последнее время много внимания уделяется изучению влияния недостатка воды на нуклеиновый обмен. Показано, что при возрастании водного дефицита приостанавливается синтез ДНК, одновременно усиливаются процессы распада этого важнейшего соединения. Усиливается также распад РНК. Возможно, что изменение в нуклеиновом обмене является одной из причин остановки синтеза белков.

При рассмотрении вопроса о влиянии происходящих при завядании процессов распада на жизнедеятельность организма надо, по-видимому, учитывать два обстоятельства. С одной стороны, этот процесс приводит к увеличению концентрации клеточного сока, повышению осмотического давления и сосущей силы и в этой связи представляет собой защитную реакцию организма. С другой стороны, усиление процессов распада приводит к тяжелым физиологическим нарушениям и даже к гибели организма.

Недостаток воды изменяет и такие основные физиологические процессы, как фотосинтез и дыхание. Прежде всего при обезвоживании устьица закрываются, это резко снижает поступление углекислоты в лист и, как следствие, интенсивность фотосинтеза падает. Однако уменьшение содержания воды снижает интенсивность фотосинтеза и у растений, не имеющих устьиц (мхи, лишайники). По-видимому, обезвоживание, изменяя конформацию ферментов, участвующих в процессе фотосинтеза, уменьшает их активность. Что касается интенсивности дыхания, то в первый период завядания она даже возрастает. Это связано с тем, что в результате усиления под влиянием завядания процесса распада крахмала возрастает количество сахаров — этого основного субстрата дыхания. Вместе с тем при недостатке воды в клетках энергия, выделяющаяся в процессе дыхания, не аккумулируется в АТФ, а в основном выделяется в виде тепла. Таким образом, при завядании энергия дыхания не может быть использована растением. В силу этого усиление дыхания, сопровождаемое распадом органических веществ, может принести вред растительному организму.

Из всех физиологических процессов наиболее чувствительным к недостатку влаги является процесс роста. Наблюдения показывают, что в самый начальный период, когда растение испытывает недостаток влаги, фотосинтез еще идет, дыхание осуществляется нормальным путем, а рост уже приостанавливается. Это объясняется несколь-

кими причинами. Уменьшение содержания воды прекращает репликацию ДНК, а следовательно, деление клеток. Вторая фаза роста клеток (фаза растяжения) идет за счет усиленного поступления воды. В условиях недостатка воды эта фаза резко тормозится. Клетки, образовавшиеся в условиях засухи, всегда отличаются малым размером.

Таковы общие закономерности страдания растительного организма под влиянием водного стресса. Надо заметить, что отдельные органы растения страдают не в одинаковой степени и в определенной последовательности. При начинающемся водном дефиците в растении наблюдается перераспределение воды. Молодые листья оттягивают воду от более старых, а также от корневой системы. Отмирают корневые волоски. Усиливаются процессы опробковения корней. Указанные изменения приводят к значительному сокращению зоны, участвующей в поглощении воды, к снижению проницаемости клеток корня для воды. Именно это определяет тот факт, что после длительного завядания растения оправляются медленно. Более того, способность корневых систем к поглощению воды после завядания полностью не восстанавливается. После достижения растением полного тургора процессы обмена восстанавливаются не сразу, так как водный стресс вызывает нарушения в системах регуляции.

Затянувшееся завядание может привести растение к гибели. В крайних случаях при внезапном и очень большом напряжении всех метеорологических факторов растение гибнет буквально от высыхания (захват) или высоких температур (запал). Однако обычно гибель растения от водного дефицита наступает еще до их полного высыхания, и причиной ее являются нарушения обмена веществ. Особенно опасно в этом отношении нарушение нуклеинового и белкового обмена. Прекращение синтеза и усиление распада белка, снижение его содержания ниже критического уровня приводит к необратимым изменениям. Организм не может восстановить способность к новообразованию белка, а без этого невозможна жизнь. Глубокий распад сложных органических соединений ведет к образованию промежуточных продуктов распада (например, аммиака), которые, накапливаясь, отравляют организм. Не исключено также, что обезвоживание приводит к повреждению из-за резкого повышения концентрации клеточного сока и сдвига рН в кислую сторону.

Необходимо отметить, что растения на протяжении онтогенеза относятся к недостатку воды неодинаково. У каждого вида растений существуют «критические» периоды, т. е. периоды наибольшей чувствительности к снабжению водой. Исследования показали, что именно периоды наибольшего роста данного органа или всего растительного организма в целом наиболее чувствительны к недостатку воды. С агрономической точки зрения критические периоды — это периоды, когда наиболее интенсивно растут и формируются те органы, ради которых данное растение возделывают. Особенно чувствительными к недостатку воды являются периоды формирования пыльцы и оплодотворения (Ф. Д. Сказкин, В. В. Аникиев).

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ

По отношению к воде все растения делятся на три экологические группы: 1) водные растения, которые погружены в воду целиком или частично, а также растения увлажненных местообитаний — *гигрофиты*; 2) растения, обитающие в среде со средним уровнем обеспеченности водой, не имеющие ясно выраженных приспособлений к избытку или недостатку воды, — *мезофиты*; 3) растения, обитающие в среде, характеризующейся резким недостатком воды, — *ксерофиты*.

Остановимся на физиологической характеристике ксерофитов.

Ксерофиты — растения засушливых местообитаний, которые в высокой степени обладают способностью к приспособлению в процессе онтогенеза к перерывам в водоснабжении.

Ксерофиты не представляют собой физиологически однородной группы. Некоторые ксерофиты обладают малой интенсивностью транспирации, вместе с тем есть ряд ксерофитов, которые характеризуются весьма интенсивной транспирацией (Н. А. Максимов). Возможность переносить резко засушливые условия достигается разными физиологическими средствами. В связи с этим ксерофиты можно разделить на ряд подгрупп:

1) растения, избегающие засуху (эфемеры). Эти растения обладают коротким вегетационным периодом, приурочивая весь жизненный цикл к периоду дождей;

2) растения, запасующие влагу (ложные ксерофиты, по Н. А. Максиму). К этой группе растений относятся суккуленты, прежде всего кактусы — растения с толстыми и мясистыми стеблями (или толстыми листьями), испаряющая поверхность у которых сильно сокращена. Листья часто редуцированы, вся поверхность покрыта толстым слоем кутикулы. Благодаря этому кактусы являются ограниченно транспирирующими растениями. Кактусы обладают неглубокой, но широко распространяющейся корневой системой. Клетки корня характеризуются сравнительно низкой концентрацией клеточного сока, а следовательно, низким осмотическим давлением. Кактусы растут в районах, где периоды резко засушливые сменяются периодами дождей, их корневая система приспособлена к поглощению этой дождевой воды. В остальное время кактусы живут за счет воды, запасаемой в их мясистых органах, причем эту воду они тратят чрезвычайно медленно. По мере уменьшения содержания воды в клетках интенсивность транспирации падает.

Суккуленты, в частности кактусы, обладают своеобразным обменом веществ. У них днем устьица закрыты, однако ночью они открываются, чтобы обеспечить доступ в лист углекислого газа, который акцептируется органическими кислотами. В клетках кактуса благодаря неполному сгоранию углеводов в процессе дыхания накапливается большое количество органических кислот. Основное количество CO_2 поступает в ткани кактуса через открытые устьица в ночной период и акцептируется этими органическими кислотами. В дневные часы акцептированный CO_2 вновь высвобождается и используется в

процессе фотосинтеза. Указанная особенность позволяет этим растениям осуществлять фотосинтез при закрытых днем устьицах. Все же фотосинтез идет у кактусов чрезвычайно медленно. Как следствие, для кактусов характерно крайне медленное накопление сухого вещества — низкие темпы роста. Кактусы не являются устойчивыми к засухе, к водному стрессу. Обезвоживание кактусы переносят сравнительно плохо, начинают страдать и погибают. Это растения, запасющие воду и экономно ее расходующие в процессе медленного роста;

3) растения, у которых сильно развиты приспособления к добычаванию воды. У них глубоко идущая, сильно разветвленная корневая система. Клетки корня обладают, как правило, высоким осмотическим давлением, высокой сосущей силой.

Благодаря указанным особенностям эти растения могут использовать для сбора воды очень большие объемы почвы. Их корневые системы достигают даже грунтовых вод, если последние лежат не слишком глубоко. Растения данного типа обладают хорошо развитой проводящей системой. Листья у них тонкие, с очень густой сетью жилок, что сокращает сопротивление передвижению воды к живым клеткам листа до минимума. Это растения с очень высокой интенсивностью транспирации. Даже в очень жаркие, сухие дни они держат устьица открытыми. Благодаря высокой интенсивности транспирации, температура листьев значительно понижается, что позволяет осуществлять процесс фотосинтеза при высоких дневных температурах. К таким тонколиственным, высокотранспирирующим ксерофитам принадлежат степная люцерна, дикий арбуз, полынь и др. Листья некоторых из них покрыты волосками. Волоски создают как бы экран, который дополнительно защищает листья от перегрева. Очень важной особенностью данного типа ксерофитов является их способность переносить достаточно глубокое обезвоживание — длительное завядание без необратимых повреждений. При улучшении водоснабжения этот тип растений быстро переходит к нормальной жизнедеятельности;

4) растения, переносящие засуху в состоянии анабиоза. Это растения с жесткими листьями (склерофиты), которые и в состоянии тургора характеризуются сравнительно малым содержанием воды. При завядании содержание воды в этих растениях может опускаться до 25%. В обезвоженном состоянии склерофиты впадают в анабиоз (состояние покоя). Эти растения характеризуются большим развитием механических тканей. Листья у них жесткие, что позволяет им при потере тургора избежать механических повреждений. Они отличаются исключительно высокой вязкостью протоплазмы. При достаточном количестве воды интенсивность транспирации у них высокая. Вместе с тем при недостатке воды у этих растений имеется ряд приспособлений к сокращению транспирации. Так, многие из них обладают способностью к свертыванию листьев в трубку, так что устьица оказываются внутри ее. У некоторых растений устьица находятся в специальных углублениях и сверху еще закрываются смоляными пробками. Иногда листья редуцированы. К этому типу ксерофитов относятся такие растения, как ковыль, твичак и др.

Таковы основные типы ксерофитов. Естественно, что в природе нет строгого разграничения и существует много переходных типов. Устойчивыми к засухе являются лишь последние два типа, которые действительно способны переносить обезвоживание.

С агрономической точки зрения чрезвычайно важным является вопрос, чем определяется степень устойчивости к засухе растений среднего типа — мезофитов, к которым относятся и все наши культурные растения. В выяснении этого вопроса большую роль сыграли работы выдающихся русских физиологов В. Р. Заленского, Н. А. Максимова, П. А. Генкеля и др. Благодаря их исследованиям выяснилось, что *засухоустойчивость* — это комплексный признак, связанный с целым рядом физиологических особенностей. Основным, определяющим признаком является *способность растений переносить обезвоживание без резкого снижения ростовых процессов и урожайности*. В свою очередь, это свойство определяется, по-видимому, прежде всего устойчивостью цитоплазмы или ее способностью сохранять особенности структуры при уменьшении гидратных оболочек, окружающих молекулы белка, а также устойчивостью ферментных систем. Иначе говоря, засухоустойчивость определяется способностью растительного организма как можно меньше изменять процессы обмена веществ в условиях недостаточного водоснабжения. Так, засухоустойчивые сорта обладают способностью поддерживать синтетическую деятельность ферментов на высоком уровне даже при сильном завядании (Н. М. Сисакян).

Большое значение имеют также анатомо-морфологические признаки. В 1904 г. известным русским физиологом В. Р. Заленским было показано, что анатомическая структура листьев правильно изменяется в зависимости от их ярусности. Оказалось, что, чем выше расположен лист, тем более в нем выражены определенные признаки: мельче клетки, мельче величина устьиц, большее число устьиц, большее число жилок на единицу поверхности листа, более сильно развита палисадная паренхима. Одновременно, чем выше расположен лист, тем более высокой транспирацией и большей интенсивностью фотосинтеза он обладает. Указанные закономерности получили название *закона Заленского*. При изучении причин данного явления выяснилось, что оно является следствием худшего водоснабжения верхних листьев. Одновременно было показано, что у листьев растений, выращенных в более засушливых условиях, проявляются те же изменения, как и у листьев более верхнего яруса. В связи с этим совокупность названных анатомо-физиологических признаков получила название *ксероморфной структуры*. Растения, листья которых обладают ксероморфной структурой, более устойчивы к засухе.

Для характеристики устойчивости того или иного растения к засухе имеет значение величина *транспирационного коэффициента*. Этот показатель может служить характеристикой, указывающей на более экономное расходование воды. Сравнение расходования воды с накоплением сухого вещества растением правомерно потому, что интенсивность того и другого процесса связана в определенной мере со степенью открытости устьиц.

Подводя итоги, можно сказать, что при оценке и выведении засухоустойчивых сортов селекционеры могут использовать совокупность всех рассмотренных признаков. Наряду с селекционной работой в настоящее время предложены методы так называемого предпосевного закаливания растений к засухе. Было замечено, что растения, перенесшие засуху, становятся более устойчивыми к обезвоживанию. Однако, если завяданию подвергается взрослое растение, темпы роста и продуктивность его снижаются. В этой связи П. А. Генкелем предложено проводить подсушивание намоченных семян перед посевом. Из таких семян вырастают растения, более устойчивые к засухе. По-видимому, при подсушивании перестраивается характер белков-ферментов и они становятся менее чувствительными к потере воды. Вместе с тем новые клетки и органы, возникающие из меристем, перенесших обезвоживание, характеризуются сравнительной мелкоклеточностью и другими ксероморфными признаками и, как следствие, большей устойчивостью.

3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОРОШЕНИЯ

Наиболее радикальным способом борьбы с засухой является орошение. Однако для правильного применения этого приема, установления сроков и норм полива необходимы методы, позволяющие определять нуждаемость растений в воде. Это особенно важно потому, что как избыточное, так и недостаточное орошение не только не дает положительного эффекта, но может привести к отрицательным результатам. При избыточном орошении растение не успевает использовать даваемую ему воду. Избыток воды уплотняет, а иногда даже заболачивает почву, и тем самым резко ухудшает снабжение корней кислородом. Недостаток кислорода приводит к накоплению в почве закисных соединений, ядовитых для растений, и одновременно уменьшается интенсивность дыхания клеток корня. В результате падения интенсивности дыхания поступление питательных веществ в клетки корня тормозится. При избыточном увлажнении часто наблюдается также засоление почвы. Вода, пропкая в глубокие слои почвы, богатые солями, растворяет их, раствор солей поднимается вверх по капиллярам. Как следствие концентрация солей в пахотном горизонте растет. Большинство культурных растений очень чувствительно к концентрации солей. В результате из-за неправильного пользования поливной водой и засоления приходится забрасывать обширные пространства плодородных земель с дорогостоящими оросительными сооружениями.

Недостаточные поливы также могут привести к нежелательным последствиям. При длительных межполивных периодах растения периодически попадают в условия засухи. Растения, получившие полив, развивают большую листовую поверхность и теряют значительное количество воды в процессе транспирации, вся их структура уклоняется в сторону большей влаголюбивости. Такие растения требуют больше влаги и при перерывах в водоснабжении страдают сильнее по сравнению с растениями, совсем не получившими полива.

Из сказанного понятно, что сроки и нормы полива (схема орошения) должны быть таковы, чтобы растения не испытывали недостатка в воде и в то же время чтобы они успевали израсходовать почти всю данную им за полив воду. При этом надо учитывать, что особенно важно обеспечить растения водой в так называемые критические периоды (см. с. 89). Схема орошения может быть заранее фиксирована только в тех районах, где осадков практически нет. В зоне неустойчивого увлажнения схема орошения должна изменяться в зависимости от метеорологических условий, а также от темпов роста растительных организмов. Наилучшие результаты дает определение сроков полива по физиологическому состоянию самого растительного организма (Н. С. Петин). Для определения нуждаемости растений в воде могут быть использованы различные показатели: 1. Содержание воды в листьях. 2. Степень открытости устьиц. 3. Интенсивность транспирации. 4. Величина сосущей силы.

Надо учитывать, что орошение оказывает глубокое влияние не только на водный режим почвы, но и на приземный климат. С помощью орошения можно изменить микроклимат в сторону благоприятную для растений. С этой точки зрения большое значение имеет введение освежительных поливов малыми порциями (дождевание). Эти поливы повышают влажность и снижают температуру приземного воздуха, что положительно влияет на растение. Применение орошения требует особенно тщательной регулировки питания растений.

Список рекомендуемой литературы

Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., Наука, 1968.

Козловский. Водный обмен растений. М., Колос, 1969.

Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952, т. 1.

Петин Н. С. Физиология орошаемых сельскохозяйственных растений. XIV Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Сабьян Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Скрякин Ф. Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. М., Наука, 1968.

Слейчер Р. Водный режим растений. М., Мир, 1970.

Глава III.

ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ УГЛЕРОДОМ (ФОТОСИНТЕЗ)

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

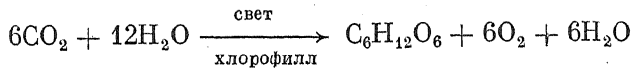
Таблица 4

Тип питания	Источник углерода	Источник водорода	Источник энергии
I. Гетеротрофный	Органическое вещество	Органическое вещество	Органическое вещество
II. Автотрофный			
1. Фотосинтез	CO ₂	H ₂ O	Энергия квантов света
2. Фоторедукция (бактериальный фотосинтез)	CO ₂	H ₂ S, H ₂ и др.	То же
3. Хемосинтез	CO ₂	H ₂ O, NH ₃ , H ₂ S, H ₂	Энергия химических реакций

ЗНАЧЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА И ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Из всех перечисленных типов питания углеродом фотосинтез, при котором построение органических соединений идет за счет простых неорганических веществ (CO₂ и H₂O) с использованием энергии солнечного света, занимает совершенно особое место. Фотосинтез характерен для всех зеленых растений.

Общее уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез — это процесс, при котором энергия солнечного света превращается в химическую энергию. В самом общем виде это можно представить следующим образом: квант света ($h\nu$) поглощается хлорофиллом, молекула которого переходит в возбужденное состояние, при этом электрон переходит на более высокий энергетический уровень. В клетках зеленых растений в процессе эволюции выработался механизм, при котором энергия электрона, возвращающегося на основной энергетический уровень, превращается в химическую энергию. Только с помощью зеленых растений энергия Солнца может накапливаться в виде энергии химических связей. Таким образом, органические вещества, которыми питаются животные и человек, первоначально создаются в зеленом листе. Большая часть той энергии, которая используется человеком на заводах и фабриках, т. е. энергия, благодаря которой происходит движение различных механизмов, машин и самолетов, — это все энергия Солнца, преобразованная в зеленом листе. Исследования показали, что весь кислород атмосферы фотосинтетического происхождения. Следовательно, процессы дыхания и горения стали возможны только после того, как возник фотосинтез. Все это и позволяет говорить о *космическом* значении фотосинтеза. Чтобы лучше представить себе масштабы процесса фотосинтеза, приведем несколько цифр. Согласно данным французского исследователя Дювиньо (1972), ежегодно в процессе фотосинтеза растениями суши образуется $3,1 \cdot 10^{10}$ т органического вещества, в том числе на долю лесов приходится $2,04 \cdot 10^{10}$ т, лугов, степей — $0,3 \cdot 10^{10}$ т, пустынь — $0,11 \cdot 10^{10}$ т, культурных полей — $0,56 \cdot 10^{10}$ т. Если учесть продукцию органического вещества растений планктона, цифры значительно возрастут и достигнут величины примерно $5,8 \cdot 10^{10}$ т в год. Энергия, накапливаемая в процессе фотосинтеза за один год, приблизительно в 100 раз больше энергии сгорания всего добываемого в мире за этот же период угля.

Казалось бы, что при таком колоссальном годовом потреблении углерода весь CO_2 воздуха должен быть израсходован в течение немногих лет. Однако содержание CO_2 в атмосфере непрерывно пополняется за счет растворенных в воде карбонатов и бикарбонатов. Кроме того, углекислый газ выделяется из почвы в результате различных микробиологических процессов, связанных с окислением органических веществ (до 25—30 кг CO_2 на 1 га в сутки). Фотосинтез имеет важнейшее значение и в жизни самого растительного организма. Согласно расчетам А. А. Ничипоровича, в период наиболее активного роста растений суточные приросты сухого вещества достигают 300 и даже 500 кг/га. При этом в течение суток растение усваивает 1—2 кг N, 0,1—0,2 кг P, 0,8—1,7 кг K и до 1000 кг CO_2 .

Учитывая значение процесса фотосинтеза, раскрытие его механизма является одной из наиболее важных и интересных задач, стоящих перед физиологией растений. Датой открытия процесса фотосин-

теза можно считать 1771 г. Английский ученый Д. Пристли обратил внимание на изменение состава воздуха вследствие жизнедеятельности животных. В присутствии зеленых растений воздух вновь становится пригодным как для дыхания, так и для горения. В дальнейшем работами ряда ученых (Ингенгауз, Сенебье, Соссюр, Буссенго) было установлено, что зеленые растения из воздуха поглощают CO_2 , из которого при участии воды на свету образуется органическое вещество. Именно этот процесс в 1877 г. немецкий ученый Пфедфер назвал фотосинтезом. Большое значение для раскрытия сущности фотосинтеза имел закон сохранения энергии, сформулированный Р. Майером. В 1845 г. Р. Майер выдвинул предположение, что энергия, используемая растениями, — это энергия Солнца, которую растения в процессе фотосинтеза превращают в химическую энергию. Это положение было развито и экспериментально подтверждено в исследованиях замечательного русского ученого К. А. Тимирязева.

ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА. ОСОБЕННОСТИ ДИФфуЗИИ CO_2 В ЛИСТЕ

Анатомическое строение листа приспособлено к тому, чтобы обеспечить поступление CO_2 к клеткам, содержащим зеленые пластиды. Наличие межклетников облегчает доступ CO_2 ко всем клеткам. К эпидермису, расположенному на верхней стороне листа, примыкает палисадная паренхима, клетки которой вытянуты перпендикулярно поверхности листа. Палисадная паренхима — это основная ассимиляционная ткань листа, особенно богатая хлоропластами. Густая сеть жилок в листе не только облегчает снабжение клеток паренхимы водой, но и способствует быстрому оттоку из листа углеводов, образующихся в процессе фотосинтеза. Для того чтобы процесс фотосинтеза протекал нормально, в клетки к зеленым пластидам должен непрерывно поступать CO_2 . Небольшое количество CO_2 образуется в самом листе в результате дыхания. Однако основным поставщиком CO_2 служит атмосфера. Количество CO_2 в атмосфере составляет около 0,03%. В результате поглощения листом CO_2 возникает градиент концентрации этого газа, что и вызывает непрерывную диффузию CO_2 в направлении фотосинтезирующих органов растения. CO_2 диффундирует из более дальних слоев атмосферы в близлежащие к листу и далее в межклетные пространства, из межклетников в клетки и далее к хлоропластам. Чем быстрее используется CO_2 в процессе фотосинтеза, тем больше падает ее парциальное давление в межклетниках и тем быстрее поступает в них CO_2 . В процессе диффузии ток CO_2 встречает сопротивление. Оно особенно велико при диффузии CO_2 к листьям водных растений. Исследования показали, что в воде сопротивление диффузионному току CO_2 примерно в 1000 раз больше, чем в воздухе. Всякое перемешивание среды (воздуха или воды) способствует более быстрой диффузии CO_2 к листу. Кроме внешнего сопротивления, которое встречает CO_2 при диффузии до поверхности листа, существует еще внутреннее сопротивление (в самом листе).

CO₂ поступает в лист растения через устьица. Некоторое количество CO₂ поступает непосредственно через кутикулу. В последнем случае диффузия CO₂ происходит в виде H₂CO₃ через клетки эпидермиса к хлоропластам клеток паренхимы листа. При прохождении через устьичные щели CO₂ может диффундировать в виде газа к любой части листа по межклеточным пространствам. В этом случае водный диффузионный путь через мембрану внутрь клетки до хлоропласта будет минимальным, а следовательно, сопротивление меньшим.

Несмотря на то что при полностью открытых устьицах площадь устьичных щелей составляет всего 1/100 поверхности листа, диффузия CO₂ внутрь листа идет через них сравнительно быстро. Опытным путем установлено, что свободная поверхность щелочи площадью 1 см² поглощает за 1 ч 0,12—0,15 см³ CO₂; 1 см² поверхности листа поглощает всего в два раза меньше — 0,07 см³ CO₂, между тем его открытая площадь меньше в 100 раз. Такая высокая скорость связана с тем, что диффузия газов через мелкие отверстия идет пропорционально не их площади, а их диаметру (см. с. 68). Естественно, что это положение правильно лишь при условии, что устьица открыты. При закрытых устьицах диффузия CO₂ в лист сокращается примерно на 80%. При ветре основное значение приобретает сопротивление, которое встречает CO₂ при диффузии через устьица, поэтому их закрытие оказывает еще большее относительное влияние и снижает диффузию CO₂ на большую величину (90%).

Закрытие устьиц сильнее уменьшает потерю паров воды из листа (транспирацию) по сравнению с диффузией CO₂ внутрь листа. Это обстоятельство имеет важное значение для выживания растений в крайних условиях существования (засуха).

ХЛОРОПЛАСТЫ, ИХ СТРОЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ

Весь процесс фотосинтеза протекает в зеленых пластидах — хлоропластах. Различают три вида пластид: лейкопласты — бесцветные, хромопласты — оранжевые, хлоропласты — зеленые. Именно в хлоропластах сосредоточен зеленый пигмент хлорофилл.

Незеленые растения, например грибы, лишены пластид. Эти растения не обладают способностью к фотосинтезу. В процессе эволюции дифференциация пластид произошла очень рано. Правда, у фотосинтезирующих бактерий и сине-зеленых водорослей пластид еще нет, их роль выполняет окрашенная часть протоплазмы, прилегающая к оболочке. Это наиболее примитивная организация фотосинтетического аппарата. Однако уже у водорослей имеются специальные образования (хроматофоры), в которых сосредоточены пигменты, они разнообразны по форме (спиральные, ленточные, в виде пластинок или звезд). Высшие растения характеризуются вполне сформировавшимся типом пластид в форме диска или двояковыпуклой линзы. Придав форму диска, хлоропласты становятся универсальным аппаратом фотосинтеза.

1. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРОЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ

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

Важно отметить, что многие белки хлоропластов обладают ферментативной активностью. Действительно, в хлоропластах сосредоточены все ферменты, принимающие участие в процессе фотосинтеза (окислительно-восстановительные, синтетазы, гидролазы). В настоящее время показано, что в хлоропластах, так же как и в митохондриях, имеется своя белоксинтезирующая система.

Многие из ферментов, локализованных в хлоропластах, являются двухкомпонентными. Во многих случаях простетическая группа ферментов — это различные витамины. В хлоропластах сосредоточены многие витамины и их производные (витамины группы В, К, Е, D). В хлоропластах находится 80% Fe, 70% Zn, около 50% Cu от всего количества этих элементов в листе. Размер хлоропластов колеблется от 4 до 10 мкм. Число хлоропластов обычно составляет от 20 до 100 на клетку.

Внутреннее строение хлоропластов, их ультраструктура была раскрыта после того, как появился электронный микроскоп. Оказалось, что хлоропласты окружены двойной оболочкой (мембраной). Толщина каждой оболочки 7,5—10 нм, расстояние между ними 10—30 нм. Внутреннее пространство хлоропластов пронизано мембранами (ламеллами). Мембраны, соединенные друг с другом, образуют как бы пузырьки — тилакоиды (греч. «тилакоидес» — мешковидный). В хлоропластах тилакоиды двух типов. Короткие тилакоиды собраны в пачки (граны) и расположены друг над другом, напоминая стопку монет. Длинные тилакоиды расположены параллельно друг другу. Короткие тилакоиды состоят из ламелл гран, длинные тилакоиды — ламеллы стромы. Все ламеллы погружены в среду зернистого строения — строму.

Относительно связи между ламеллами гран и ламеллами стромы имеются разные точки зрения. Существует мнение, что ламеллы гран как бы зажаты между ламеллами стромы. Т. Вейер предложил гранулярно-решетчатую модель, согласно которой внутренние пространства всех тилакоидов соединены между собой (рис. 27). У хлоропластов большинства водорослей гран нет, а ламеллы собраны в группы (пачки) по 2—8 штук. Не во всех случаях и у высших растений хлоропласты име-

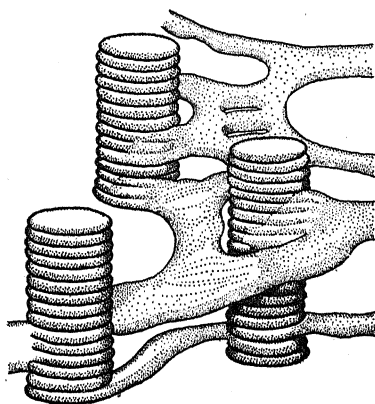


Рис. 27. Схема гранулярно-сетчатой структуры хлоропласта.

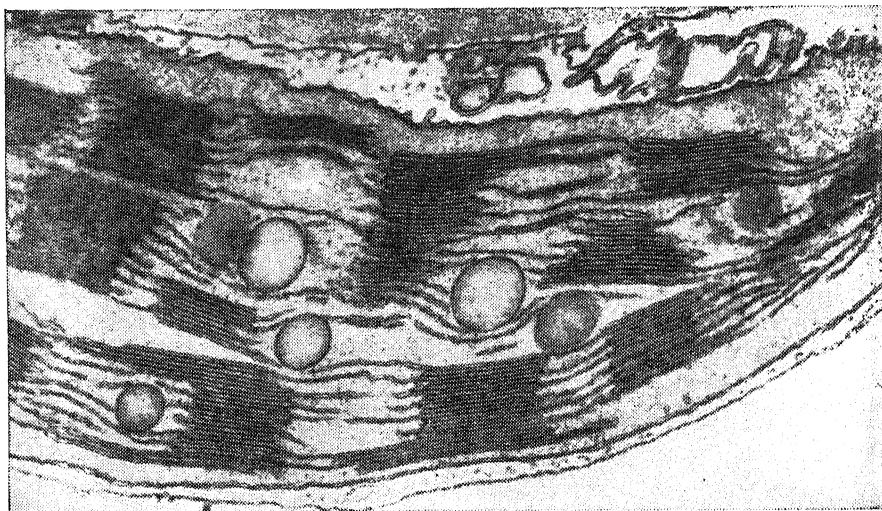


Рис. 28. Электронно-микроскопические фотографии хлоропласта в клетке мезофилла листа (увел. 100 000).

ют гранальную структуру. Так, в листьях кукурузы имеются два вида хлоропластов. В клетках мезофилла содержатся мелкие хлоропласты, гранального строения (рис. 28). В клетках обкладки, окружающих листовые сосудистые пучки, хлоропласты крупные и гран не содержат (рис. 29).



Рис. 29. Электронно-микроскопическая фотография хлоропласта в клетке обкладки листа кукурузы (увел. 48 000).

Ламеллы хлоропластов состоят из глобулярных липопротеиновых субъединиц. При этом белки и липиды связаны друг с другом и образуют комплексы. По мнению Т. Вейера, каждая липопротеиновая субъединица включает пигменты, а также все компоненты электронно-транспортной цепи (см. с. 128). На наружной поверхности мембраны тилакоидов сосредоточены гидрофильные группировки белка и галакто- и сульфоллипиды. Молекулы хлорофилла определенным образом ориентированы в мембранах. При этом их фитольная часть (хвост) погружена в глобулу и находится в контакте с гидрофобными группами белковых

молекул. Порфириновые ядра (головка) молекул хлорофилла в основном локализованы в пространстве между соприкасающимися мембранами тилакоидов гран. Молекулы хлорофилла могут быть и в мембранах стромы. В этом случае они находятся внутри субъединиц.

2. ОНТОГЕНЕЗ ПЛАСТИД

Хлоропласты в клетках листа растут и развиваются, т. е. имеют свой онтогенез. Так же как и для митохондрий, начальной стадией роста хлоропластов являются инициальные частицы. Эти частицы глобулярные образования, окруженные двойной мембраной, значительно более плотной консистенции по сравнению с окружающей гиалоплазмой. По внешнему виду инициальные частицы хлоропластов и митохондрий настолько сходны, что их различить можно, только проследив их дальнейшую судьбу.

По мере роста клетки, инициальные частицы увеличиваются в размере и приобретают форму двояковыпуклой линзы. Одновременно их внутренняя мембрана начинает разрастаться, образуя складки. От складок отщипываются пузырьки (тилакоиды), которые располагаются параллельно и пронизывают всю строму. На этой стадии развития частицы становятся видимыми в световой микроскоп (0,3—0,5 мкм) — это уже пропластиды.

Для дальнейшего развития структуры пропластид необходим свет. На свету образуется хлорофилл. Молекулы хлорофилла локализуются в мембранах. Именно на свету образуются два типа тилакоидов. Длинные тилакоиды тянутся через все продольное сечение пластид и образуют тилакоиды стромы. Короткие тилакоиды располагаются стопкой друг над другом и образуют тилакоиды гран. Пластиды достигают окончательного размера (рис. 30). Непосредственно из пропластид могут образовываться и бесцветные пластиды (лейкопласты—амилопласты) (рис. 31). *Лейкопласты* чаще всего локализованы в клетках запасяющих тканей. Подобно пропластидам они характеризуются слабо развитой ламеллярной структурой. Во многих случаях в лейкопластах ламеллы сохраняют связь с внутренней оболочкой. В строме лейкопластов располагаются крахмальные зерна, осмиофильные глобулы, белковые включения. Хромопласты — это, по-видимому, результат деградации хлоропластов, образовавшиеся за счет частичного разрушения ламеллярной структуры. Одновременно происходит образование осмиофильных глобул, содержащих каротиноиды. Эти глобулы располагаются сплошным слоем под оболочкой пластид.

Как возникают пластиды? На этот счет единого мнения нет. Имеются наблюдения, что вся система, развивающихся клеточных оргanelл в яйцеклетке разрушается. Вокруг ядра в большом количестве можно видеть округлые образования, окруженные двойной мембраной, — инициальные частицы. Происхождение этих инициальных частиц не установлено. До настоящего времени не удавалось наблюдать их деления. Это позволяет предположить, что инициальные частицы возникают вновь (*de novo*) из оболочки ядра или эндоплазма-

тического ретикулума. Советский исследователь С. В. Тагеева наблюдала, что вокруг ядра яйцеклетки нарцисса располагаются пропластиды, при этом их оболочка соединена с ядерной. Затем из этих образований постепенно развиваются хлоропласты.

Однако есть и иная точка зрения, основанная на наблюдениях о существовании пластидной (внехромосомной) наследственности. Как известно, у раздельнополых организмов женские и мужские гаметы вносят в зиготу одинаковый вклад в отношении генов. Женская гамета содержит во много раз больше цитоплазмы. Еще ранние исследования Корренса показали, что окраска листьев у нестролистных растений наследуется исключительно по материнской линии. Так, оказалось, что цветки, развившиеся на зеленых побегах, дают семена, из

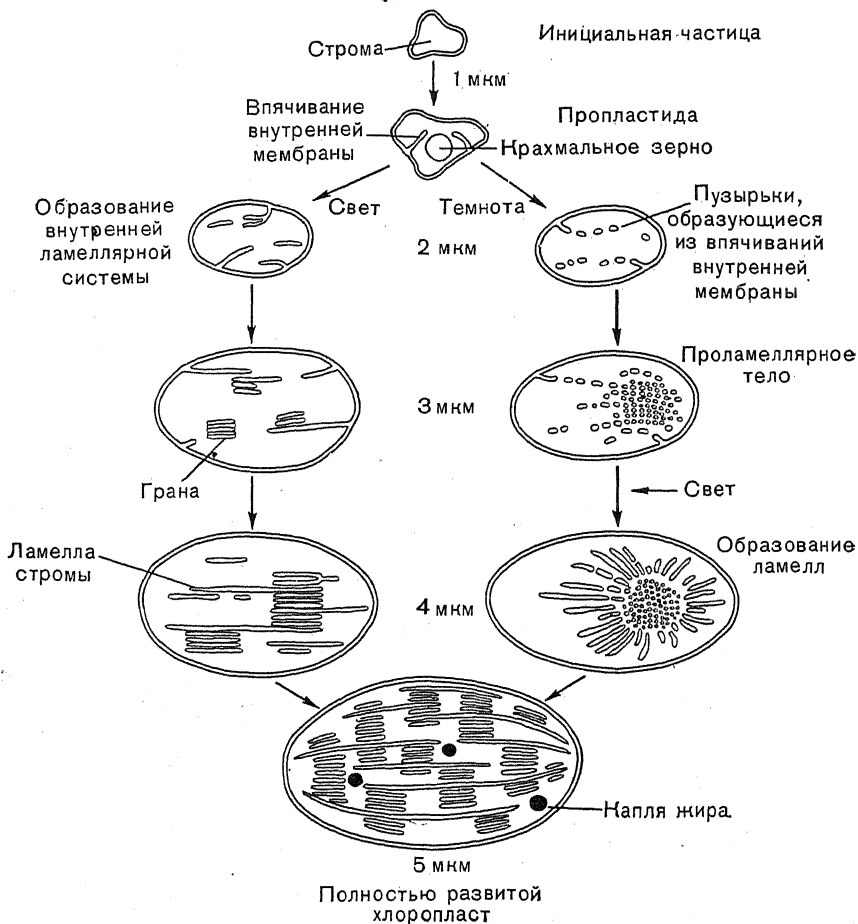


Рис. 30. Онтогенез хлоропластов.

которых вырастают растения с зелеными листьями. Цветки на ветвях с пестрыми листьями дают семена, из которых вырастают пестролистные растения. Окраска листьев растений, с цветков которых собиралась пыльца для опыления, не имеет значения для потомства. Эти опыты и привели к предположению, что хлоропласты представляют собой генетически автономные образования и их свойства наследуются по материнской линии. Это подтверждается тем, что хлоропласты содержат специфические молекулы ДНК и обладают белоксинтезирующей системой. В этой связи рядом исследователей выдвигается предположение о том, что пластиды возникают только путем самовоспроизведения, которое и происходит в зиготе. Правда, исследования показали, что хлоропласты нельзя отнести к полностью автономным образованиям. В самом деле, количество находящейся в пластидах ДНК не может обеспечить все разнообразие пластидных белков. Частично белки хлоропластов образуются под контролем ядра (Ю. С. Насыров). Таким образом, окончательного вывода о первоначальном происхождении пластид пока нет.

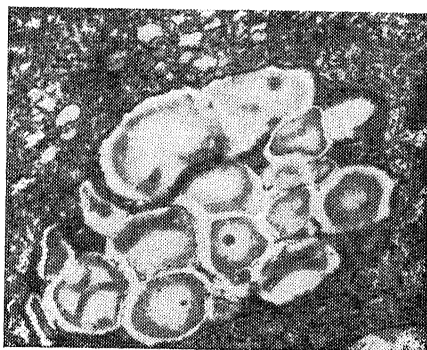


Рис. 31. Лейкопласты, накапливающие крахмал (амилопласты) (по Н. В. Пармоновой).

В сформировавшейся клетке растущих листьев пластиды размножаются путем деления. Деление может происходить или на стадии пропластид (у высших растений), или на стадии уже сформировавшихся хлоропластов (у водорослей и папоротников). Пластиды делятся или путем возникновения поперечных перегородок, или, реже, путем почкования. Поперечные перегородки образуются за счет образования складок на внутренней мембране. До тех пор, пока складка внутренней мембраны не поделила тело пластид, наружная мембрана сохраняется и объединяет обе дочерние пластиды. Дальнейшее поведение наружной мембраны неясно. Она либо разрывается, либо образует складки.

Большой интерес представляет вопрос о возникновении хлоропластов в клетке в процессе эволюции. Поскольку хлоропласты представляют собой относительно независимое от ядра образование, способное к делению, росту, дифференциации, возникла гипотеза о том, что на заре эволюции хлоропласты, так же как митохондрии, представляли собой самостоятельные организмы (с. 26). Согласно этой гипотезе хлоропласты возникли в результате симбиоза какого-то автотрофного микроорганизма, способного трансформировать энергию солнечного света, с гетеротрофной клеткой хозяина. В этой связи интересно, что в 1969 г. было показано, что изолированные клетки млекопитающих способны заглатывать путем фагоцитоза выделенные из листьев хлоропласты. Захваченные клетками хлоропласты выжи-

вали на протяжении шести клеточных делений. При этом они сохраняли структуру и делились. Вновь выделенные из этих клеток хлоропласты не потеряли способности к фотосинтезу.

3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХЛОРОПЛАСТОВ

Важным свойством хлоропластов является их способность к движению. Хлоропласты передвигаются не только вместе с цитоплазмой, но способны и самопроизвольно изменять свое положение в клетке. Скорость движения хлоропластов составляет около 0,12 мкм/с.

Хлоропласты могут быть распределены в клетке равномерно, однако чаще они скапливаются около ядра и вблизи клеточных стенок. Большое значение для расположения хлоропластов в клетке имеют направление и интенсивность освещения. При малой интенсивности освещения хлоропласты становятся перпендикулярно к падающим лучам, что является приспособлением к лучшему их улавливанию. При высокой освещенности хлоропласты передвигаются к боковым стенкам и поворачиваются ребром к падающим лучам. В зависимости от освещения может также меняться и форма хлоропластов. При более высокой интенсивности света их форма становится ближе к сферической.

Основная функция хлоропластов — это процесс фотосинтеза. В 1955 г. Д. Арнон показал, что в изолированных хлоропластах может быть осуществлен весь процесс фотосинтеза. Важно отметить, что хлоропласты имеются не только в клетках листа. Они встречаются в клетках не специализирующихся на фотосинтезе органов: в стеблях, колосковых чешуйках и осях колосьев, корнеплодах, клубнях картофеля и т. д. В ряде случаев зеленые пластиды обнаруживаются в тканях, расположенных не в наружных, освещенных частях растений, а в слоях, удаленных от света, в тканях центрального цилиндра стебля, в средней части луковицы лилейных, а также в клетках зародыша семени многих покрытосеменных растений. Последнее явление (хлорофиллопосность зародыша) привлекает внимание систематиков растений. Имеются предложения разделить все покрытосеменные растения на две большие группы: хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты, т. е. содержащие и не содержащие хлоропласты в зародыше (Яковлев). Исследования показали, что структура хлоропластов, расположенных в других органах растения, так же как и состав пигментов, сходны с хлоропластами листа. Это дает основания считать, что они способны к фотосинтезу. В том случае, если они подвергаются освещению, по-видимому, в них действительно происходит фотосинтез. Так, фотосинтез хлоропластов, расположенных в осях колоса, может составлять около 30% от общего фотосинтеза растения. Позеленевшие на свету корни способны к фотосинтезу. В хлоропластах, находящихся в кожуре плода до определенного этапа его развития, также может идти фотосинтез. Согласно предположению А. Л. Курсанова, хлоропласты, расположенные вблизи проводящих путей, выделяя кислород, способствуют повышению интенсивности обмена веществ ситовидных трубок.

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

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

ПИГМЕНТЫ ЛИСТА

Для того чтобы свет мог оказывать влияние на растительный организм и, в частности, быть использованным в процессе фотосинтеза, необходимо его поглощение фоторецепторами-пигментами.

Пигменты — вещества, имеющие окраску. Видимая часть спектра представлена длинами волн от 400 до 800 нм. Органические вещества, поглощающие свет с длиной волны менее 400 нм, кажутся бесцветными.

1. ХЛОРОФИЛЛЫ

Важнейшую роль в процессе фотосинтеза играет зеленый пигмент — хлорофилл. Французские ученые Пелетье и Кавенту (1818) выделили из листьев зеленое вещество и назвали его хлорофиллом (от греч. «хлорос» — зеленый и «филлон» — лист). В настоящее время известно около 10 хлорофиллов. Они отличаются по химическому строению, окраске, распространению среди живых организмов. У всех высших зеленых растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*. Хлорофилл *c* содержится в диатомовых водорослях, хлорофилл *d* — в красных водорослях. Кроме того, известны четыре бактериохлорофилла (*a*, *b*, *c* и *d*), содержащиеся в клетках фотосинтезирующих бактерий. В клетках зеленых бактерий содержатся бактериохлорофиллы *c* и *a*. В клетках пурпурных бактерий — бактериохлорофиллы *a* и *b*. Основными пигментами, без которых фотосинтез не идет, являются хлорофилл *a* для зеленых растений и бактериохлорофилл для бактерий.

Впервые точное представление о пигментах зеленого листа было получено благодаря работам крупнейшего русского ботаника М. С. Цвета. Он выделил пигменты листа в чистом виде и разработал новый хроматографический метод разделения веществ. Метод этот в дальнейшем получил широкое применение как в биохимии, так и в чисто химических исследованиях.

Хроматографический метод разделения веществ основан на их различной способности к адсорбции. М. С. Цвет пропускал вытяжку из листа через стеклянную трубку, заполненную порошком — мелом или сахарозой (хроматографическую колонку). Отдельные компонен-

ты смеси пигментов различались по степени адсорбируемости и передвигались с разной скоростью, в результате чего они концентрировались в разных зонах колонки. Разделяя колонку на отдельные части (зоны), используя соответствующую систему растворителей, можно было выделить каждый пигмент.

Хлорофиллы *a* и *b* различаются по цвету. Хлорофилл *a* имеет сине-зеленый оттенок, а хлорофилл *b* — желто-зеленый. Содержание хлорофилла *a* в листе примерно в три раза больше по сравнению с хлорофиллом *b*.

Химические свойства хлорофилла

По химическому строению хлорофилл — это сложный эфир дикарбоновой органической кислоты — хлорофиллина и двух остатков спиртов — фитола и метилового. Хлорофиллин представляет собой азотсодержащее металлорганическое соединение, относящееся к магний-порфиринам. Эмпирическая формула хлорофиллина следующая:

$MgN_4OH_{30}C_{32}$ $\begin{matrix} \swarrow COOH \\ \searrow COOH \end{matrix}$. В хлорофилле водород карбоксильных групп

замещен остатками двух спиртов — метилового CH_3OH и фитола $C_{20}H_{39}OH$. На рисунке 32, А дана структурная формула хлорофилла *a*. Хлорофилл *b* (рис. 32, Б) отличается тем, что содержит на два атома водорода меньше и на один атом кислорода больше (вместо группы CH_3 группа $\begin{matrix} O \\ // \\ C \\ | \\ H \end{matrix}$).

В связи с этим молекулярная масса хлорофилла *a* — 893 и хлорофилла *b* — 907.

В центре молекулы хлорофилла расположен атом магния, который соединен с четырьмя азотами пиррольных группировок. В пиррольных группировках хлорофилла имеется система чередующихся двойных и простых связей. Это и есть *хромоборная* группа хлорофилла, обуславливающая его окраску.

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

Одной из специфических черт строения хлорофилла является наличие в его молекуле, помимо четырех гетероциклов, еще одной циклической группировки из пяти углеродных атомов — циклопентанона. В циклопентанонном кольце содержится кетогруппа, обладающая большой реакционной способностью. Есть данные, что в резуль-

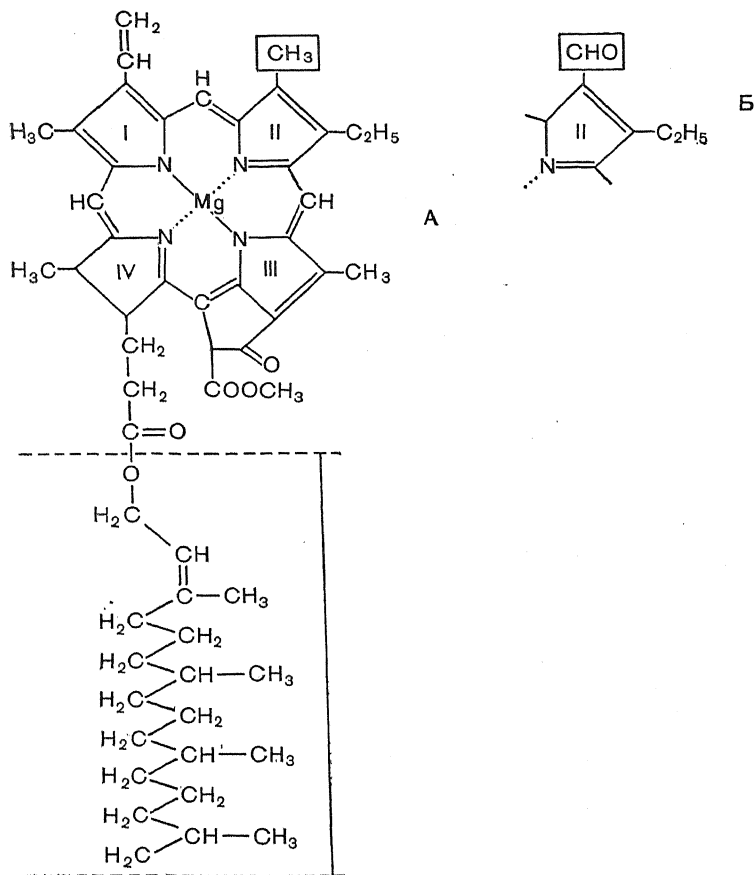


Рис. 32. А — хлорофилл а; В — хлорофилл б.

тате процесса энолизации по месту этой кетогруппы к молекуле хлорофилла присоединяется вода.

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

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

Хлорофилл в живой интактной клетке обладает способностью к обратимому окислению и восстановлению. Способность к окислительно-восстановительным реакциям связана с наличием в молекуле хло-

рофилла сопряженных двойных связей. Эти связи фиксированы не прочно, и при их перемещении азот пиррольных ядер может окисляться (отдавать электрон) или присоединять электрон (восстанавливаться).

Молекула хлорофилла полярна, ее порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный конец — гидрофобными. Это свойство молекулы хлорофилла обуславливает определенное расположение ее в мембранах хлоропластов.

Исследования показали, что свойства хлорофилла, находящегося в листе и извлеченного из листа, различны, так как в листе он находится в комплексном соединении с белком подобно гемоглобину крови. Это доказывается следующими данными: 1. Спектр поглощения хлорофилла, находящегося в листе, иной по сравнению с извлеченным хлорофиллом. 2. Хлорофилл невозможно извлечь абсолютным спиртом из сухих листьев. Экстракция протекает успешно, только если листья увлажнить или к спирту добавить воды. 3. Выделенный из листа хлорофилл легко подвергается разрушению под влиянием самых разнообразных воздействий (повышенная кислотность, кислород и даже свет). Между тем в листе хлорофилл достаточно устойчив ко всем перечисленным факторам. Следует заметить, что связь между хлорофиллом и белком несколько иного характера, чем между геминем и белком. Установлено, что для гемоглобина характерно постоянное соотношение — на 1 молекулу белка приходится 4 молекулы гемина. Между тем соотношение между хлорофиллом и белком различно (от 3 до 10 молекул хлорофилла на 1 молекулу белка). Это соотношение претерпевает изменения в зависимости от типа растений, фазы их развития, условий среды. Согласно исследованиям Т. Н. Годнева, связь между молекулами белка и хлорофиллом осуществляется путем нестойких комплексов, образующихся при взаимодействии кислых групп белковых молекул и азота пиррольных колец. Чем выше содержание дикарбоновых аминокислот в белке, тем лучше идет их комплексование с хлорофиллом. Блокирование карбоксильных групп в белке сильно уменьшает его способность к связыванию с хлорофиллом. Белки, связанные с хлорофиллом, характеризуются низкой изоэлектрической точкой (3,7—4,9). Молекулярная масса этих белков порядка 68 тыс.

Важным свойством молекул хлорофилла является их способность к взаимодействию друг с другом. В результате этого происходит их переход из мономерной в агрегированную форму, которая может возникнуть в результате взаимодействия двух и более молекул при их близком расположении друг к другу. По данным А. А. Красновского, в процессе образования хлорофилла его состояние в живой клетке закономерно меняется. При этом и происходит его агрегация.

Физические свойства хлорофилла

Хлорофилл способен к избирательному поглощению света и к флюоресценции. Спектр поглощения данного соединения определяется его способностью поглощать свет определенной длины волны (оп-

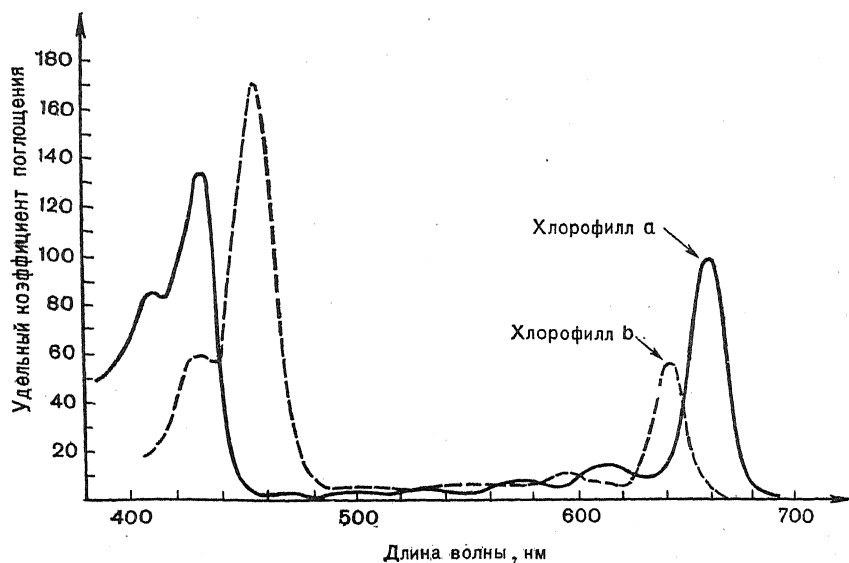


Рис. 33. Спектры поглощения хлорофиллов *a* и *b*.

ределенного цвета). Для того чтобы получить спектр поглощения, К. А. Тимирязев пропускал луч света сначала через раствор хлорофилла, а затем через призму. В этом случае часть лучей поглощалась. Было показано, что хлорофилл в той же концентрации, как в листе, имеет две основные линии поглощения в красных и сине-фиолетовых лучах (рис. 33). При этом хлорофилл *a* в растворе имеет максимумы поглощения 429 и 660 нм, тогда как хлорофилл *b* — 453 и 642 нм. Однако необходимо учитывать, что в листе спектры поглощения хлорофилла меняются в зависимости от его состояния, степени агрегации, адсорбции на определенных белках. В настоящее время показано, что есть формы хлорофилла, поглощающие свет с длиной волны 700, 710 и даже до 720 нм. Формы хлорофилла, поглощающие свет с большой длиной волны, имеют особенно важное значение в процессе фотосинтеза. Хлорофилл обладает способностью к флюоресценции. Флюоресценция представляет собой свечение тел, возбуждаемое освещением и продолжающееся очень короткий промежуток времени (10^{-8} — 10^{-9} с). Свет, испускаемый при флюоресценции, имеет всегда большую длину волны по сравнению с поглощенным. Это связано с тем, что часть поглощенной энергии выделяется в виде тепла. Хлорофилл обладает красной флюоресценцией.

Биосинтез хлорофилла

Синтез хлорофилла происходит в две фазы: темновую — до протохлорофиллида и световую — образование из протохлорофиллида хлорофилла (рис. 34). Для превращения протохлорофиллида в хло-

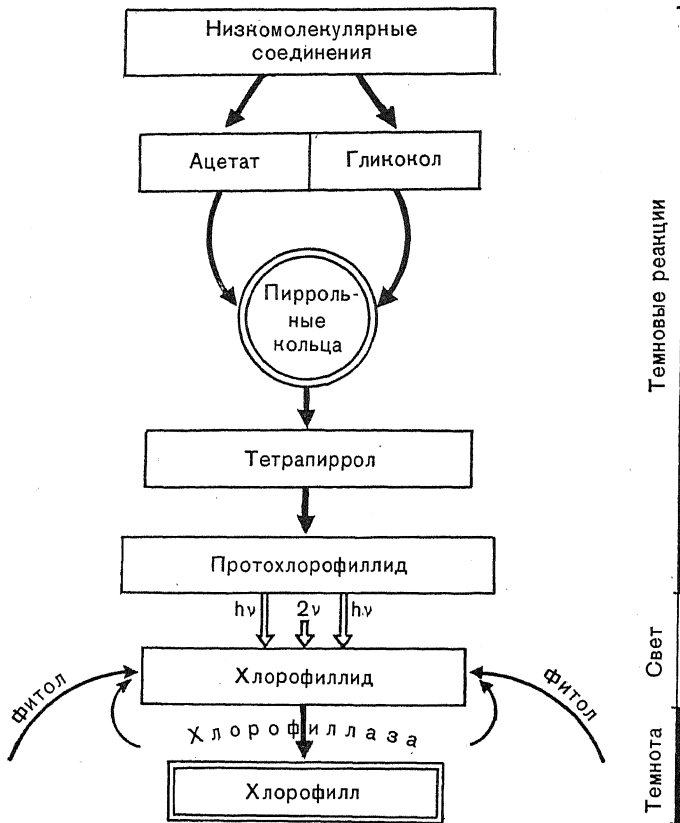
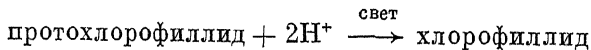
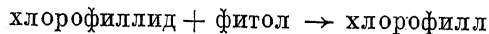


Рис. 34. Схема биосинтеза хлорофилла. $h\nu$ — кванты света.

рофиллид необходимо его связывание с белком голохромом и присоединение двух атомов водорода. Именно последняя реакция для большинства растений протекает с использованием энергии света (фотовосстановление):



Водороды присоединяются к 7-му и 8-му атомам углерода. На последнем этапе к хлорофиллиду присоединяется спирт фитол:



Поскольку синтез хлорофилла — процесс многоэтапный, в нем участвуют различные ферменты, составляющие, по-видимому, полиферментный комплекс. Интересно заметить, что образование многих из этих белков-ферментов ускоряется на свету. Содержание хлоро-

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

Условия образования хлорофилла

Проростки, выросшие в отсутствии света, называют этиолированными. Такие проростки, как правило, характеризуются измененной формой (вытянутые стебли, неразвившиеся листья) и слабой желтой окраской (хлорофилла в них нет). Вместе с тем, еще со времен Сакса (1864) известно, что в некоторых случаях хлорофилл образуется и в отсутствии света. Способность образовывать хлорофилл в темноте характерна для растений, стоящих на нижней ступени эволюционного процесса. Так, при благоприятных условиях питания некоторые бактерии могут синтезировать в темноте желто-зеленый пигмент — бактериохлорофилл. Сине-зеленые водоросли при достаточном снабжении органическим веществом растут и образуют пигменты в темноте.

Способность к образованию хлорофилла в темноте обнаружена и у таких высокоорганизованных водорослей, как харовые. Лиственные и печеночные мхи сохраняют способность образовывать хлорофилл в темноте. Почти у всех видов хвойных при прорастании семян в темноте семядоли зеленеют. Более развита эта способность у теневыносливых пород хвойных деревьев. По мере роста проростков в темноте образовавшийся хлорофилл разрушается, и на 35—40-й день проростки в отсутствии света погибают. Интересно заметить, что проростки хвойных, выращенные из изолированных зародышей в темноте, хлорофилла не образуют. Однако достаточно присутствия небольшого кусочка нераздробленного эндосперма, чтобы проростки начинали зеленеть.

Зеленение происходит даже в том случае, если зародыш соприкасается с эндоспермом другого вида хвойных деревьев. При этом наблюдается прямая корреляция между величиной окислительно-восстановительного потенциала эндосперма и способностью проростков зеленеть в темноте.

В целом рассмотрение этого вопроса приводит к заключению, что в эволюционном плане хлорофилл первоначально образовался как побочный продукт процесса темнового обмена. Однако в дальнейшем на свету растения, обладающие хлорофиллом, получили большее преимущество благодаря возможности использовать энергию солнечного света, и эта особенность была закреплена естественным отбором.

Исследования влияния света на накопление хлорофилла в этиолированных проростках показали, что первым в процессе зеленения появляется хлорофилл *a*. Нормальное соотношение хлорофилла *a*

к хлорофиллу *b* (3 : 1) наступает только через несколько часов после начала освещения. По мнению А. А. Шлыка, хлорофилл *b* образуется из хлорофилла *a*.

Спектрографический анализ показывает, что процесс образования хлорофилла идет очень быстро. Так, уже через 1 мин после начала освещения выделенный из этиолированных проростков пигмент имеет спектр поглощения, совпадающий со спектром поглощения хлорофилла *a*.

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

Целый ряд исследований показывает, что образование хлорофилла идет интенсивнее на прерывистом свете. Это подтверждает, что в образовании хлорофилла имеется темновая и световая фазы. При этом световая фаза значительно короче темновой.

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

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

Еще В. И. Палладин обратил внимание на необходимость *углеводов* для протекания процесса зеленения. Именно с этим связано то, что зеленение этиолированных проростков на свету зависит от их возраста. После 7—9-дневного возраста способность к образованию хлорофилла у таких проростков резко падает. При опысахивании сахарозой проростки снова начинают интенсивно зеленеть.

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

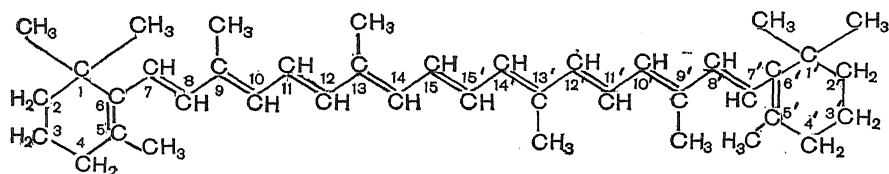


Рис. 35. Структура β -каротина.

тойчивых комплексов между хлорофиллом и соответствующими белками.

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

2. КАРОТИНОИДЫ

Наряду с зелеными пигментами в хлоропластах и хромофорах содержатся пигменты, относящиеся к группе каротиноидов. *Каротиноиды* — это желтые и оранжевые пигменты алифатического строения, производные изопрена. Каротиноиды содержатся во всех высших растениях и у многих микроорганизмов. Это самые распространенные пигменты с разнообразными функциями. Каротиноиды, содержащие кислород, получили название *ксантофиллов*. Основными представителями каротиноидов у высших растений являются два пигмента — *β -каротин* (оранжевый) $C_{40}H_{56}$ и *ксантофилл* (желтый) $C_{40}H_{56}O_2$. Каротин состоит из 8 изопреновых остатков (рис. 35). При разрыве углеродной цепочки пополам и образовании на конце спиртовой группы, каротин превращается в 2 молекулы витамина А. Обращает на себя внимание сходство в структуре фитола — спирта, входящего в состав хлорофилла, и углеродной цепочки, соединяющей циклогексениловые кольца каротина. Предполагается, что фитол возникает как продукт гидрирования этой части молекулы каротиноидов. Каротиноиды имеют большое количество конъюгированных двойных связей, поэтому они способны к окислительно-восстановительным реакциям. Поглощение света каротиноидами, а следовательно, их окраска также обусловлены наличием конъюгированных двойных связей. β -каротин имеет два максимума поглощения, соответствующие длинам волн 482 и 452 нм. Красные лучи, поглощаемые хлорофиллами, каротиноиды не поглощают. Каротиноиды, в отличие от хлорофилла, не обладают способностью к флюоресценции. Подобно

хлорофиллу каротиноиды в хлоропластах вступают во взаимодействие с белками.

Физиологическая роль каротиноидов. Уже тот факт, что каротиноиды всегда присутствуют в хлоропластах, позволяет считать, что они принимают участие в процессе фотосинтеза. Однако не отмечено ни одного случая, когда в отсутствие хлорофилла этот процесс осуществляется, поэтому считают, что роль каротиноидов вспомогательная.

В настоящее время предполагается, что каротиноиды, поглощая определенные участки солнечного спектра, передают энергию этих лучей на молекулы хлорофилла. Тем самым они способствуют использованию лучей, которые хлорофиллом не поглощаются.

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

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

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

Образование каротиноидов. Синтез каротиноидов не требует света. При формировании листьев каротиноиды образуются и накапливаются в пластидах еще в тот период, когда зачаток листа защищен в почке от действия света. При начале освещения образование хло-

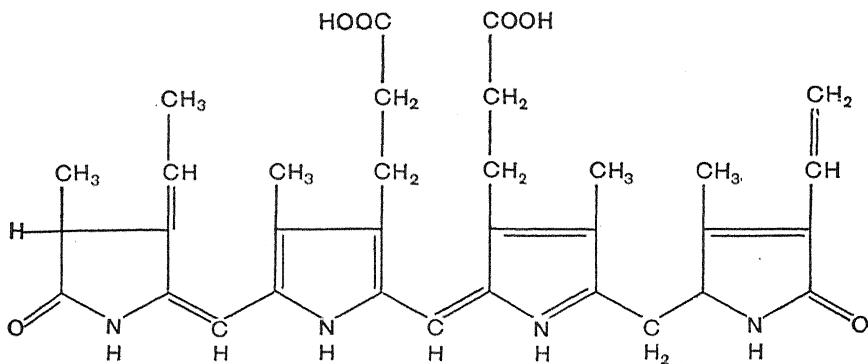


Рис. 36. Хромофорная группа фикоэритринов (фикоэритробилин).

рофилла в этиолированных проростках сопровождается временным падением содержания каротиноидов. Однако затем содержание каротиноидов восстанавливается и даже повышается с увеличением интенсивности освещения. Показана тесная зависимость образования каротиноидов от азотного обмена. Установлено, что между содержанием белка и каротиноидов имеется прямая коррелятивная связь. Потеря белка и каротиноидов в срезанных листьях идет параллельно. Образование каротиноидов зависит от источника азотного питания. Более благоприятные результаты по накоплению каротиноидов получены при выращивании растений на нитратном фоне по сравнению с аммиачным. Недостаток серы резко уменьшает содержание каротиноидов. Большое значение имеет соотношение $\frac{\text{Ca}}{\text{Mg}}$ в питательной среде. Относительное увеличение содержания Ca приводит к усиленному накоплению каротиноидов по сравнению с хлорофиллом. Противоположное влияние оказывает увеличение содержания магния.

3. ФИКОБИЛИНЫ

Фикобилины — красные и синие пигменты, содержащиеся в хроматофорах некоторых водорослей. Исследования показали, что багряные, сине-зеленые водоросли наряду с хлорофиллом *a* содержат фикобилины. В основе химического строения фикобилинов лежат четыре пиррольные группировки. В отличие от хлорофилла у фикобилинов пиррольные группы расположены в виде открытой цепочки (рис. 36).

Фикобилины представлены двумя пигментами: *фикоцианином* (у сине-зеленых водорослей) и *фикоэритрином* (красные водоросли). Фикоэритрин — это окисленный фикоцианин. Фикобилины образуют соединения с белками, содержащимися в хроматофорах. При этом связь между фикобилинами и белками очень прочная. Эта связь разрушается только кислотой. Предполагается, что карбоксильные группы пигмента связываются с аминокислотами белка.

Фикобилины поглощают лучи в зеленой и желтой части солнечного спектра. Это та часть спектра, которая находится между двумя основными линиями поглощения хлорофилла. Фикоэритрин поглощает лучи с длиной волны 495—565 нм, а фикоцианин — 550—615 нм.

Сравнение спектров поглощения фикобилинов со спектром, в котором проходит фотосинтез у водорослей (спектр действия), показывает, что они очень близки. Это позволяет считать, что фикобилины поглощают энергию света и подобно каротиноидам передают ее на молекулу хлорофилла, после чего она используется в процессе фотосинтеза.

Наличие фикобилинов у водорослей является примером приспособления в процессе эволюции к поглощению тех участков солнечного спектра, которые проникают сквозь толщу морской воды (явление филогенетической хроматической адаптации). Как известно, красные лучи, соответствующие основной линии поглощения хлорофилла, поглощаются, проходя через толщу морской воды. Наиболее глубоко проникают зеленые лучи, которые поглощаются не хлорофиллом, а фикобилинами. Таким образом, наличие фикобилинов позволяет водорослям в процессе фотосинтеза использовать те лучи, которые к ним проникают.

ЭНЕРГЕТИКА ФОТОСИНТЕЗА

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

Лучистая энергия — это энергия электромагнитных колебаний, которая характеризуется определенной длиной волны¹, частотой колебания и скоростью распространения. Эти величины связаны между

собой следующим образом: $\lambda = \frac{c}{\nu}$, где λ — длина волны;

c — скорость света, величина постоянная, равная $299\,810^{10}$ см/с, и ν — частота колебаний. Обычно длина волны измеряется в нанометрах, а частота колебаний — в герцах. Собственно свет или область электромагнитных колебаний, воспринимаемая человеческим глазом, лежит в пределах длины волн от 400 до 700 нм. Более короткие волны характерны для ультрафиолетовых лучей, а более длинные для инфракрасных. Хорошо известно, что при пропускании луча света через призму он разлагается на отдельные участки, имеющие различную окраску (спектр). В пределах видимого света в зависимости от длины волны окраска лучей различна. Обладая волновыми характеристиками, свет проявляет и корпускулярные свойства. Лучистая энергия излучается и распространяется в виде отдельных дискретных единиц — квантов или фотонов. Квант света обладает энергией, которая прямо пропорциональна частоте колебаний и обратно пропорцио-

¹ Длина волны — это расстояние между двумя последовательными пиками одного цикла.

пальна длине волны $E = h\nu = \frac{h \cdot c}{\lambda}$, где h — это постоянная Планка.

Из этой формулы ясно видно, что величина энергии квантов для разных участков спектра будет различна: чем короче длина волны, тем больше энергия кванта. Энергия квантов разных областей спектра может быть вычислена в электронвольтах или в килоджоулях на моль. 1 моль квантов, или 1 эйнштейн, соответствует числу квантов, равному $6,02310^{23}$ (число Авогадро). Соответствующие расчеты приведены в таблице.

Таблица 5

Характеристика отдельных участков спектра

Цвет	Длина волны в нм	Частота, в Гц	Энергия, в кДж на 1 моль квантов
Ультрафиолетовый	400	$11,8 \cdot 10^{14}$	471,4
Фиолетовый	400—424	$7,81 \cdot 10^{14}$	292,0
Синий	424—491	$6,52 \cdot 10^{14}$	260,6
Зеленый	491—550	$5,77 \cdot 10^{14}$	230,5
Желтый	550—585	$5,17 \cdot 10^{14}$	206,6
Оранжевый	585—647	$4,84 \cdot 10^{14}$	193,6
Красный	647—740	$4,44 \cdot 10^{14}$	176,4
Инфракрасный	740	$2,14 \cdot 10^{14}$	85,5

1. ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ УЧАСТКОВ СОЛНЕЧНОГО СПЕКТРА ДЛЯ ФОТОСИНТЕЗА

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

Положение о том, что в процессе фотосинтеза могут быть использованы только поглощенные лучи солнечного света, впервые получило экспериментальное подтверждение в опытах К. А. Тимирязева. До этого господствовало ошибочное представление, что наибольшее значение в процессе фотосинтеза имеют желтые лучи солнечного спектра, которые хлорофиллом не поглощаются. Это заключение поддерживалось крупными немецкими физиологами В. Пфеффером и Ю. Саксом, утверждавшими, что свет действует как раздражитель. К. А. Тимирязев показал, что процесс усвоения CO_2 на свету представляет собой фотохимический процесс и подчиняется законам фотохимии. В процессе фотосинтеза на место связей, обладающих малым запасом энергии, таких, как O—H, C—O, создаются связи C—C, благодаря этому свободная энергия системы повышается. Эта энергия представляет собой трансформированную солнечную энергию.

К. А. Тимирязевым был разработан более точный метод учета процесса фотосинтеза, основанный на одновременном определении объема поглощенной углекислоты и выделенного кислорода в замкнутом сосуде (эвдиометре). Высокая чувствительность данного метода позволила определить фотосинтез в отдельных монохроматических участках спектра, в которых благодаря малой их интенсивности фотосинтез шел очень слабо. Опыты К. А. Тимирязева ясно показали, что процесс фотосинтеза проходит именно в тех лучах, которые поглощаются хлорофиллом. Хлорофилл является оптическим сенсбилизатором, поглощающим энергию света и передающим ее на молекулы H_2O и CO_2 . Определяя интенсивность процесса фотосинтеза в различных лучах солнечного спектра, К. А. Тимирязев показал, что наиболее интенсивное усвоение углекислоты наблюдается в красных лучах. Затем по направлению к зеленой части спектра процесс фотосинтеза постепенно ослабевает. В зеленых лучах фотосинтез минимальный. Это и понятно, так как именно зеленые лучи хлорофиллом почти не поглощаются. В сине-фиолетовой части спектра наблюдается второй подъем интенсивности фотосинтеза. Таким образом, если представить себе интенсивность фотосинтеза в виде кривой, то она будет иметь два максимума соответственно двум максимумам поглощения хлорофилла. Ряд пиков энергии фотосинтеза соответственно отдельным линиям поглощения хлорофилла не наблюдается, так как хлорофилл в хлоропластах находится в такой концентрации, при которой, линии поглощения частично сливаются и образуются два основных максимума. Интенсивность процесса фотосинтеза в различных участках спектра получила название спектра действия. Можно сделать вывод, что спектр поглощения хлорофилла и спектр действия совпадают. Дальнейшие исследования внесли определенные уточнения как в отношении лучей, поглощаемых разными формами хлорофилла, так и в отношении их влияния на процесс фотосинтеза. Однако общие закономерности, установленные К. А. Тимирязевым, остались в силе.

Важное значение имеют исследования К. А. Тимирязева по эффективности использования энергии в красном и сине-фиолетовом участках спектра. Тимирязев провел сравнение интенсивности и эффективности поглощения энергии в разных лучах солнечного спектра и получил следующие данные (в относительных единицах) (табл. 6).

Из приведенных данных видно, что поглощенная энергия в красном участке спектра используется более полно. Из этого наблюдения К. А. Тимирязев сделал вывод, что поглощенная энергия лучей раз-

Т а б л и ц а 6

Лучи	Интенсивность	
	поглощения энергии зеленым листом	фотосинтеза
Красные	100	100
Сине-фиолетовые	70	54

ного качества, разной длины волны используется в фотохимических реакциях с разной эффективностью. Зеленый цвет растений не случаен, в процессе естественного отбора растения приспособились к поглощению именно тех лучей, энергия которых используется в процессе фотосинтеза наиболее эффективно. На этом примере хорошо демонстрируется важность исторического подхода при объяснении тех или иных физиологических явлений. Мысли К. А. Тимирязева получили блестящее подтверждение после того, как Эйнштейном была сформулирована теория фотоэффекта. Из теории фотоэффекта следует, что интенсивность любой фотохимической реакции определяется не количеством поглощенной энергии, а числом поглощенных квантов. Между тем величина квантов в разных лучах солнечного спектра различна. В красных лучах кванты характеризуются меньшей энергией. По мере того как уменьшается длина волны, растет энергия квантов. В связи с этим на одно и то же количество поглощенной энергии в красных лучах по сравнению с сине-фиолетовыми приходится большее число квантов и соответственно большее количество прореагировавших молекул в фотохимических реакциях, в том числе и при фотосинтезе. Могут быть кванты, несущие так мало энергии, что ее не хватает на то, чтобы вызвать химический эффект. Иначе говоря, для фотохимических реакций существует нижний предел энергии, т. е. верхний предел длины волны, после которого они неосуществимы.

Фотохимические реакции возможны в пределах величины квантов от 147 до 587 кДж/моль. Таким образом, в квантах красного света (176 кДж/моль $h\nu$) заключено достаточное количество энергии для осуществления фотохимической реакции. Вместе с тем при поглощении квантов синего света (261 кДж/моль $h\nu$) реагирующие молекулы будут получать избыток энергии, который выделяется в виде тепла или света.

Таким образом, молекулы будут вступать в реакцию под влиянием разного количества энергии. Следовательно, использование энергии зависит от качества света. Это было подтверждено исследованиями О. Варбурга. В этих исследованиях впервые была установлена величина фотосинтетической работы, производимой за счет 1 Дж поглощенной лучистой энергии. Эта величина возрастает по мере увеличения длины волны.

Таблица 7

Использование энергии света лучей различной длины при фотосинтезе клетками водоросли хлореллы

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

Данные таблицы 7 показывают совпадение теоретических расчетов и экспериментально полученных величин.

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

Квантовый расход процесса фотосинтеза, т. е. количество квантов, необходимое для того, чтобы одна молекула CO_2 восстановилась до углеводов, окончательно не установлен. Все же большинство исследований показывает, что для восстановления одной молекулы CO_2 до углеводов нужно 8—9 квантов света. Анализ квантового расхода, наблюдаемого в различных участках солнечного спектра, позволил также доказать роль каротиноидов в процессе фотосинтеза. Исследования А. А. Рихтера, а затем Р. Эмерсона показали, что в той части спектра, где лежит максимум поглощения каротиноидов, т. е. между синими и зелеными лучами, на их долю приходится 70% от всего поглощения и лишь 30% энергии поглощается хлорофиллом. В этой части спектра расход квантов приближается к теоретически возможному, только если принять, что кванты света, поглощенные каротиноидами, передаются хлорофиллу и таким образом используются в процессе фотосинтеза. Правда, кванты света, поглощенные каротиноидами, используются, по-видимому, менее эффективно по сравнению с квантами, поглощенными непосредственно хлорофиллом.

Из того факта, что квантовый расход процесса фотосинтеза очень велик, следует, что это сложный процесс. Какова же судьба поглощенных пигментами квантов света? Процесс фотосинтеза начинается с фотофизического этапа.

2. ФОТОФИЗИЧЕСКИЙ ЭТАП ФОТОСИНТЕЗА

Согласно законам фотохимии, при поглощении кванта света атомом или молекулой какого-либо вещества электрон переходит на другую, более удаленную, орбиталь, т. е. на более высокий энергетический уровень (рис. 37). Наибольшей энергией обладает электрон, отдаленный от ядра атома и находящийся на бесконечно большом расстоянии от него. Вместе с тем, чем ближе к ядру, тем меньше энергия электрона. Каждый электрон переходит на более высокий энергетический уровень под влиянием одного кванта света.

В молекуле хлорофилла два уровня возбуждения. Именно с этим связано и то, что он имеет две основные линии поглощения. Первый уровень возбуждения связан с переходом на более высокий энергетический уровень электрона в системе сопряженных двойных связей, а второй — с возбуждением неспаренных электронов атомов азота и кислорода в порфириновом ядре. При поглощении света электроны

переходят в колебательное движение. Наиболее подвижными в молекуле являются делокализованные электроны, орбитали которых как бы размазаны, обобщены между двумя ядрами. Особенно легко возбуждаются электроны сопряженных двойных связей. Электрон, кроме того, что он находится на определенной орбитали и вращается вокруг ядра, обладает еще спином — характеристикой, которую можно трактовать как направление вращения электрона вокруг своей оси. Спин электрона может принимать два значения. Спины двух электронов, находящихся на одной орбитали, различны. Когда в молекуле все электроны расположены попарно, их суммарный спин равен нулю. Это основное синглетное состояние (S_0). В основном энергетическом состоянии S_0 молекула находится в тепловом равновесии со средой, все электроны попарно занимают орбитали с наименьшей энергией. При поглощении света электроны переходят на следующую орбиталь с более высоким энергетическим уровнем. При этом имеются две возможности: если электрон не меняет спина, то это приводит к возникновению первого и второго синглетного состояния (S_1^* , S_2^*). Если же один из электронов меняет спин, то такое состояние называют триплетным (T_1^*).

Наиболее высокий энергетический уровень — это второй синглетный уровень S_2^* . Электрон переходит на него под влиянием синевioletовых лучей, кванты которых крупнее, содержат больше энергии. В первое возбужденное S_1^* состояние электроны могут переходить, поглощая более мелкие кванты (красного света).

Различные возбужденные состояния электронов характеризуются разным временем жизни¹. Время жизни на S_2^* уровне составляет 10^{-12} с. Это время настолько мало, что на его протяжении энергия электронного возбуждения не может быть использована. Через этот короткий промежуток времени электрон возвращается в первое синглетное состояние S_1^* (без изменения направления спина). Переход

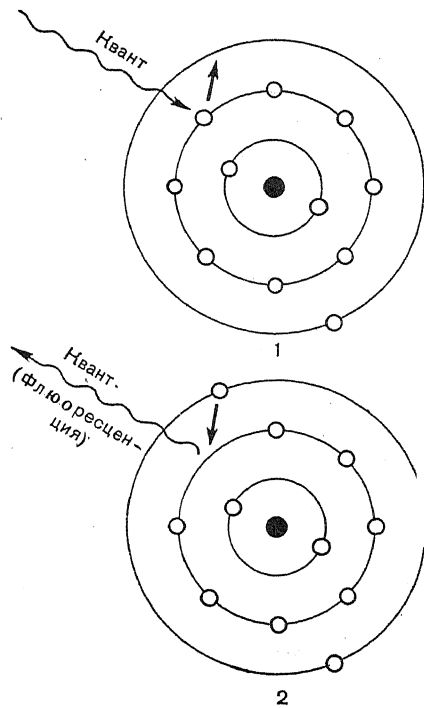


Рис. 37. Изменения, вызываемые в атоме поглощением квантов света: 1 — поглощение кванта возбуждением атома; 2 — возврат электрона, выделение энергии в виде электрона (по Э. Либерту).

¹ Время жизни определяется по времени, которое требуется, чтобы число молекул в данном состоянии уменьшилось на 63%.

из второго синглетного состояния S_2^* в первое S_1^* сопровождается некоторой потерей энергии 100 кДж в виде теплоты. Время жизни в первом синглетном состоянии немного больше 10^{-9} или 10^{-8} с. Наибольшим временем жизни 10^{-4} — 10^{-2} с обладает триплетное состояние T_1^* . Переход на триплетный уровень происходит с изменением спина электрона.

Из возбужденного состояния молекула хлорофилла может переходить в основное. При этом ее дезактивация (потеря энергии) может происходить путем флюоресценции, без излучательного рассеивания энергии в виде теплоты, переноса энергии на другие молекулы, в частности на другие молекулы хлорофилла, потери возбужденного электрона — химического взаимодействия. При переходе электрона из триплетного состояния в основное энергия может выделяться в виде фосфоресценции (длительного свечения), в виде теплоты и использоваться на фотохимическую работу с потерей электрона.

Таким образом, энергия возбужденного состояния молекул может испускаться (в виде флюоресценции, фосфоресценции или теплоты), передаваться на другие молекулы или быть непосредственно использована в фотохимической реакции (рис. 38). В любом из указанных случаев молекула пигмента дезактивируется и переходит на основной энергетический уровень. Энергия, испускаемая в виде флюоресценции или в виде теплоты, не может быть использована.

В настоящее время показано, что в первичных процессах фотосинтеза, связанных с поглощением молекулой хлорофилла кванта света, важную роль играют процессы передачи энергии. Исследования показали, что не каждая молекула хлорофилла принимает участие в последующих фотохимических реакциях. Непосредственная связь с реакционным центром осуществляется примерно одной из 200—250 молекул хлорофилла. Остальные молекулы хлорофилла воспринимают энергию и передают ее этой молекуле-ловушке. Такое устройство позволяет значительно полнее использовать энергию света. Подсчитано, что каждая моле-

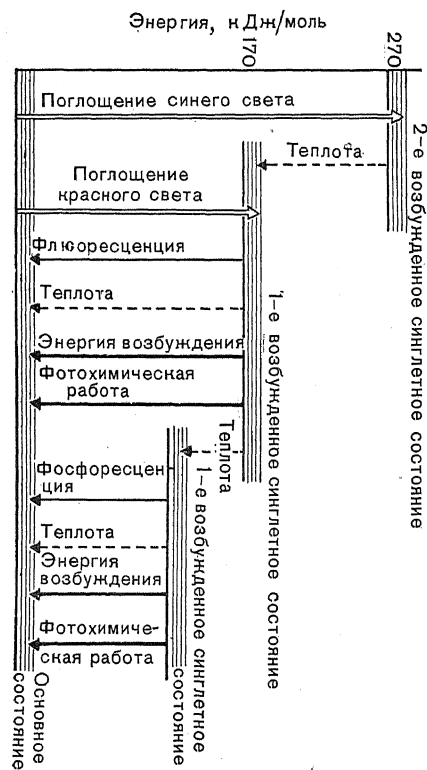


Рис. 38. Переходы между возбужденными состояниями хлорофилла после поглощения квантов синего или красного света (по Э. Либбергу).

кула хлорофилла на прямом солнечном свете поглощает квант света не чаще, чем через 0,1 с, а по некоторым данным еще реже. Между тем скорость последующих реакций фотосинтеза значительно больше. Из сказанного следует, что при непосредственной связи каждой молекулы хлорофилла с последующей реакцией процесс фотосинтеза шел бы прерывисто. Необходимо учитывать также, что использование энергии света в химических реакциях требует большого количества ферментов. Если бы каждая молекула хлорофилла отдавала энергию света непосредственно на фотохимические процессы, то в листе не хватило бы места для размещения всех необходимых для этого ферментных систем. В процессе эволюции в растениях выработался механизм, позволяющий наиболее полно использовать кванты света, падающие на лист подобно каплям дождя. Механизм этот заключается в том, что энергия квантов света улавливается 200—250 молекулами хлорофилла и как бы стекается к одной особой его молекуле, являющейся ловушкой и связанной с реакционным центром (рис. 39). Эта молекула хлорофилла-ловушки со всеми вспомогательными молекулами пигментов, которые передают ей энергию, представляют собой *фотосинтетическую единицу*. В улавливании и передаче энергии на молекулу хлорофилла-ловушки могут участвовать не только молекулы хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, но и такие пигменты, как каротиноиды и фикобилины.

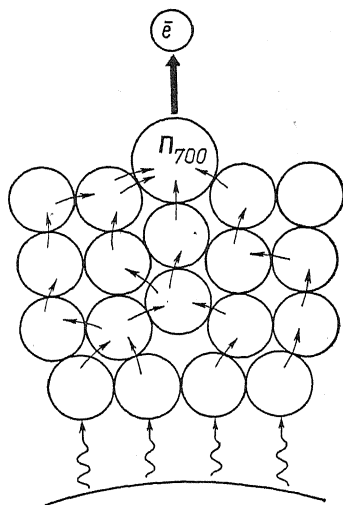


Рис. 39. Схема передвижения квантов света к хлорофиллу-ловушке.

Передача энергии между молекулами пигментов идет главным образом резонансным путем без разделения зарядов с большой скоростью и с большой эффективностью. Так, время переноса энергии от одной молекулы хлорофилла к другой составляет 1×10^{-12} — 2×10^{-12} с, а от молекулы каротиноидов к хлорофиллу 4×10^{-10} с. Таким образом, время переноса энергии значительно меньше времени жизни возбужденной молекулы (10^{-8} с). Вероятность резонансного переноса энергии обратно пропорциональна шестой части расстояния между молекулами. Следовательно, такой перенос может осуществляться только при близком расстоянии между молекулами пигментов. В этой связи становится понятной необходимость весьма плотной упаковки молекул хлорофилла в ламеллах хлоропластов. Расчеты показали, что в одном хлоропласте до 1 млрд. молекул хлорофилла. Расстояние между молекулами хлорофилла в мембранах составляет всего 1 нм. Перенос энергии происходит только от пигментов, поглощающих свет с меньшей длиной волны, к пигментам, поглощающим свет с большей длиной волны. Дело в том, что хотя передача энергии от

от одной молекулы пигмента к другой идет с большой эффективностью (от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a* — 90%, от каротиноидов к хлорофиллу — 40%), однако все же это связано с некоторой ее потерей. Вместе с тем кванты света с меньшей длиной волны обладают большей энергией. В этой связи потеря энергии приводит к превращению квантов в более мелкие (с большей длиной волны). Именно поэтому основная форма хлорофилла, к которой стекается энергия, поглощает лучи с длиной волны 700 нм и обозначается как пигмент 700 (P_{700}). Обратный перенос энергии невозможен. Таким образом, фотофизический этап фотосинтеза заключается в том, что кванты света поглощаются и переводят молекулы пигментов в возбужденное состояние. Затем эта энергия переносится на хлорофилл-ловушку, связанную с реакционным центром, где она и используется в фотохимических реакциях. Дальнейшее превращение энергии света в химическую энергию проходит ряд этапов, начиная с окислительно-восстановительных превращений хлорофилла и включая как фотохимические (световые), так и энзиматические (темновые) реакции.

ХИМИЗМ ФОТОСИНТЕЗА

Фотосинтез — это сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс, в котором происходит восстановление углекислого газа до уровня углеводов и окисление воды до кислорода. Фотосинтез включает как световые, так и темновые реакции. Был проведен ряд экспериментов, доказывающих, что в процессе фотосинтеза происходят реакции, не требующие света (темновые). 1. Фотосинтез ускоряется с повышением температуры. Отсюда прямо следует, что какие-то этапы этого процесса непосредственно не связаны с использованием энергии света. Особенно резко зависимость фотосинтеза от температуры проявляется при высоких интенсивностях света. По-видимому, в этом случае скорость фотосинтеза лимитируется именно темновыми реакциями. 2. Эффективность использования энергии света в процессе фотосинтеза оказалась выше при прерывистом освещении. Для более эффективного использования энергии света длительность темновых промежутков должна значительно превышать длительность световых.

В 1932 г. Эмерсону удалось непосредственно измерить продолжительность световых и темновых реакций фотосинтеза. Оказалось, что скорость световой реакции составляет 10^{-5} с и не зависит от температуры, тогда как скорость темновой значительно меньше и в зависимости от температуры изменяется от 4×10^{-1} до 4×10^{-2} с.

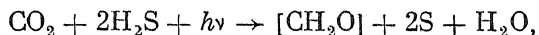
1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ КИСЛОРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ

Большое значение для раскрытия вопроса о сущности реакций при фотосинтезе имело изучение особенностей бактериального фотосинтеза.

Впервые на свойство содержащих пигменты бактерий использовать энергию света для фотосинтеза указал Энгельман (1883). Дальнейшие исследования показали, что окрашенные бактерии содержат

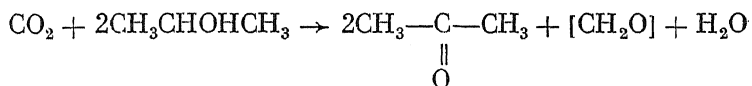
пигменты, относящиеся к группе хлорофиллов, а именно бактериохлорофиллы, и синтезируют органическое вещество из неорганических соединений при участии энергии света. Однако этот процесс не сопровождается выделением кислорода. Это связано с тем, что в качестве источника водорода бактерии используют не воду, а сероводород или другие соединения. Такой тип ассимиляции CO_2 получил название бактериального фотосинтеза или *фоторедукции*.

Наиболее распространены содержащие пигменты серные бактерии. Как установил Ван-Ниль, у бактерий (фотолитотрофные бактерии) ассимиляция CO_2 сопровождается разложением сероводорода с выделением серы:



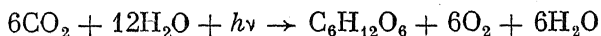
где формула $[\text{CH}_2\text{O}]$ означает, что один атом углерода восстановлен до углеводов.

Есть несерные окрашенные бактерии, которые в качестве источника водорода используют различные органические соединения (фотоорганотрофные микроорганизмы). Процесс может идти по следующему типу:



Во всех разобранных случаях происходит восстановление CO_2 за счет водорода какого-либо другого соединения. Ван-Ниль высказал предположение, что при фотосинтезе происходит сходный процесс, а именно разложение воды и присоединение водорода к CO_2 . При этом кислород выделяется. Высказанное предположение получило экспериментальное подтверждение в работах академика А. П. Виноградова (1941). Он провел анализ изотопного состава (соотношения ^{16}O , ^{17}O , ^{18}O) кислорода разного происхождения. Оказалось, что кислород, выделенный из воды, воздуха и образующийся при фотосинтезе, имеет одинаковое соотношение изотопов, тогда как кислород CO_2 содержит относительно больше тяжелых изотопов. На основании этих исследований было сделано два вывода: 1. В процессе фотосинтеза разлагается вода и выделяется кислород. 2. Источником кислорода воздуха является процесс фотосинтеза.

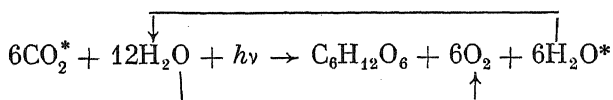
Поскольку весь кислород фотосинтеза выделяется из воды, общее уравнение фотосинтеза принимает следующий вид:



Вода в правой части уравнения не подлежит сокращению, поскольку ее кислород имеет иной изотопный состав (из CO_2).

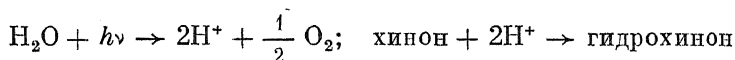
В последнее время точными опытами установлено, что изотопный состав кислорода, выделяемого в процессе фотосинтеза, несколько отличается от изотопного состава кислорода воды. Исследования, проведенные с использованием меченого кислорода, позволили Б. В. Вартапетяну прийти к выводу, что вода в хлоропластах неоднородна и состоит из двух компонентов: воды, поступающей из внешней

среды, и воды, которая образовалась в процессе самого фотосинтеза. Кислород этой (биосинтетической) воды, как мы видели, более тяжелый. В процессе фотосинтеза разлагаются оба типа воды. В силу этого кислород, выделяемый при фотосинтезе, несколько обогащен ^{18}O . Сказанное можно представить в виде следующей схемы:



Расчеты показывают, что для образования этого, более тяжелого кислорода на каждые 10 молекул обычной воды должна разлагаться (окисляться) одна молекула биосинтетической воды.

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



Дальнейшие исследования показали, что те же самые ингибиторы, которые тормозят реакцию Хилла, приостанавливают и выделение кислорода в процессе фотосинтеза. Это дало основание считать, что световая фаза фотосинтеза включает разложение воды. Таким образом, в процессе фотосинтеза происходит разложение воды, на что в первую очередь затрачивается энергия света.

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

2. ФОТОХИМИЧЕСКИЙ ЭТАП ФОТОСИНТЕЗА. ЦИКЛИЧЕСКОЕ И НЕЦИКЛИЧЕСКОЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ

Фотохимические реакции фотосинтеза — это реакции, в которых энергия света преобразуется в энергию химических связей, и в первую очередь в энергию фосфорных связей АТФ.

Энергия поглощенных квантов света стекается от сотен молекул пигментов к одной, характеризующейся поглощением в наиболее длинноволновой части солнечного спектра. Молекула хлорофилла-*а* ловушки, связанная с реакционным центром, отдает электрон (окисляется). Электрон поступает в электроно-транспортную цепь. Перенос

электрона по цепи переносчиков включает ряд окислительно-восстановительных реакций, в ходе которых выделяется энергия. Эта энергия может быть использована для синтеза АТФ. Процесс преобразования энергии квантов света в АТФ получил название *фотосинтетического фосфорилирования* (Д. Арнон).

Различают два основных типа фотосинтетического фосфорилирования: нециклическое и циклическое. Они связаны соответственно с нециклическим и циклическим потоками электронов. При циклическом потоке электроны, переданные от молекулы хлорофилла первичному акцептору, возвращаются к ней обратно. При нециклическом потоке происходит фотоокисление воды и передача электрона от воды к НАДФ.

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

Установлено, что первая фотосистема у высших растений включает 200 молекул хлорофилла *a*, 50 молекул каротиноидов и 1 молекулу хлорофилла (хлорофилл-ловушка), поглощающую свет с длиной волны λ 700 нм (P_{700}). Вторая фотосистема включает 200 молекул хлорофилла *a*, 200 молекул хлорофилла *b* и 1 молекулу хлорофилла, поглощающую свет с длиной волны λ 680 нм (P_{680}). По-видимому, свет поглощается раздельно этими двумя фотосистемами и нормальное осуществление фотосинтеза требует их одновременного участия.

Общая схема *нециклического фотофосфорилирования* представлена на рисунке 40. При нециклическом потоке электронов принимают участие две фотосистемы. Энергия квантов света стекается к молекуле пигмента P_{700} , который и выступает в виде ловушки (*фотосистема I*). Электрон в молекуле P_{700} переходит на более высокий энергетический уровень (S_1^*). В основном состоянии О/В потенциал P_{700} довольно высокий (+0,43 В). Следовательно, тенденция к потере электрона (окислению) выражена очень слабо. Однако при поглощении кванта света молекула P_{700} переходит в возбужденное состояние и ее окислительно-восстановительный потенциал падает до -0,60 мВ. Поэтому в возбужденном состоянии молекула P_{700} легко отдает электрон (фотохимическая реакция). Отдавая электрон, моле-

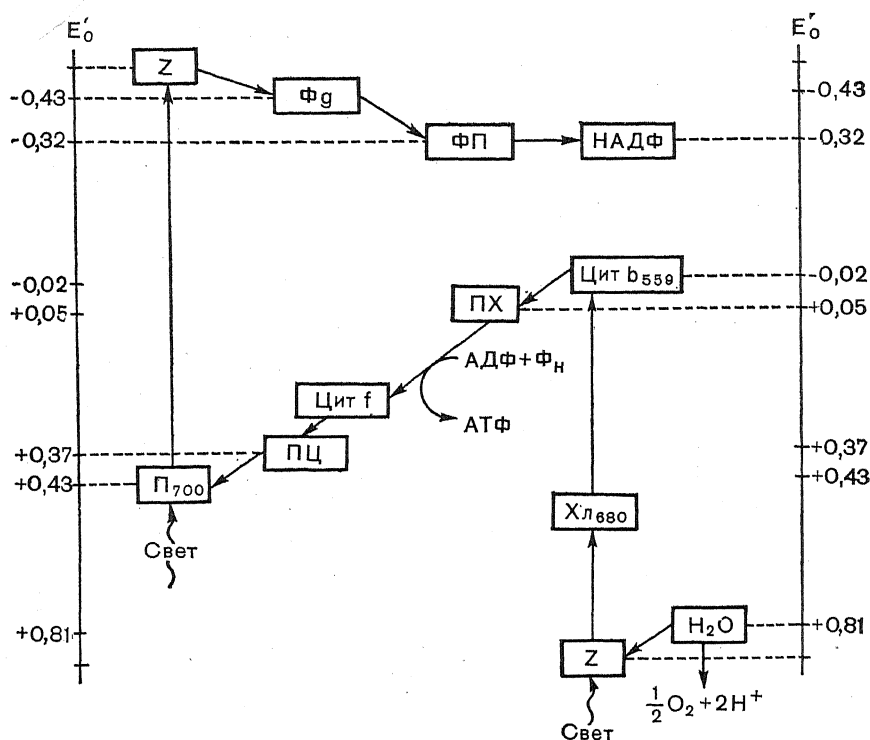
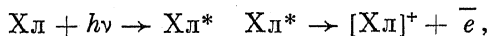


Рис. 40. Схема нециклического транспорта электронов при фотосинтезе: Фд — ферредоксин; ФП — флавопротеид; ПХ — пластохинон; ПЦ — пластоцианин; Z — неидентифицированный переносчик.

кула П_{700} окисляется и остается в виде положительно заряженной молекулы.

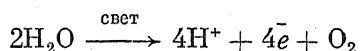


где Хл^* — возбужденная форма хлорофилла, $[\text{Хл}]^+$ — окисленная форма хлорофилла.

Электрон передвигается по направлению к НАДФ (О/В потенциал — 0,32) через ряд переносчиков, расположенных в порядке возрастания О/В потенциала. Электроны спонтанно текут в сторону более высоких окислительно-восстановительных потенциалов. Переносчик, воспринимающий электрон от П_{700} , имеет $E_o = 0,55$. Следующим переносчиком является железосодержащий белок ферредоксин ($E_o = 0,43$). Ферредоксин содержит два атома железа в негеминной форме. От ферредоксина электрон переносится на НАДФ ($E_o = 0,32$). Этот перенос осуществляется с помощью специфического белка-фермента (ферредоксин-НАДФ-редуктазы), коферментом которого является флавинадениндинуклеотид (ФАД).

Отдав электрон, П_{700} остается в виде ионизированной молекулы. При этом О/В потенциал П_{700} становится снова +0,43 (основное со-

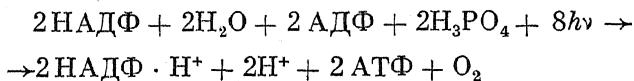
стояние). Благодаря этому он является прекрасным акцептором электронов. Источником электрона, заполняющего эту «дырку», является фотосистема II. Она ответственна за реакции, связанные с разложением воды и выделением кислорода. Ловушкой квантов света в фотосистеме II является молекула хлорофилла, поглощающая свет с длиной волны — λ 680 ($X_{\lambda 680}$). Под влиянием поглощенного кванта света возбужденный электрон молекулы $X_{\lambda 680}$ воспринимается акцептором и передается дальше по цепи переносчиков. Образовавшаяся электронная «дырка» в молекуле $X_{\lambda 680}$ действует как сильный окислитель и через ряд переносчиков при участии иона марганца отнимает электрон от воды. Этот электрон заполняет электронную «дырку» в молекуле $X_{\lambda 680}$. Происходит фотоокисление воды и выделяется кислород:



Рассмотрим более подробно путь переноса электрона от фотосистемы II к фотосистеме I.

Полученный от $X_{\lambda 680}$ неизвестным акцептором Z электрон передается далее на пластохинон ($E_0 + 0,11$). Пластохинон (производное хинона) имеет молекулярную массу 748. Считается, что в переносе электронов участвует 65 молекул пластохинона. От пластохинонов электрон воспринимается молекулой цитохрома f. Цитохром f относится к группе цитохромов c ($E_0 + 0,360$). Воспринимающий электрон, цитохром восстанавливается: $\text{Fe}^{3+} + \bar{e} \rightarrow \text{Fe}^{2+}$. Следующий переносчик — пластоцианин. Отдавая электрон пластоцианину, цитохром окисляется: $\text{Fe}^{2+} - \bar{e} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$. Пластоцианин — это медьсодержащий белок, в котором на каждую молекулу белка приходится два атома меди (E_0 пластоцианина + 0,370). От пластоцианина электрон заполняет электронную «дырку» у P_{700} .

Перенос электрона по цепи переносчиков от фотосистемы II к фотосистеме I сопровождается аккумуляцией энергии в АТФ ($\text{АДФ} + \Phi \rightarrow \text{АТФ}$). Суммарное уравнение указанного процесса может быть выражено следующим образом:



Таким образом, отличительными особенностями нециклического фотосинтетического фосфорилирования является: 1) окисление двух молекул воды, происходящее в результате воздействия $8h\nu$ света, которые улавливаются двумя фотосистемами; 2) передача электронов от молекул воды через электронно-транспортную цепь на НАДФ. Продуктами процесса нециклического фотофосфорилирования являются восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат ($\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$) и АТФ. Эти соединения световой фазы в дальнейшем используются в темновой фазе фотосинтеза.

Общая схема циклического фотофосфорилирования дана на рисунке 41. В этом процессе принимает участие лишь фотосистема I.

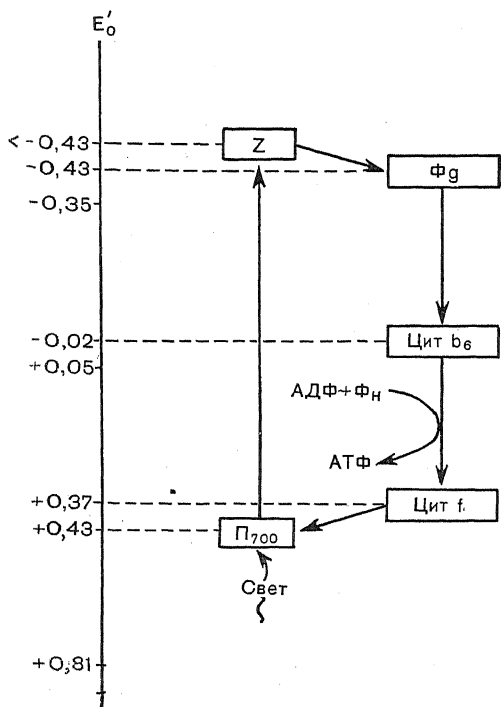
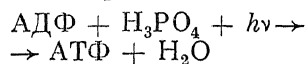


Рис. 41. Схема циклического транспорта электронов при фотосинтезе.

На схеме показано, что в результате поглощения кванта света молекула P_{700} отдает возбужденный электрон сначала неидентифицированному переносчику, а затем от ферредоксина возвращается к P_{700} . На участке электронно-транспортной цепи между цитохромом b_6 и цитохромом f энергия электрона аккумулируется в энергию АТФ. Таким образом в этом случае P_{700} является и донором и акцептором электрона. Суммарное уравнение циклического фотосинтетического фосфорилирования выглядит следующим образом:



Нециклическое и циклическое фотосинтетическое фосфорилирование принято включать в световую фазу фотосинтеза, однако свет необходим только на первых этапах этих процессов. Перенос электрона по цепи переносчиков может происходить в темноте. При рассмотрении при-

веденных схем надо учитывать, что в зависимости от условий физического состояния хлоропластов расположение и набор переносчиков в электронно-транспортной цепи могут меняться. Вопрос, как осуществляется связь между переносом возбужденного светом электрона по цепи переносчиков и образованием АТФ за счет выделяющейся при этом энергии, до настоящего времени не выяснен. Наибольшее признание получила хемиосмотическая гипотеза, выдвинутая английским ученым Митчеллом. Переносчики электронов (электронно-транспортная цепь) локализованы в мембранах в определенной последовательности. По мнению Митчелла, переносчики расположены перпендикулярно мембране. Благодаря этому происходит непрерывный перенос электрона с одной стороны мембраны на другую. При этом последовательно чередуются переносчики электронов (цитохромы) с переносчиками электрона и протона (пластохиноны). В результате происходит односторонний перенос протонов с наружной стороны мембраны тилакоидов на внутреннюю. Образуется градиент ионов водорода и соответственно на разных сторонах мем-

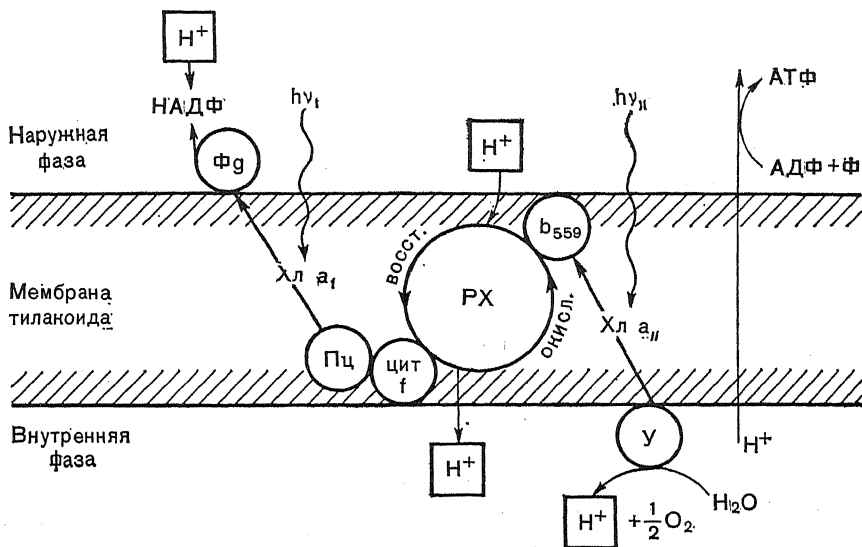


Рис. 42. Схема образования мембранного потенциала и переноса протонов во внутритилакоидное пространство:
Фд — ферредоксин; Пц — пластоцианин; РХ — пластохинон.

браны возникает разность потенциалов (рис. 42). Образование АТФ является результатом разрядки мембран. Электрохимическая энергия при этом превращается в химическую энергию макроэргической связи АТФ.

Продукты световой фазы, в которых аккумулирована энергия света, — АТФ и НАДФ·Н₂ — Арнон назвал ассимиляционной силой. Образование этих соединений идет в отсутствии СО₂. При паличии АТФ и НАДФ·Н₂ восстановление СО₂ до уровня углеводов может происходить в темноте.

3. ТЕМНОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА — ПУТЬ ПРЕВРАЩЕНИЯ УГЛЕРОДА

Сущность темновых реакций процесса фотосинтеза была раскрыта благодаря исследованиям американского физиолога Кальвина (цикл Кальвина). Успех работы, проведенной Кальвином и его сотрудниками, определялся широким применением новых методов исследования.

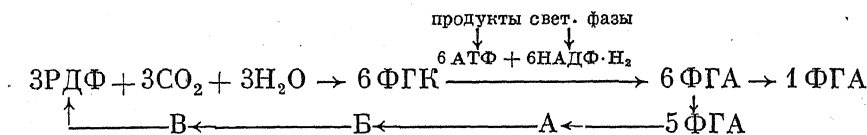
«С-3» путь фотосинтеза (цикл Кальвина)

Первый метод, использованный Кальвином, — метод радиоактивного углерода. Радиоактивные изотопы по химическим свойствам практически не отличаются от стабильных. Принимая участие в реакциях, они как бы помечают те соединения, в которые входят. Ско-

рость распада радиоактивных изотопов пропорциональна их количеству. Излучение, испускаемое ими в процессе разложения, может быть легко измерено. Все это создает исключительные возможности для использования метода радиоактивных изотопов (меченых атомов), в частности при изучении химизма фотосинтеза. Так, введение $^{14}\text{CO}_2$ в атмосферу, где выращиваются растения, позволяет установить временную последовательность образования отдельных соединений на первых этапах фотосинтеза.

Второй метод — хроматография на бумаге. Если вещества, разогнанные на хроматограмме, содержат радиоактивные атомы, то их легко обнаружить с помощью радиоавтографии. Применяя указанные методы, можно определить, какие вещества и в какой последовательности образуются из $^{14}\text{CO}_2$. Наряду с этим использование коротких световых экспозиций позволило уловить первые этапы процесса. В качестве объекта исследований была взята зеленая водоросль хлорелла. После кратковременных экспозиций на свету в присутствии $^{14}\text{CO}_2$ растения фиксировались горячим спиртом. Спиртовой экстракт концентрировался, разделялся хроматографически и анализировался. Опыты показали, что через 5 с пребывания в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ на свету большая часть радиоактивного углерода сосредоточивается в трехуглеродном соединении — 3-фосфоглицериновой кислоте (3-ФГК).

Кальвин выдвинул предположение, что в хлоропластах имеется какое-то вещество-акцептор, которое, взаимодействуя с CO_2 , образует фосфоглицериновую кислоту (акцептор + $\text{CO}_2 \rightarrow \text{ФГК}$). Для того чтобы установить природу акцептора, была проведена серия опытов с изменяющимися внешними условиями (смена света и темноты в присутствии и отсутствии $^{14}\text{CO}_2$). Оказалось, что после выключения света содержание ФГК продолжает расти. Одновременно наблюдалось быстрое исчезновение пятиуглеродного соединения, рибулезодифосфата (РДФ). Через 30 с темноты РДФ не обнаруживался. Вместе с тем на свету количество РДФ оставалось постоянным. Иная картина наблюдалась в отсутствие CO_2 . В этом случае ни в темноте, ни на свету содержание РДФ и ФГК не изменялось. Из полученных данных следовало, что в присутствии CO_2 РДФ в темноте используется для образования ФГК. Дальнейшие превращения ФГК требуют света. В силу этого Кальвин выдвинул следующую предварительную схему процесса фотосинтеза:



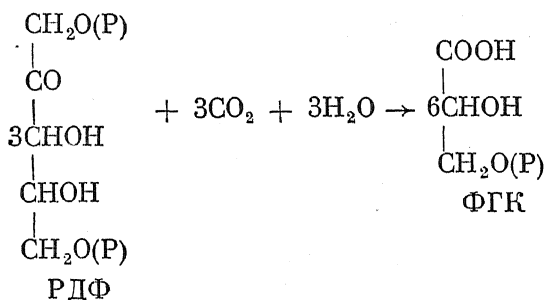
Согласно этой схеме РДФ является акцептором, который присоединяет CO_2 , в результате чего образуется ФГК. Однако в отсутствие света РДФ быстро оказывается использованным и исчезает. При этом накапливается известное количество ФГК. Именно это и наблюдалось в эксперименте. На свету при участии продуктов свето-

вой фазы происходит восстановление ФГК до фосфоглицеринового альдегида (ФГА). Судьба образовавшихся молекул ФГА различна. Частично путем ряда превращений ФГА используется на регенерацию акцептора (РДФ). В силу этого количество РДФ на свету поддерживается на постоянном уровне. В каждом цикле принимают участие три молекулы акцептора (РДФ) и образуется 6 молекул триозы (ФГА). Пять молекул ФГА идет на регенерацию акцептора. Каждая шестая молекула ФГА выходит из цикла и используется для построения углеводов. В связи с этим темновые реакции фотосинтеза можно представить как разветвленный цикл.

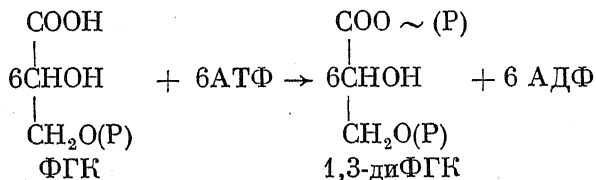
Цикл Кальвина можно разделить на три фазы.

Первая фаза — карбоксилирование. Эта реакция катализируется специфическим для процесса фотосинтеза ферментом РДФ-карбоксилазой. В листьях этот фермент содержится в больших количествах и является основной фракцией белка хлоропластов. По-видимому, его образование активируется светом.

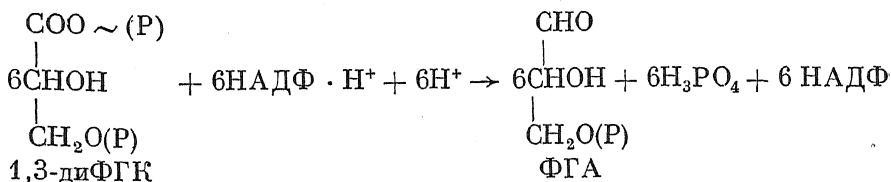
При взаимодействии РДФ с CO_2 образуется сначала промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы ФГК.



Вторая фаза — восстановление. Дальнейшие превращения ФГК требуют участия продуктов световой фазы фотосинтеза: АТФ и НАДФ· H^+ + H^+ . Прежде всего происходит реакция фосфорилирования 3-ФГК. Донором фосфатной группы является АТФ. При этом образуется 1,3-дифосфоглицериновая кислота. Реакция катализируется ферментом фосфоглицерокиназой:

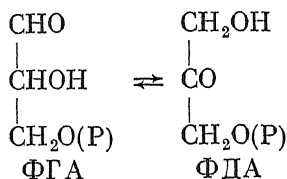


Образовавшееся в этой реакции соединение — дифосфоглицериновая кислота — обладает более высокой реакционной способностью, содержит макроэргическую связь. Карбоксильная группировка этого соединения восстанавливается до альдегидной с помощью триозофосфатдегидрогеназы, коферментом которой служит НАДФ:

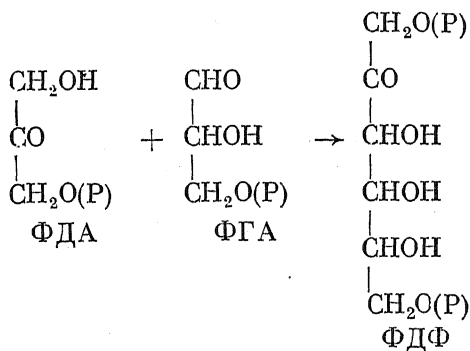


Образовавшийся фосфоглицериновый альдегид (ФГА) претерпевает ряд превращений. Из шести молекул ФГА пять идут на регенерацию акцептора — рибулесодифосфата, а одна молекула выходит из цикла.

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



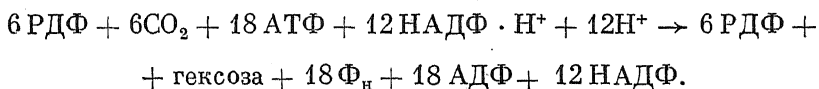
Фосфодиацетон (ФДА) взаимодействует со *второй* молекулой ФГА с образованием фруктозодифосфата (ФДФ):



От ФДФ отщепляется фосфат и превращается в фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф). Далее от Ф-6-Ф (С₆) отщепляется 2-углеродный фрагмент (—СО—СН₂ОН), который переносится на следующую (*третью*) триозу. Эта транскетотазная реакция идет при участии фермента транскетотазы. В результате образуется первая пентоза-(С₅)-рибулесодифосфат. От Ф-6-Ф остается 4-углеродный сахар эритрозофосфат (С₄). Эритрозофосфат конденсируется с *четвертой* триозой с образованием седогептулесодифосфата (С₇). После отщепления фосфата седогептулесодифосфат превращается в седогептулесифосфат. Далее

снова происходит транскетотазная реакция, в результате которой от седогептулезосфата отщепляется 2-углеродный фрагмент, который переносится на пентую триозу. Образуются еще две молекулы рибулезосфата. Таким образом, в результате рассмотренных реакций образовались 3 молекулы рибулезосфата. Для образования из них акцептора (РДФ) необходимо их фосфорилирование. Для этого используются три молекулы АТФ. Все реакции, входящие в цикл Кальвина, представлены на схеме (рис. 43).

При прохождении двух циклов из 12 молекул образовавшегося ФГА две молекулы выходят из них, образуя одну молекулу фруктозодифосфата (ФДФ). Общее суммарное уравнение двух циклов имеет следующий вид:



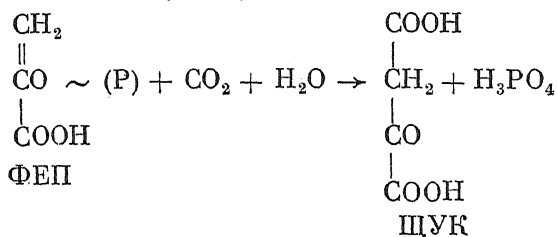
На основании приведенных реакций можно рассчитать энергетический баланс цикла Кальвина. Для восстановления шести молекул СО_2 до уровня углеводов (глюкозы) требуется 18 молекул АТФ и 12 НАДФ·Н₂. Соответственно для восстановления до уровня углеводов одной молекулы СО_2 необходимы три молекулы АТФ и две НАДФ·Н₂. Как мы видели, для образования двух молекул НАДФ·Н₂ и двух молекул АТФ необходимо 8 квантов света. Недостающее количество АТФ образуется в процессе циклического фотофосфорилирования. Следовательно, для восстановления одной молекулы СО_2 до уровня углеводов должно быть затрачено 8—9 квантов. Энергия квантов красного света равна 168 кДж/моль. Таким образом, при использовании квантов красного света на восстановление одной молекулы СО_2 до уровня углеводов затрачивается примерно 1340—1508 кДж. Из этой энергии в 1/6 -моль гексозы откладывается 478 кДж. КПД фотосинтеза в этом случае должен составить около 30—35%. Однако в естественных условиях коэффициент использования света значительно меньше.

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

«С-4» путь фотосинтеза (цикл Хетча — Слэка)

Путь углерода при фотосинтезе, установленный Кальвином, является основным. Однако существуют отклонения от этого пути. Так, австралийские ученые Хетч и Слэк (1966) и советский ученый Ю. С. Каршилов (1960) показали, что у некоторых растений, по преимуществу тропических и субтропических (в том числе кукурузы, сахарного тростника), фотосинтез идет несколько по иному пути. На

первом этапе происходит реакция карбоксилирования фосфоенолпировиноградной кислоты (ФЕП).



Реакция катализируется ферментом фосфоенолпироваткарбоксилазой (ФЕП-карбоксилазой) с образованием щавелевоуксусной кислоты (ЩУК). Поскольку в этом случае первый продукт карбоксилирования — ЩУК содержит четыре атома углерода, его называют «С-4» путь, в отличие от цикла Кальвина, где образуется ФГК, содержащая три атома углерода («С-3» путь). Щавелевоуксусная кислота преобразуется в яблочную кислоту. В последующем происходит реакция транскарбоксилирования, при которой CO_2 снова отщепляется от органических кислот и вступает в цикл Кальвина — присоединяется к рибулезодифосфату (рис. 44). Таким образом, сущность «С-4» пути заключается в том, что реакция карбоксилирования происходит дважды. Это позволяет растению создавать запасы углерода в клетках. Как и во всяком биохимическом цикле, акцепторы (ФЕП и РДФ) регенерируют, что и создает возможность его непрерывного функционирования. Исследования показали, что в растениях, в которых процесс фотосинтеза протскает по «С-4» пути, имеются два типа хлоропластов: 1) крупные пластиды, часто лишённые гран, в клетках обкладки, окружающих сосудистые пучки; 2) мелкие гранальные пластиды в клетках мезофилла листа.

В клетках мезофилла с мелкими хлоропластами осуществляется карбоксилирование фосфоенолпировиноградной кислоты с образованием четырехуглеродного соединения — ЩУК (и в некоторых случаях аспарагиновой кислоты). Затем ЩУК передвигается в клетки обкладки, где происходит реакция транскарбоксилирования, в результате которой CO_2 отщепляется и вступает в цикл Кальвина. При этом фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП) регенерирует. Поскольку при таком механизме фотосинтеза принимают участие два типа клеток и два типа хлоропластов, этот путь называют кооперативным (Ю. С. Карпилов, 1970). Фиксация CO_2 по «С-4» пути имеет ряд преимуществ. Показано, что некоторые представители растений, ведущие ассимиляцию по «С-4» пути, осуществляют первые этапы этого процесса (образование органических кислот) в ночной период суток. В последующий светлый период углекислота освобождается и реассимилируется в цикле Кальвина. Такая последовательность позволяет осуществлять фотосинтез днем при закрытых устьицах, что имеет большое значение, так как предохраняет растение от излишней потери воды. Возможно, именно с этим связана большая засухоустойчивость растений с таким типом фотосинтеза.

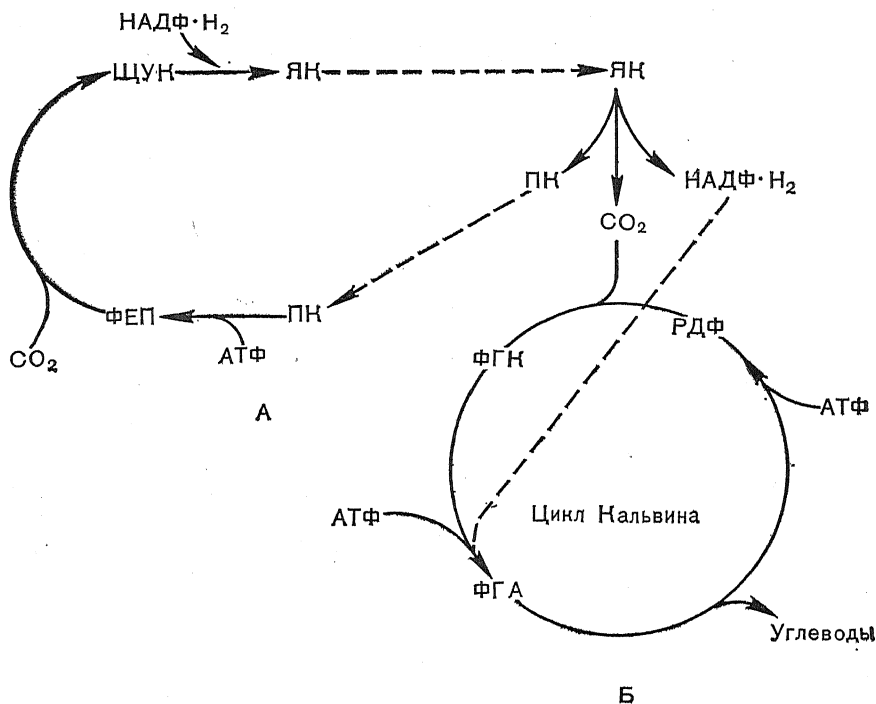


Рис. 44. Фотосинтетический цикл Хетча — Слэка: А — в хлоропластах мезофилла листа; В — в хлоропластах обкладки. ЯК — яблочная кислота; ПН — пировиноградная кислота.

У растений, осуществляющих фотосинтез по «С-4» пути, отсутствует процесс фотодыхания. Это последнее обстоятельство уменьшает непроизводительную трату органического вещества и увеличивает продуктивность растений. Открытие «С-4» пути позволило расшифровать особенности фотосинтеза у суккулентов. Оказалось, что суккуленты в ночное время фиксируют углерод в органических кислотах, преимущественно в яблочной. По-видимому, это происходит под действием фермента пируваткарбоксилазы. Далее эта фиксированная углекислота с помощью транскарбоксилирования переносится на неидентифицированный акцептор и используется для образования триоз. Осуществление фотосинтеза по такому пути позволяет суккулентам в течение дня держать устьица закрытыми и таким образом сокращать транспирацию.

В литературе имеются указания о наличии и других путей связывания CO_2 . Однако они еще недостаточно охарактеризованы. Важно также подчеркнуть, что на всех этапах фотосинтетического цикла промежуточные продукты могут претерпевать различные превращения в зависимости от условий среды. Именно это является основой для образования разнообразных продуктов фотосинтеза.

4. ПРОДУКТЫ ФОТОСИНТЕЗА

Природа первичных продуктов фотосинтеза издавна интересует физиологов. Для решения этого вопроса исследователями были применены разные подходы. Прежде всего была сделана попытка определить фотосинтетический коэффициент. Под *фотосинтетическим коэффициентом* понимается отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к поглощенной CO_2 . Если в процессе фотосинтеза образуются углеводы, то, согласно приведенному суммарному уравнению, фотосинтетический коэффициент должен быть равен единице: $\frac{6\text{O}_2}{6\text{CO}_2} = 1$. Если представить себе, что в процессе фотосинтеза образуются соединения более восстановленные (содержащие меньше кислорода) по сравнению с углеводами, то фотосинтетический коэффициент должен быть больше единицы. Так, расчеты показывают, что в случае образования белков фотосинтетический коэффициент равен 1,25, в случае жира — 1,44. Средняя величина фотосинтетического коэффициента для 27 видов растений оказалась равной 1,04. Расчеты показывают, что такая величина фотосинтетического коэффициента указывает на образование наряду с углеводами некоторого количества белка (примерно 12%). Оказалось далее, что величина фотосинтетического коэффициента меняется в зависимости от условий. Так, с улучшением азотного питания фотосинтетический коэффициент повышается. Из этого можно сделать заключение, что в процессе фотосинтеза образуются азотсодержащие соединения.

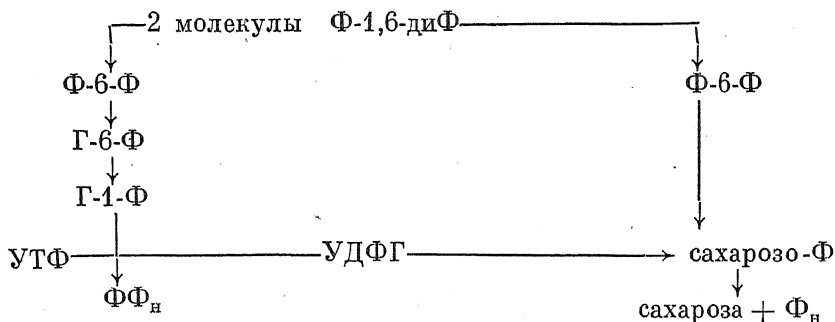
Окончательное разрешение данного вопроса было достигнуто благодаря обширным исследованиям, проведенным А. А. Ничипоровичем и Т. Ф. Андреевой. При проведении исследований с листьями, плавающими на растворе $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$, оказалось, что на свету в этих листьях образовывались белки, содержащие одновременно ^{15}N и ^{14}C . При выдерживании в темноте этого не наблюдалось. Следовательно, на свету происходит новообразование аминокислот, а затем белков непосредственно из CO_2 . В настоящее время признано, что наряду с углеводами продуктами фотосинтеза могут быть аминокислоты и, как следствие, белки. При этом в зависимости от условий соотношение продуктов фотосинтеза меняется. Так, преобладание синих лучей над красными приводит к увеличению доли образующихся белков, тогда как красный свет благоприятствует образованию углеводов (Н. П. Воскресенская). Усиление снабжения растений азотом, естественно, также приводит к увеличению первичного синтеза белка.

Каковы же особенности образования углеводов и белков в процессе фотосинтеза?

Фотосинтетическое образование углеводов

В результате двух циклов Кальвина образуется фруктозодифосфат. Из двух молекул фруктозодифосфата (Ф-1,6-диФ) образуются фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф) и глюкозо-1-фосфат (Г-1-Ф). Глюкозо-

1-фосфат, взаимодействуя с уридинтрифосфатом (УТФ) дает уридиндифосфоглюкозу (УДФГ). В свою очередь, УДФГ, реагируя с Ф-6-Ф, дает сахарозофосфат. Из сахарозофосфата путем дефосфорилирования образуется сахароза. Для образования одной молекулы сахарозы необходимо, чтобы прошли четыре цикла Кальвина:



В опытах А. Л. Курсанова и М. В. Туркиной растения с разными типами обмена помещали в атмосферу $^{14}\text{CO}_2$ на свету. Через короткие промежутки времени прослеживалось, в каком из углеводов по преимуществу находится ^{14}C . Были взяты растения, откладывающие в качестве запасного вещества различные углеводы: сахарозу (сахарная свекла), инулин (земляная груша), крахмал (табак), глюкозу (лук). Оказалось, что у всех изученных растений ^{14}C прежде всего фиксировался в сахарозе. По-видимому, именно сахароза является первым свободным сахаром, образующимся в процессе фотосинтеза. Из сахарозы образуются нефосфорилированные моносахара (глюкоза и фруктоза). Крахмал образуется из аденозиндифосфоглюкозы (АДФГ) или уридиндифосфоглюкозы (УДФГ), процесс катализируется ферментом амилосинтетазой.

Фотосинтетическое образование аминокислот

Среди первых продуктов фотосинтеза обнаружены такие аминокислоты, как аланин, серин, глутаминовая кислота, глицин. По-видимому, ФГК, образовавшаяся на первом этапе цикла Кальвина, может превращаться в пировиноградную кислоту. Этот процесс идет особенно интенсивно при недостатке НАДФ·Н₂, из-за чего задерживается преобразование ФГК в ФГА (обычный путь в цикле Кальвина). Пировиноградная кислота в присутствии NH₃ дает аминокислоту *аланин*. Показано, что скорость включения $^{14}\text{CO}_2$ в аланин в клетках хлореллы при некоторых условиях может даже превышать скорость ее включения в сахарозу.

При взаимодействии пировиноградной кислоты с глутаминовой образуется аминокислота *серин* (реакция переаминирования). Из пировиноградной кислоты может образоваться еще ряд органических кислот (в цикле Кребса). Образовавшиеся органические кислоты в процессе аминирования или переаминирования дают *аминокислоты*.

Сам по себе синтез аминокислот еще не означает образование белков. Однако было показано, что между этими двумя процессами имеется прямая связь. Так, под влиянием освещения синими лучами (458—480 нм) усиливается фотосинтетическое образование как аминокислот, так и белков. В присутствии ингибиторов синтеза белка действие синего света не проявляется.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА

Интенсивность процесса фотосинтеза может быть выражена в следующих единицах: в миллиграммах CO_2 , ассимилированной 1 дм^2 листа за 1 ч; в миллилитрах O_2 , выделенного 1 дм^2 листа за 1 ч; в миллиграммах сухого вещества, накопленного 1 дм^2 листа за 1 ч. Методы определения интенсивности фотосинтеза многочисленны. Рассмотрение их дается в специальных руководствах.

При интерпретации данных, полученных любым методом, следует иметь в виду, что на свету растения не только фотосинтезируют, но и дышат. В связи с этим все измеренные тем или иным методом показатели представляют собой результат двух прямо противоположных процессов, или разность между показателями процессов фотосинтеза и дыхания. Это *видимый* фотосинтез. Так, например, наблюдаемое изменение содержания CO_2 — это разность между тем его количеством, которое поглощено в процессе фотосинтеза, и тем, которое выделилось в процессе дыхания. Для того чтобы перейти к *истинной* величине фотосинтеза, во всех случаях необходимо вносить поправку, учитывающую интенсивность процесса дыхания.

1. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА

В естественной обстановке все факторы взаимодействуют друг с другом, т. е. действие одного фактора зависит от напряженности всех остальных. В общем виде это можно сформулировать так: изменение напряженности одного фактора при неизменности прочих влияет на фотосинтез, начиная от минимального уровня, при котором процесс начинается, и кончая оптимумом, при достижении которого процесс перестает изменяться (кривая выходит на плато). Во многих случаях увеличение напряженности фактора после определенного уровня приводит даже к торможению процесса. Однако если начать изменять какой-либо другой фактор, то оптимальное значение напряженности первого фактора меняется в сторону увеличения. Иначе говоря, плато достигается при более высоком значении напряженности. Скорость процесса, в частности скорость фотосинтеза, зависит в первую очередь от напряженности того фактора, который находится в минимуме (ограничивающий фактор). В качестве примера можно привести взаимодействие таких факторов, как интенсивность света и содержание CO_2 . Чем выше содержание углекислоты (в определенных пределах), тем при более высокой освещенности показатели фотосинтеза выходят на плато.

Влияние света

Увеличение интенсивности освещения сказывается на процессе фотосинтеза различно в зависимости от типа растения и напряженности других факторов. Растения в процессе исторического развития приспособились к произрастанию в различных условиях освещенности. В. Н. Любименко по этому признаку разделил растения на группы: светолюбивые, теневыносливые и тенелюбивые. Эти экологические группы характеризуются рядом анатомо-физиологических особенностей. Они различаются по содержанию и составу пигментов.

Светолюбивые растения характеризуются более светлой окраской листьев, меньшим общим содержанием хлорофилла по сравнению с теневыносливыми. В листьях теневыносливых растений по сравнению со светолюбивыми относительно высокое содержание ксантофилла и хлорофилла *b*. Эта особенность в составе пигментов позволяет листьям теневыносливых растений использовать «отработанный свет», уже прошедший через листья светолюбивых растений. Светолюбивые растения — это растения открытых местообитаний, которые чаще испытывают недостаток водоснабжения. В связи с этим их листья по сравнению с теневыносливыми обладают более ксероморфной анатомической структурой, отличаются большей толщиной, более сильно развитой палисадной паренхимой. У некоторых светолюбивых растений палисадная паренхима располагается не только с верхней, но и с нижней стороны листа. Листья светолюбивых растений по сравнению с теневыносливыми характеризуются также более мелкими клетками, более мелкими хлоропластами, меньшей величиной устьиц при большем их количестве на единицу поверхности листа, более густой сетью жилок.

Светолюбивые и теневыносливые растения отличаются и по физиологическим признакам. Большое содержание пигментов позволяет теневыносливым растениям лучше использовать малые количества света. У светолюбивых растений интенсивность фотосинтеза увеличивается при возрастании интенсивности освещения в более широких пределах. Важной особенностью, определяющей возможность растений произрастать при большей или меньшей освещенности, является положение компенсационной точки. Под *компенсационной точкой* понимается та освещенность, при которой процессы фотосинтеза и дыхания уравниваются друг друга. Иначе говоря, это та освещенность, при которой растение за единицу времени образует в процессе фотосинтеза столько органического вещества, сколько оно тратит в процессе дыхания. Естественно, что рост зеленого растения может идти только при освещенности выше компенсационной точки. Чем ниже интенсивность дыхания, тем ниже компенсационная точка и тем при меньшей освещенности растения растут. Теневыносливые растения характеризуются более низкой интенсивностью дыхания, что и позволяет им расти при меньшей освещенности. Компенсационная точка заметно растет с повышением температуры, так как повышение температуры сильнее увеличивает дыхание по сравнению

с фотосинтезом. Именно поэтому при низкой освещенности повышение температуры может снизить темпы роста растений.

Для фотосинтеза, как и для всякого процесса, включающего фотохимические реакции, характерно наличие нижнего порога освещенности, при котором он только начинается (около одной свечи на расстоянии 1 м). В целом зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения может быть выражена логарифмической кривой. Первоначально увеличение интенсивности освещения приводит к пропорциональному усилению фотосинтеза (зона максимального эффекта). При дальнейшем увеличении интенсивности света фотосинтез продолжает возрастать, но медленнее (зона ослабленного эффекта) и, наконец, интенсивность света растет, а фотосинтез не изменяется (зона отсутствия эффекта — плато). Наклон кривых, выражающих зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности, различен для разных растений. Есть растения, у которых фотосинтез возрастает вплоть до освещения их прямыми солнечными лучами. Вместе с тем для многих растений увеличение интенсивности освещения свыше 50% от прямого солнечного света оказывается уже излишним. Это обстоятельство связано с тем, что конечный выход продуктов фотосинтеза зависит от скорости не столько световых, сколько темновых реакций. Между тем интенсивность освещения влияет на скорость лишь световых реакций. Следовательно, для того чтобы интенсивность света оказывала влияние после достижения определенного уровня, необходимо увеличить скорость темновых реакций. В свою очередь, скорость темновых реакций фотосинтеза в большей степени зависит от температуры и содержания углекислоты. С повышением температуры или с увеличением содержания углекислоты оптимальная освещенность меняется в сторону увеличения.

В естественных условиях из-за взаимного затенения на нижние листья падает лишь небольшая доля солнечной энергии. Так, в густом посеве растений вики в стадии цветения интенсивность света в приземном слое составляет всего 3% от полного дневного освещения. Часто нижние листья освещаются светом, близким к компенсационной точке. Таким образом, в посевах общая интенсивность фотосинтеза всех листьев растений может возрастать вплоть до уровня, соответствующего полной интенсивности солнечного света.

При очень высокой интенсивности света, прямо попадающего на лист, может наблюдаться депрессия фотосинтеза. На начальных этапах депрессии, вызванной высокой интенсивностью света, хлоропласты передвигаются к боковым стенкам клетки (фототаксис). При дальнейшем возрастании освещенности интенсивность фотосинтеза может резко сокращаться. Причиной депрессии фотосинтеза ярким светом могут служить перегрев и нарушение водного баланса. Возможно, на ярком свете возникает избыток возбужденных молекул хлорофилла, энергия которых тратится на окисление каких-то ферментов, необходимых для нормального протекания процесса фотосинтеза.

Коэффициент использования солнечной энергии

В ясный солнечный день на 1 дм^2 листовой поверхности за 1 ч падает около 30 168 кДж. Из этого количества поглощается примерно 75%, или 22 626 кДж, 25% падающей энергии проходят через лист и отражаются от него. Исходя из количества сухого вещества, накапливаемого листом за определенный промежуток времени, русский физиолог К. А. Пуриевич рассчитал количество запасаемой энергии и сопоставил его с тем количеством, которое лист получает. Согласно полученным данным, КПД фотосинтеза оказался равным 2,6%. Можно еще более просто подойти к расчету интересующей нас величины. Так, по данным Н. А. Максимова, одно растение кукурузы накапливает за сутки в среднем 18,3 г сухого вещества. Можно принять, что все это вещество — крахмал. Теплота сгорания 1 г крахмала будет 17,6 кДж. Следовательно, суточная прибыль энергии составит $(18,3 \times 17,6) = 322$ кДж. При густоте на 1 га 15 тыс. растений поле в 1 га за сутки накапливает 4 830 651 кДж, а получает за день 209 500 000 кДж. Таким образом, использование энергии составляет 2,3%.

Следовательно, расчеты показывают, что КПД процесса фотосинтеза в естественных условиях ничтожно мал. Задача повышения КПД использования солнечной энергии является одной из важнейших в физиологии растений. Эта задача вполне реальна, так как теоретически КПД процесса фотосинтеза может достигать значительно большей величины.

Влияние температуры

Влияние температуры на фотосинтез находится в зависимости от интенсивности освещения. При низкой освещенности фотосинтез от температуры не зависит ($Q_{10} = 1$). Это связано с тем, что при низкой освещенности интенсивность фотосинтеза лимитируется скоростью световых фотохимических реакций. Напротив, при высокой освещенности скорость фотосинтеза определяется протеканием темновых реакций, и в этом случае влияние температуры проявляется очень отчетливо. Температурный коэффициент Q_{10} может быть около двух. Так, для подсолнечника повышение температуры в интервале от 9 до 19°C увеличивает интенсивность фотосинтеза в 2,5 раза. Температурные пределы, в которых возможно осуществление процессов фотосинтеза, различны для разных растений. Минимальная температура для фотосинтеза растений средней полосы около 0°C, для тропических растений 5—10°C. Имеются данные, что полярные растения могут осуществлять фотосинтез и при температуре ниже 0°C. Оптимальная температура фотосинтеза для большинства растений составляет примерно 30—33°C. При температуре выше 30—33°C интенсивность фотосинтеза резко падает. Это связано с тем, что зависимость процесса фотосинтеза от температуры представляет собой равнодействующую противоположных процессов. Так, повышение температуры увеличивает скорость темновых реакций фотосинтеза.

Одновременно при температуре 25—30°C происходит процесс инактивации хлоропластов. Повышение температуры может вызвать также закрытие устьичных щелей.

Влияние содержания CO₂ в воздухе

Источником углерода для процесса фотосинтеза является углекислый газ. Попытки заменить углекислый газ угарным (CO) не увенчались успехом. В основном в процессе фотосинтеза используется CO₂ атмосферы. Правда, имеются данные, что частично CO₂ может поступать в растения через корневую систему из почвы (А. Л. Курсанов). Однако этот источник имеет сравнительно малое значение.

Содержание CO₂ в воздухе составляет всего 0,03%. Процесс фотосинтеза осуществляется при содержании CO₂ не менее 0,008%. Повышение содержания CO₂ до 1,5% вызывает прямо пропорциональное возрастание интенсивности фотосинтеза. При повышении содержания CO₂ свыше 1,5% фотосинтез продолжает возрастать, но уже значительно медленнее. При увеличении содержания CO₂ до 15—20% процесс фотосинтеза выходит на плато. При содержании CO₂ выше 70% наступает депрессия фотосинтеза. Есть растения, более чувствительные к повышению концентрации CO₂, у которых торможение фотосинтеза начинает проявляться уже при содержании CO₂, равном 5%. Повышение концентрации CO₂ оказывает ингибирующее влияние в силу разных причин. Прежде всего увеличение содержания CO₂ вызывает закрытие устьиц. Вместе с тем высокие концентрации CO₂ сказываются особенно неблагоприятно при высокой освещенности. Последнее заставляет полагать, что CO₂ в определенных концентрациях ингибирует темновые ферментативные реакции.

В естественных условиях содержание CO₂ настолько мало, что может ограничивать возрастание процесса фотосинтеза. Надо еще учесть, что в дневные часы содержание CO₂ в воздухе вокруг растений понижается.

В связи со сказанным увеличение содержания CO₂ в воздухе является одним из важных способов повышения интенсивности фотосинтеза и, как следствие, накопления сухого вещества растением. Однако в полевых условиях регулирование содержания CO₂ затруднено. Частично это может быть достигнуто с помощью поверхностного внесения навоза или других органических удобрений (мульчирование). Легче достигается повышение содержания CO₂ в закрытом грунте. В этом случае подкормки CO₂ дают хорошие результаты и должны быть широко используемы. Разные растения неодинаково используют одни и те же концентрации CO₂. Растения, у которых фотосинтез идет по «С-4» пути (кукуруза), обладают более высокой способностью к связыванию CO₂ благодаря высокой активности фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы.

Влияние снабжения водой

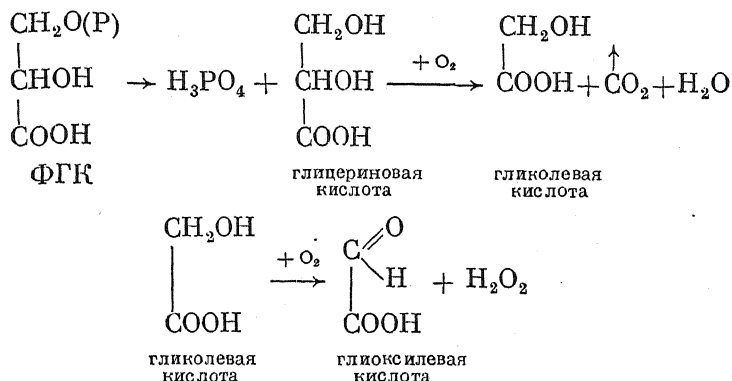
Небольшой водный дефицит (5—15%) в клетках листьев оказывает благоприятное влияние на интенсивность фотосинтеза (В. А. Бриллиант). При полной насыщенности водой клеток листа фотосинтез снижается. Частично это может быть связано с тем, что при полном насыщении клеток мезофилла замыкающие устьичные клетки оказываются несколько сдавленными, устьичные щели не могут открыться (гидропассивные движения). Однако дело не только в этом. Небольшое обезвоживание листьев сказывается благоприятно на процессе фотосинтеза и вне зависимости от степени открытия устьиц. Так, погружение листьев в раствор маннита в концентрации 0,2—0,4 М вызвало водный дефицит, равный 15—20%, и некоторое возрастание интенсивности фотосинтеза. Увеличение водного дефицита свыше 15—20% приводит к заметному снижению интенсивности фотосинтеза. Это связано в первую очередь с закрытием устьиц (гидроактивные движения), что резко уменьшает диффузию CO_2 в лист. Кроме того, это вызывает сокращение транспирации, как следствие, температура листьев возрастает. Между тем повышение температуры выше 30°C вызывает снижение фотосинтеза. Наконец обезвоживание оказывает влияние на конформацию, а следовательно, и активность ферментов, принимающих участие в темновой фазе фотосинтеза.

Снабжение кислородом и интенсивность фотосинтеза

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

Тормозящее влияние высоких концентраций кислорода на фотосинтез проявляется особенно резко при повышенной интенсивности света. Эти наблюдения заставили обратить внимание на особенности процесса дыхания в присутствии света (фотодыхание). Химизм этого процесса отличен от обычного темнового дыхания. *Фотодыхание* — это поглощение кислорода и выделение CO_2 на свету с использованием в качестве субстрата промежуточных продуктов цикла Кальвина. По-видимому, образующаяся в цикле Кальвина фосфоглицериновая кислота в процессе фотодыхания окисляется и декарбоксилируется до гликолевой кислоты, а гликолевая кислота окисляется до глиоксиловой кислоты. Образование гликолевой кислоты происходит в хлоропластах, однако там не накапливается, а транспортируется в особые органеллы пероксисомы. В пероксисомах происходит превраще-

пне гликолевой кислоты в глиоксилевую кислоту. Глиоксилевая кислота, в свою очередь, подвергается аминированию, а затем декарбоксилированию, при этом выделяется углекислый газ.



Выделение CO_2 при фотодыхании может достигать 50% от всего CO_2 , усвоенного в процессе фотосинтеза. В связи с этим можно полагать, что уменьшение интенсивности фотодыхания должно привести к повышению продуктивности растений. Так, мутантные формы табака, не обладающие способностью к образованию гликолевой кислоты, отличаются повышенным накоплением сухой массы. Имеются данные, что некоторое уменьшение содержания кислорода в атмосфере сказывается благоприятно на темпах накопления сухого вещества проростками. У кукурузы и других растений, осуществляющих фотосинтез по «С-4» пути фотодыхание не идет. Не исключено, что такой тип обмена способствует большей продуктивности этих растений.

Влияние минерального питания

Влияние *калия* на фотосинтез многосторонне. При недостатке калия интенсивность фотосинтеза снижается уже через короткие промежутки времени. Калий может влиять на фотосинтез косвенно, через повышение оводненности цитоплазмы, ускорение оттока ассимилятов из листьев, увеличение степени открытия устьиц. Вместе с тем имеет место и прямое влияние калия, поскольку он активизирует процессы фосфорилирования.

Очень велико значение *фосфора* для фотосинтеза. На всех этапах фотосинтеза принимают участие фосфорилированные соединения. Энергия света аккумулируется в фосфорных связях.

В последнее время много внимания уделяется выяснению роли *марганца*. При изучении фотосинтеза штамма хлореллы, который может расти как в темноте за счет готового органического вещества, так и на свету, было показано, что марганец необходим только в последнем случае. Для тех микроорганизмов, которые осуществляют процесс фоторедукции, марганец не нужен. Вместе с тем отсутствие

марганца резко угнетает реакцию Хилла и процесс нециклического фотофосфорилирования. Все это доказывает, что роль марганца определяется его участием в реакциях фотоокисления воды.

Многие соединения, функционирующие как переносчики, содержат *железо* (цитохромы, ферредоксин) или *медь* (пластоцианин). Естественно, что при недостатке этих элементов интенсивность фотосинтеза понижается.

2. ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЦЕСС ФОТОСИНТЕЗА

Влияние содержания хлорофилла. Интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением содержания хлорофилла. Однако прямой пропорциональности между этими двумя показателями нет. В 1918 г. Вильштеттер и Штоль ввели понятие ассимиляционного числа. Ассимиляционное число — это количество CO_2 в миллиграммах, усвоенное на единицу содержания хлорофилла в единицу времени. По данным В. Н. Любименко, с увеличением содержания хлорофилла ассимиляционные числа падают. Так, например, при увеличении содержания хлорофилла с 0,7 до 15,6 мг на 1 г сырой массы, т. е. более чем в 20 раз, интенсивность фотосинтеза увеличивается всего в два раза. Соответственно ассимиляционное число падает в 10 раз. Интересно заметить, что величина ассимиляционных чисел зависит от интенсивности освещения. При низкой освещенности, когда лимитирующей является скорость световых реакций, увеличение содержания хлорофилла не сопровождается падением ассимиляционного числа. При высокой освещенности повышенное содержание хлорофилла приводит к заметному уменьшению ассимиляционного числа. Из этого следует, что содержание хлорофилла и интенсивность света можно рассматривать как единый фактор, определяющий поглощение света. При высокой интенсивности света даже сравнительно небольшое количество хлорофилла может поглощать его достаточно, для того чтобы было достигнуто световое насыщение.

Влияние оттока ассимилятов. А. Л. Курсанов экспериментально доказал, что депрессия фотосинтеза часто связана с нарушением процесса оттока ассимилятов. Так, при нарушении процесса оттока ассимилятов к плоду путем кольцевания фотосинтез листа резко тормозится. Известно, что зеленые створки плодов гороха обладают способностью к фотосинтезу. Оказалось, что можно заметно усилить их фотосинтез, если ослабить приток к ним ассимилятов из листьев. В этой связи важное значение имеет то обстоятельство, что усиленное использование ассимилятов на ростовые процессы, как правило, повышает интенсивность фотосинтеза.

Влияние скорости оттока ассимилятов на процесс фотосинтеза связано, по-видимому, с несколькими причинами. Прежде всего, согласно закону действующих масс, накопление продуктов реакции всегда тормозит ее течение. Однако это проявляется только в том случае, когда продукты реакции находятся в растворенном состоянии. Следовательно, это справедливо для растений, накапливающих в ка-

честве продуктов фотосинтеза сахара (лук). Вместе с тем многие растения в процессе фотосинтеза накапливают крахмал. В этом случае крахмальные зерна могут настолько переполнять клетки, что создаются механические препятствия для их новообразования. А. Л. Курсанов высказывает предположение, что продукты фотосинтеза (конечные или промежуточные) блокируют один или несколько ферментов фотосинтетического цикла. Возможно, они вызывают конформационные изменения ферментов, из-за чего активность последних падает.

Влияние возраста листа. По мере роста листьев интенсивность фотосинтеза повышается. Наибольшая интенсивность характерна для вполне сформировавшихся листьев. По мере дальнейшего увеличения возраста листьев (процесс старения) интенсивность фотосинтеза падает. На интенсивность фотосинтеза оказывает влияние возраст всего растения. У большинства однолетних растений интенсивность фотосинтеза возрастает в процессе онтогенеза и достигает максимума в фазу бутонизации, цветения. После цветения интенсивность фотосинтеза в листьях снижается.

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

3. ДНЕВНОЙ ХОД ФОТОСИНТЕЗА

В естественных условиях происходит сложное взаимодействие всех внешних и внутренних факторов. В силу этого суточный ход фотосинтеза неустойчив и подвержен значительным изменениям. При умеренной дневной температуре и достаточной влажности дневной ход фотосинтеза примерно соответствует изменению интенсивности солнечной инсоляции. Фотосинтез, начинаясь утром с восходом солнца, достигает максимума в полуденные часы, постепенно снижается к вечеру и прекращается с заходом солнца. При повышенной температуре и уменьшении влажности максимум фотосинтеза сдвигается на ранние часы. При еще большей напряженности метеорологических факторов кривая дневного хода фотосинтеза принимает двуворшинный характер. В этом случае в полуденные часы фотосинтез резко снижается. В засушливых районах (Средняя Азия) в полуденные часы возможно даже превышение интенсивности дыхания над интенсивностью фотосинтеза. Надо учесть при этом, что снижение содержания воды в листьях и высокая температура задерживают отток ассимилятов, что, в свою очередь, вызывает депрессию фотосинтеза. В этих условиях выделение CO_2 превышает его использование в процессе фотосинтеза. В полярных условиях, несмотря на круглосуточное освещение, процесс фотосинтеза все же сохраняет определенный ритм, понижаясь в ночные часы суток.

4. ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

Фотосинтез является основным процессом, при котором образуется сухое вещество растений. Однако зависимость между фотосинтезом и урожаем далеко не простая. Л. А. Ивановым было предложено следующее уравнение, характеризующее отношение между накоплением сухой массы растением (биологическим урожаем) и интенсивностью фотосинтеза. $M = aST - bS_1T_1$, где M — сухая масса растения; a — интенсивность фотосинтеза; S — фотосинтезирующая поверхность; T — время фотосинтеза. Произведение aST — продуктивность фотосинтеза; b — интенсивность дыхания; S_1 — поверхность клеток, осуществляющих дыхание, и T_1 — время дыхания. Надо учитывать при этом, что фотосинтез осуществляется лишь в зеленых клетках, тогда как процесс дыхания идет во всех клетках без исключения. Время, в течение которого осуществляется фотосинтез, также меньше времени дыхания. В связи с этим, для того чтобы происходило накопление сухого вещества, интенсивность фотосинтеза должна примерно в 10 раз превышать интенсивность дыхания. Более подробно вопрос о связи между фотосинтезом и урожаем растений получил освещение в работах А. А. Ничипоровича. Согласно Ничипоровичу, биологический урожай ($У_{\text{биол}}$) равен сумме приростов сухой массы за каждые сутки вегетационного периода: $У_{\text{биол}} = C_1 + C_2 \dots C_n$, где C — прирост сухой массы (в кг/га) за сутки, а n — число суток:

$$C = \frac{\Phi_{\text{CO}_2} \times \text{Кэф} \times \text{Л}}{1000} \text{ г/м}^2 \text{ в сутки,}$$

Φ_{CO_2} — это интенсивность фотосинтеза в граммах на 1 м^2 листовой поверхности за сутки; Кэф — коэффициент, позволяющий перейти от количества усвоенного CO_2 к величине накопленного сухого вещества.

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

Следовательно, общее накопление сухой массы растений зависит от интенсивности фотосинтеза, коэффициента эффективности (куда входит трата на процесс дыхания), размера листовой поверхности и суммы дней вегетационного периода. Необходимо учесть, что в агрономической практике важен не столько биологический, сколько хозяйственный урожай. Хозяйственный урожай ($У_{\text{хоз}}$) — это доля полезного продукта, ради которого возделывают данное растение (зерно, корнеплоды, волокно и т. д.). $У_{\text{хоз}} = У_{\text{биол}} \times \text{К}_{\text{хоз}}$. $\text{К}_{\text{хоз}}$ может колебаться в зависимости от растений примерно от 50% (сахарная

свекла) до 1% (волокно хлопчатника). Для одного и того же растения $K_{\text{хоз}}$ также может значительно изменяться. Приведенные выкладки позволяют проанализировать зависимость урожайности растений от разных показателей. В большей степени биологический, а следовательно, и хозяйственный урожай зависит от площади листьев. Для получения максимального прироста сухой массы растений необходимо добиваться быстрого развития листовой поверхности в начале вегетационного периода, но чрезмерное развитие листьев нежелательно. В этом случае листья затеяют друг друга и их работоспособность уменьшается. Могут быть даже случаи, когда листья из снабжающих органов становятся потребляющими. Вместе с тем лист — это не только орган фотосинтеза, но и орган транспирации. Следовательно, чем больше площадь листьев, тем больше растение теряет воды в процессе испарения.

По данным А. А. Ничипоровича, лучшие результаты достигаются в том случае, когда общая площадь листьев растений равна примерно 30 тыс. м²/га. В этом случае солнечная энергия поглощается наиболее полно, одновременно в посеве сохраняются благоприятные условия освещения. Для получения наибольшего хозяйственного урожая важно, чтобы в конце вегетационного периода питательные вещества были как можно полнее использованы. В этой связи все приемы, которые усиливают отток ассимилятов и даже отмирание листьев в конце вегетационного периода, могут быть полезными. Как видно из приведенных уравнений, биологический урожай зависит не только от площади листьев, но и от интенсивности фотосинтеза. В этом отношении также имеются широкие возможности. Теоретические расчеты показывают, что Φ_{CO_2} может быть повышено до 100 мг СО₂ на 1 дм²/ч. Наконец, для получения наибольшего хозяйственного урожая важное значение имеет повышение $K_{\text{хоз}}$, иначе говоря, увеличение доли полезного продукта в урожае. Это может быть достигнуто прежде всего путем изменения направления оттока ассимилятов из листьев и связанного с этим различной скорости роста отдельных органов. В этом отношении важную роль должно сыграть умелое применение регуляторов роста — фитогормонов.

Список рекомендуемой литературы

- Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. М., Высшая школа, 1977.
Годнев Т. П. Хлорофилл, его строение и функции. Минск, 1963.
Насыров Ю. С. Фотосинтез и генетика хлоропластов. М., Наука, 1975.
Хит О. Фотосинтез М., Мир. 1977.

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

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

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

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

Состав золы разнообразен. Анализы показывают, что почти нет элементов, даже из числа самых редких, которые не были бы найдены в золе того или иного растения. Многие элементы, рассеянные в земной коре, накапливаются в растении в значительном количестве. Это позволило В. И. Вернадскому указать на значительную роль

Средний элементарный состав растений и животных

Декады	Весовые проценты	Названия элементов	Декады	Весовые проценты	Названия элементов
I	10^1	O, H	V	10^{-3}	Mn, B, Sr
II	10^0	C	VI	10^{-4}	Cu, Ti, Zn, Ba, B
III	10^{-1}	P, Si, K, Ca, N	VII	10^{-5}	Fe, Rb, Sn, Ni
IV	10^{-2}	S, Mg, Fe, Na, Cl, Al	VIII	10^{-6}	As, Mo, Co, I
			XIV	10^{-12}	Ge, Pb, Hg, Ag, Au, Ra

живых организмов в общем круговороте веществ, в частности в круговороте редких элементов.

В таблице 8 среднее содержание отдельных элементов в теле растений и животных представлено в процентах от живой массы. Элементы расположены по декадам, т. е. по убывающим рядам, которые отличаются друг от друга по содержанию в живом веществе в 10 раз. Для простоты цифры округлены. Элементы первых четырех декад В. И. Вернадский назвал макроэлементами, их содержание в организме не падает ниже 0,01%. Элементы V и VII декад, содержащиеся в организмах от 0,01 до 0,00001%, получили название микроэлементов. Наконец, элементы, содержание которых меньше стотысячной доли процента, — ультрамикроэлементы.

1. ЭЛЕМЕНТЫ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Питательными веществами считаются вещества, которые необходимы для жизни организмов. Организм не может завершить свой жизненный цикл в отсутствии данного вещества, оно должно оказывать прямое влияние на организм и быть незаменимым.

Для того чтобы установить, является ли данное вещество питательным, необходимо выращивать растения на какой-либо нейтральной среде. В 1860 г. Сакс и Кноп, выращивая растения в сосудах на водном растворе минеральных солей, установили, что для жизнедеятельности растения, кроме C, O, H, необходимы следующие 7 элементов: N, P, S (неметаллы), K, Ca, Mg, Fe (металлы). Если полностью исключить какой-либо из этих элементов, то при выращивании в водных культурах нормальных растений получить не удастся. На основании исследований Кноп предложил питательную смесь для выращивания растений в водных культурах. После этого разные авторы неоднократно видоизменяли питательные смеси, но все они должны удовлетворять следующим требованиям: 1. Содержать все основные питательные элементы в доступной для растений форме. 2. Иметь близкий к нейтральному pH, который не должен сильно сдвигаться при выращивании растений. 3. Общая концентрация солей не должна превышать определенный уровень.

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

Вегетационный метод исследования широко используется в физиологических и агрохимических экспериментах. Сосуды обычно ставят на специальные вагонетки, которые помещают в вегетационный домик, имеющий застекленную и незастекленную часть. Вегетационный домик служит для растений укрытием и защищает от дождя, ветра и небольших заморозков. В последнее время широкое распространение получили лаборатории искусственного климата, где растения выращивают в контролируемых условиях влажности, температуры и освещенности.

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

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

В растительном организме все процессы тесно взаимосвязаны. Исключение из питательной среды какого-либо необходимого элемента быстро вызывает изменение во многих, если не во всех, процессах метаболизма. В связи с этим выделить первичный эффект бывает чрезвычайно трудно. Сказанное относится в первую очередь к тем питательным элементам, которые не входят в состав определенных органических веществ, а играют скорее регуляторную или какую-то иную роль.

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

входя в состав или активируя отдельные ферменты. Во многих случаях один и тот же элемент может играть разную роль. Некоторые элементы выполняют все три функции.

Макроэлементы

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

Фосфор. Содержание фосфора в растениях составляет около 0,2% на сухую массу. Фосфор поступает в корневую систему растений в виде окисленных соединений, главным образом остатка ортофосфорной кислоты (H_3PO_4). При всех превращениях в растительном организме фосфор сохраняет степень окисленности. Собственно все превращения сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты (фосфорилирование и трансфосфорилирование). *Фосфорилирование* — это присоединение остатка фосфорной кислоты к какому-либо органическому соединению с образованием эфирной связи, например взаимодействие фосфорной кислоты с карбоксильной, карбоксильной или спиртовой группировками. *Трансфосфорилирование* — это процесс, при котором остаток фосфорной кислоты, включенный в состав одного органического вещества, переносится на другое органическое вещество. Ряд важнейших в биологическом отношении фосфорных соединений содержат несколько остатков фосфорной кислоты (полифосфаты). Фосфор входит в состав ряда органических соединений, таких, как нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК), нуклеотиды, фосфолипиды, витамины и многие другие, играющие центральную роль в обмене веществ. Многие фосфорсодержащие витамины и их производные являются коферментами и принимают непосредственное участие в каталитическом акте, ускоряющем течение важнейших процессов обмена. Для фосфора характерна способность к образованию связей с низким и высоким энергетическим потенциалом (макроэргические связи). Такие связи нестабильны, это облегчает их обмен и позволяет использовать энергию на самые различные биохимические и физиологические процессы.

Фосфорная кислота, поступая в живые клетки корня, быстро включается в состав нуклеотидов, образуя АМФ и АДФ. Далее в процессе субстратного и окислительного фосфорилирования (анаэробная и аэробная фазы дыхания) образуется АТФ. По данным А. Л. Курсанова, уже через 30 с поступивший меченый фосфор (^{32}P) обнаруживается в АТФ. Образовавшаяся АТФ используется на активацию сахаров, аминокислот, синтеза нуклеиновых кислот и на другие процессы. Недостаток фосфора влияет практически на все процессы жизнедеятельности растений. Фотосинтез, дыхание, рост требуют для нормального протекания достаточного снабжения фосфором.

Сера содержится в растениях в среднем в количестве 0,17%. Однако в растениях семейства крестоцветных ее содержание гораздо выше. Поступает сера в растения в виде сульфатона « SO_4 ». Сера входит в состав органических соединений, играющих важную роль в

обмене веществ организма. Так, сера входит в состав трех аминокислот — цистина, цистеина и метионина. Почти все белки содержат серосодержащие аминокислоты, поэтому становится ясной роль серы в белковом обмене организма. Сера входит также в состав многих витаминов и коферментов, таких, как биотин, тиамин, коэнзим А, глутатион и др. В связи с этим сера принимает участие в многочисленных реакциях обмена (аэробная фаза дыхания, синтез жиров и др.). Сульфгидрильные группировки (SH) и дисульфидные связи (S—S) играют большую роль, обеспечивая взаимодействие между ферментами и их простетическими группами, а также участвуя в создании определенной конфигурации белковых молекул. Так, SH-группы связывают белок с такими коферментами, как НАД или ФАД. Часто за счет дисульфидных связей сохраняется трехмерная структура белка, а следовательно, его активность.

Сера, поступающая в растение в виде иона SO_4 , быстро переходит в органическую форму при участии АТФ и магния:



Такой *активированный сульфат* подвергается дальнейшему восстановлению при участии ферредоксина. В восстановленной форме сера включается в аминокислоты.

Восстановленная сера в растении может подвергаться снова окислению. Окисленная форма неактивна. Показано, что в молодых органах сера находится главным образом в восстановленной форме, а в старых — в окисленной.

К *макроэлементам-металлам* относятся К, Са, Mg, Fe. Участие в каталитических реакциях характерно главным образом для металлов. Металлы могут осуществлять влияние на процессы обмена различным путем: 1) непосредственно входя в активный центр фермента (в простетическую группу или в апофермент). Таковы ферменты, содержащие железо, медь и некоторые другие элементы. Функция металла заключается чаще всего в переходе из окисленной в восстановленную форму, что сопровождается переносом электрона; 2) активируя тот или иной фермент путем изменения заряда белка-фермента или его конфигурации; 3) являясь связующим мостиком между ферментом и субстратом и тем самым облегчая их взаимодействие; 4) изменяя константу равновесия ферментативных реакций; 5) изменяя равновесие между активной и неактивной формами фермента; 6) связывая ингибиторы тех или иных ферментативных реакций.

Кальций входит в состав растений в количестве 0,2%, поступает в виде иона Ca^{2+} . Роль кальция разнообразна. Кальций, соединяясь с пектиновыми веществами, дает пектаты кальция, которые являются важнейшей составной частью клеточных оболочек растений. Срединные пластинки, склеивающие клеточные оболочки соседних

клеток, состоят по преимуществу из пектатов кальция. При недостатке кальция клеточные оболочки ослизняются, что особенно ярко проявляется на клетках корня. Кальций плохо передвигается по растению, поэтому для предупреждения ослизнения необходимо, чтобы ионы Ca^{2+} непосредственно соприкасались с клетками корня. Сказанное было продемонстрировано в опытах, поставленных по методу изолированных водных культур. В этих опытах одну прядь корней помещали в питательный раствор, содержащий все необходимые питательные вещества; другую прядь корня того же растения — в раствор с исключением кальция. Очень скоро клетки корня, которые находились в растворе без кальция, начали ослизняться и загнивать.

Кальций повышает вязкость цитоплазмы, что видно на опытах с формами плазмолиза. В солях кальция плазмолиз имеет вогнутую форму, так как более вязкая цитоплазма с трудом отстает от клеточных оболочек. Кальциевая соль лецитина входит в состав мембран, поэтому присутствие кальция важно для нормального их функционирования. Кальций принимает участие в поддержании структуры хромосом, являясь связующим звеном между ДНК и белком. При недостатке кальция наблюдаются повреждение хромосом и нарушение митотического цикла. Кальций необходим также для поддержания структуры митохондрий и рибосом. Кальций является активатором таких ферментов, как фосфоорилаза, аденозинтрифосфатаза и некоторые другие. Кальций реагирует с различными органическими кислотами, давая соли, и тем самым является в определенной мере регулятором рН клеточного сока.

Магний. Содержание магния в растениях составляет 0,17%. Магний поступает в растение в виде иона Mg^{2+} . Магний входит в состав основного пигмента зеленых листьев — хлорофилла. Магний поддерживает структуру рибосом, связывая РНК и белок. Большая и малая субъединицы рибосом ассоциируют вместе лишь в присутствии магния. Отсюда синтез белка не идет при недостатке магния, а тем более в его отсутствии. Магний является активатором многих ферментов. Важной особенностью магния является то, что он связывает фермент с субстратом по типу хелатной связи. (Клешневидная связь между органическим веществом и катионом.) Так, например, присоединяясь к пирофосфатной группе, магний связывает АТФ с соответствующими ферментами. В связи с этим все реакции, включающие перенос фосфатной группы (большинство реакций синтеза, а также многие реакции энергетического обмена), требуют присутствия магния. Магний активирует такие ферменты, как ДНК- и РНК-полимеразы, аденозинтрифосфатазу, глутаматсинтетазу, а также ферменты, катализирующие перенос карбоксильной группы, — реакция карбоксилирования и декарбоксилирования.

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

Калий. Содержание калия в растении 0,9%. Он поступает в растение в виде иона K^+ . Физиологическую роль калия нельзя считать

полностью выясненной. Калий не входит ни в одно органическое соединение. Большая часть его (70%) в клетке находится в свободной ионной форме и легко извлекается холодной водой, остальные 30% в адсорбированном состоянии. В противоположность кальцию калий снижает вязкость протоплазмы, повышает ее осадочность. Эта особенность действия калия хорошо проявляется в том, что в его солях плазмолиз имеет выпуклую форму, протоплазма легко отстает от клеточной оболочки. Следовательно, калий является антагонистом кальция.

Калий активирует работу многих ферментных систем, например фермент, катализирующий фосфорилирование сахаров, — гексокиназу, ферменты, катализирующие перенос фосфорной кислоты с пирувата на АДФ (пируваткиназа), а также ферменты, участвующие в образовании АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. В связи с этим, по данным Э. И. Выскребенцевой, при недостатке калия резко падает содержание макроэргических фосфатов. Калий активирует и ряд ферментов цикла Кребса. Многие ферменты, участвующие в синтезе белка, требуют для своего действия присутствия калия.

Несмотря на необходимость калия для проявления активности ряда ферментов, механизм этой активации до настоящего времени не представляется ясным.

Недостаток калия замедляет транспорт сахарозы по флоэме. Влияние калия на передвижение органических веществ по гипотезе Спаннера проявляется благодаря образованию градиента электрического потенциала на ситовидных пластинках, который возникает при циркуляции калия между ситовидной трубкой и сопровождающими клетками.

В последнее время появились данные, что открытие устьиц на свету связано с накоплением в замыкающих клетках ионов калия.

Железо входит в состав растения в количестве 0,08%. Необходимость железа была показана в тот же период, что и остальных макроэлементов. Поэтому, несмотря на ничтожное содержание, его роль рассматривается вместе с макроэлементами. Железо поступает в растение в виде Fe^{3+} . Роль железа в большинстве случаев связана с его способностью переходить из окисленной формы (Fe^{3+}) в восстановленную (Fe^{2+}) и обратно. Железо входит в состав каталитических центров многих окислительно-восстановительных ферментов. В виде геминговой группировки оно входит в состав таких ферментов, как цитохромы, цитохромоксидаза, каталаза и пероксидаза. Цитохромная система является необходимым компонентом дыхательной и фотосинтетической электронно-транспортной цепи. В силу этого при недостатке железа тормозятся оба эти важнейшие процессы. Кроме того, целый ряд ферментов содержит железо в негеминговой форме. К таким ферментам относятся некоторые флавопротеиды и железосодержащий белок ферредоксин.

Железо необходимо для образования хлорофилла. При этом железо катализирует образование предшественников хлорофилла аминоклевулиновой кислоты и протопорфиринов. Предполагают, что желе-

зо играет роль в образовании белков хлоропластов. При недостатке железа нет условий для образования таких важнейших компонентов хлоропластов, как цитохромы, ферредоксин и некоторые другие. Возможно, это косвенно влияет на образование хлорофилла.

Микроэлементы

Практическая значимость исследований по микроэлементам связана с тем, что есть почвенные провинции, где остро недостает того или иного из них. Кроме того, часто в почве микроэлементы находятся в неусвояемом для растительного организма состоянии, поэтому внесение микроудобрений (удобрений, содержащих микроэлементы) в почву очень полезно. Надо учитывать при этом, что высокие дозы микроэлементов могут оказать ядовитое влияние.

В изучении микроэлементов различают два направления: 1. Изучение влияния на интенсивность физиологических процессов при их исключении из питательной среды. 2. Изучение специфической роли отдельных микроэлементов, главным образом участия их в определенных ферментных реакциях. Второй биохимический подход оказался более результативным.

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

Важным моментом в действии всех микроэлементов является их способность давать комплексные соединения с различными органическими соединениями, в том числе и с белками. Разные микроэлементы могут давать комплексные соединения с одними и теми же органическими веществами, благодаря чему они могут выступать как антагонисты. Отсюда понятно, что для нормального роста растений необходимо определенное соотношение микроэлементов (железа к марганцу, меди к бору и т. д.).

Марганец поступает в растение в виде ионов Mn^{3+} . Марганец активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназы яблочной кислоты, лимонной кислоты, декарбоксилазу щавелевоуксусной кислоты и др.). В связи с этим понятно большое значение марганца для процесса дыхания, особенно его аэробной фазы. Правда, имеются данные, что в некоторых из этих реакций марганец может быть заменен кобальтом.

Велико значение марганца для нормального протекания обмена азотистых соединений. Марганец принимает участие в процессе восстановления нитратов до аммиака. Этот процесс проходит через этапы, катализируемые рядом ферментов, из которых два (гидроксиламинредуктаза и нитритредуктаза) зависимы от марганца, в связи с чем растения, испытывающие недостаток марганца, не могут использовать нитраты в качестве источника азотного питания.

Марганец активирует ферменты, участвующие в окислении важнейшего фитогормона — ауксина (индолилуксусная кислота).

Марганец необходим для нормального протекания фотосинтеза, он участвует в этом процессе на этапе разложения воды и выделения кислорода (фоторазложение воды). Этот элемент играет специфическую роль в поддержании структуры хлоропластов. В отсутствие марганца хлорофилл быстро разрушается на свету.

Медь поступает в растение в виде иона Cu^{2+} . Она входит непосредственно в состав ряда ферментных систем, относящихся к группе оксидаз, таких, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, цитохромоксидаза. В этих ферментах медь соединена с белком, по-видимому, через SH-группы. Кроме того, медь активирует ряд ферментов, в частности нитратредуктазу, а также протеазы. Отсюда вытекает роль меди в азотном обмене. Большая часть меди (75% от всего содержания меди в листьях) концентрируется в хлоропластах. В хлоропластах сосредоточен и медьсодержащий белок синего цвета — пластоцианин. Содержание меди в пластоцианине составляет 0,57%. Пластоцианин занимает определенное место в цепи переноса электронов между первой и второй фотосистемами. В связи с этим понятно значение меди для процесса фотосинтеза.

Цинк поступает в растение в виде ионов Zn^{2+} . Он входит в состав ферментов — фосфатазы, карбоангидразы и др. Карбоангидраза катализирует разложение гидрата окиси углерода на воду и углекислый газ. Эта реакция важна для процесса фотосинтеза. Углекислый газ, поступающий в клетку, растворяется в воде, образуя H_2CO_3 . Фермент карбоангидраза, катализируя высвобождение CO_2 из гидрата окиси углерода, способствует его использованию в процессе фотосинтеза. Кроме того, цинк активирует такие ферменты, как еполаза, альдолаза, гексокиназа, триозофосфатдегидрогеназа, алкогольглутаматлактатдегидрогеназы. В этой связи понятно значение цинка для процесса дыхания.

Цинк играет важную роль при образовании фитогормона ауксина. Это связано с тем, что цинк, повышая активность триптофансинтетазы, влияет на синтез аминокислоты триптофана — предшественника ауксина. Внесение цинка повышает содержание ауксинов и заметно сказывается на темпах роста растений.

Молибден поступает в растение в виде аниона MoO_4^{2-} . При недостатке молибдена происходят заметные изменения в азотном обмене растений — наблюдается уменьшение синтеза белка при одновременном падении содержания аминокислот и амидов. Нарушения в азотном обмене проявляются особенно на фоне питания растений нитратами. Это связано с тем, что молибден входит в активный центр фермента, восстанавливающего нитраты до нитритов, — нитратредуктазу. Нитратредуктаза — это флавопротеид, простетической группой которого является флавинадениндинуклеотид (ФАД). При восстановлении нитратов молибден действует как переносчик электронов от флавинадениндинуклеотида к нитрату, при этом NO_3^- переходит в NO_2^- , а Mo^{+5} переходит в Mo^{+6} . Образование нитратредуктазы является одним из немногих примеров адаптивного синтеза ферментов в растительном организме. Этот фермент образуется, когда в среде имеются нитраты и молибден. Активность нитратредуктазы возрас-

тает в 10 и более раз при питании растений нитратами по сравнению с аммиаком. Причем появление фермента происходит уже через 1—3 ч после внесения в среду нитратов.

Молибден активизирует ферментные системы, участвующие в фиксации азота атмосферы различными микроорганизмами. По-видимому, он обладает и другими функциями, так как необходим растению и в условиях достаточного уровня аммиачного питания. При недостатке молибдена содержание аскорбиновой кислоты резко падает. При отсутствии молибдена наблюдаются нарушения в фосфорном обмене растений.

Бор поступает в растение в виде аниона борной кислоты. Роль бора выяснена далеко не достаточно. Это связано с тем, что бор, в отличие от большинства других микроэлементов, не входит в состав ни одного фермента.

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

Комплексы сахаров с бором — сахаробораты, по-видимому, легче проникают через мембраны и быстрее передвигаются по растению. При недостатке бора сахара накапливаются в листьях и их отток резко тормозится. Известно также, что при борном голодании происходит характерное отмирание точки роста у стебля и корня. Причина этого явления, по-видимому, в недостатке углеводов из-за торможения их передвижения. Определенные, проведенные с папесением меченой сахарозы на листья, показали, что при небольшом добавлении борной кислоты отток сахарозы идет значительно быстрее. Сходные результаты были получены в опытах, в которых лист экспонировался в атмосфере, содержащей меченую углекислоту. Образовавшиеся при этом меченые продукты фотосинтеза оттекали значительно быстрее у растений, получивших бор. Показано (М. Я. Школьник), что при недостатке бора нарушается синтез нуклеиновых кислот. В борнедостаточных растениях заторможен процесс аминирования органических кислот. Бор может выступать как ингибитор активности ряда ферментов, в первую очередь катализирующих образование токсичных фенольных соединений. При недостатке бора наблюдается накопление кофейной и хлорогеновой кислоты, которые считаются ингибиторами роста растений. Первыми признаками *борной недостаточности* является загнивание и отмирание точек роста стебля

и корня; цветки не образуются, листья становятся тонкими и темнеют, нарушается развитие сосудистой системы, клетки плохо дифференцируются. При недостатке бора у сахарной свеклы происходит загнивание центральной части корнеплода (гниль сердечка).

Недостаток бора меньше сказывается на семействе злаковых.

Другие микроэлементы. Имеются еще и такие элементы, которые усиливают рост определенных групп растений. Так, в последнее время установлено, что для зеленых фотосинтезирующих растений важное значение имеет *хлор*.

Благоприятное влияние оказывает *кобальт* на рост ряда растений. Установлена необходимость кобальта для сине-зеленых водорослей. Кобальт входит в состав витамина В₁₂ и некоторых связанных с ним соединений. Витамин В₁₂, в состав которого входит кобальт, не поступает извне, а синтезируется в растениях даже в стерильных условиях. Это говорит в пользу необходимости кобальта. Кобальт наряду с *молибденом* необходим при фиксации азота атмосферы симбиотическими микроорганизмами. Трудность решения вопроса о необходимости кобальта для всех растений заключается в том, что потребность в нем чрезвычайно мала.

Для роста некоторых растений засоленных почв (галофитов) оказывается полезным *натрий*. Благоприятное влияние оказывает натрий на рост сахарной свеклы и сине-зеленых водорослей.

Для роста диатомовых водорослей необходим *кремний*. Кремний улучшает рост некоторых злаков, таких, как рис и кукуруза. Кремний повышает устойчивость растений против полегания, так как входит в состав клеточных стенок.

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

Не все растения одинаково нуждаются и в тех элементах, которые относятся к необходимым. Так, уже упоминалось, что бор значительно меньше нужен злакам. Бор и кальций абсолютно необходимы для всех высших растений, что касается низших, то во многих случаях они могут расти и в отсутствии этих элементов. Для некоторых бактерий и грибов кальций может быть заменен стронцием или барием. Бобовые больше нуждаются в молибдене по сравнению с другими семействами. Калий в некоторых случаях и в небольших количествах может быть заменен *рубидием* или *цезием*. *Бериллий* может заменить магний для некоторых грибов и частично для томов.

Не все элементы, необходимые для жизни растений, являются таковыми для животных. Так, по-видимому, для животных не нужен бор. Они больше нуждаются в натрии, чем в калии. Установлено, что для животных необходимы йод и кобальт. Такие различия в реакции на элементы питания различных организмов для физиолога очень важны, так как дают возможность выяснить, какую роль играет данный элемент. Так, если бор не нужен животным, то, следовательно, его функция должна быть связана со специфическими особенностями растительного организма.

3. АНТАГОНИЗМ ИОНОВ

Для нормальной жизнедеятельности как растительных, так и животных организмов в окружающей их среде должно быть определенное соотношение различных катионов. Чистые растворы солей одного какого-либо катиона оказывают на организм, в том числе и на растительный, губительное влияние, т. е. являются ядовитыми. Причем это влияние проявляется еще до того, как начинают обнаруживаться симптомы голодания растений относительно недостающих элементов питания. Так, при культивировании зародышей рыб в растворе хлористого натрия развиваются уродливые одноглазые особи. У морских ежей, помещенных в растворы хлористого натрия, наблюдается партеногенез. Все это происходит несмотря на то, что NaCl взят в той же концентрации, как и в морской воде. Сходные результаты получены на корнях растений. Так, при помещении проростков пшеницы на чистые растворы KCl или CaCl₂ на корнях появлялись вздутия, а затем корни отмирали. Интересно, что в смешанных солевых растворах, содержащих два разных катиона, ядовитое действие не наблюдается. Смягчающее влияние, оказываемое одним катионом на действие другого катиона, называют *антагонизмом ионов*. Антагонизм ионов проявляется как между разными ионами одной валентности (например, Na⁺ и K⁺), так и между ионами разной валентности (K⁺ и Ca²⁺). При этом в последнем случае, антагонистическое влияние сказывается более резко. Так, для того чтобы устранить ядовитое влияние чистой соли KCl, надо прибавить NaCl 30%, а CaCl₂ всего 5%.

Растворы, которые характеризуются определенным соотношением катионов, благоприятным для роста и развития организмов, называют *уравновешенными*. К естественным *уравновешенным растворам* относятся, например, морская вода, плазма крови. По-видимому, в основе антагонизма ионов лежит воздействие на коллоидно-химические свойства цитоплазмы, в частности на гидратацию белков, входящих в ее состав. Известно, что двухвалентные катионы (Ca²⁺, Mg²⁺) дегидратируют коллоиды сильнее, чем одновалентные (Na⁺, K⁺). Неодинаково влияние на гидратацию коллоидов и катионов сходной валентности. Так, натрий оказывает более сильное дегидратирующее влияние по сравнению с калием. Сходное влияние в действии отдельных катионов проявляется и на неживых отрицательно заряженных коллоидах. Коагуляция коллоидного раствора под влиянием чистой соли происходит при меньшей ее концентрации по сравнению с концентрацией смешанных растворов, содержащих две соли. Вопрос этот заслуживает дальнейшего изучения, тем более что неблагоприятное влияние повышенной концентрации одного катиона может проявляться и в естественных условиях (в почве). Таким образом, для нормального роста растений необходимо определенное сочетание солей одно- и двухвалентных катионов.

ПОСТУПЛЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЛЕЙ ЧЕРЕЗ КОРНЕВУЮ СИСТЕМУ

Еще Кноп и Сакс показали, что растение хорошо усваивает питательные вещества из минеральных солей. Однако окончательно вопрос о возможности усвоения тех или иных соединений, в которые входят элементы питания, не мог быть разрешен в обычных водных или песчаных культурах, так как в них присутствуют микроорганизмы, которые легко переводят одну форму соединений в другую. В присутствии микроорганизмов не может быть уверенности, что высшее растение поглощает соединения именно в той форме, в которой они первоначально введены в питательную смесь. Решение вопроса о доступных формах питательных веществ было осуществлено в опытах, проведенных в стерильных условиях. Впервые И. С. Шуловым в лаборатории Д. Н. Прянишникова был разработан метод, при котором в стерильных условиях находилась только корневая система. В таких условиях надземные органы растения развивались нормально. Было показано, что в отсутствие микроорганизмов корневые системы растений прекрасно усваивают вещества, внесенные в питательную среду, в минеральной форме в виде растворимых солей. Некоторые органические растворимые соединения, в частности соединения азота (аминокислоты), могут быть также усвоены растительным организмом. Более сложные нерастворимые органические соединения в отсутствие микроорганизмов усваиваться растением не могут. Таким образом основными источниками питательных веществ для растений являются минеральные соли.

Катионы и анионы поступают в растения независимо друг от друга с разной скоростью. Скорость поступления того или иного иона определяется быстротой его использования. Эти закономерности были вскрыты путем определения изменения концентрации водородных ионов (рН) в водных культурах. Оказалось, что рН раствора меняется, если в составе соли катион и анион используются растением неравномерно. Так, если в качестве источника азота используется хлористый аммоний (NH_4Cl), то при выращивании растения рН раствора сдвигается в кислую сторону. Это происходит в силу того, что аммоний необходим растению в значительно большем количестве, чем хлор, поступает быстрее, обмениваясь на водород, адсорбированный поверхностью корня. Выделяющийся водород с хлором образуют соляную кислоту. В результате среда подкисляется. Можно привести противоположный пример. Если в качестве источника азота используется нитрат натрия, то анион (NO_3^-) будет использоваться растением быстрее, а следовательно и поступать быстрее. В окружающем растворе будет накапливаться NaHCO_3 . Эта соль, подвергаясь гидролизу, образует NaOH (сильная щелочь) и H_2CO_3 (слабая кислота), будет сдвигать рН раствора в щелочную сторону. Эти опыты привели к тому, что стали различать физиологически кислые (например, NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) и физиологически щелочные соли (например, NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$).

1. КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ СОЛЕЙ

На заре эволюции способность к поглощению воды и питательных веществ была присуща всем клеткам растительного организма. По-видимому, разделение функций между клетками отдельных органов осуществлялось постепенно. Это подтверждается тем, что клетки листа сохранили в определенной мере способность к поглощению не только воды, но и питательных солей. Сформировавшаяся корневая система — сложный специализированный орган. Основной зоной поглощения питательных веществ, снабжающей и наземные органы растения, является зона растяжения клеток и зона корневых волосков. Подсчеты показывают, что на 1 мм² поверхности корня развивается от 200 до 400 корневых волосков. Таким образом, корневые волоски увеличивают поверхность корня в сотни раз. Они обладают и повышенной способностью к поглощению (Д. Б. Вахмистров). Было установлено, что и клетки меристематической зоны корня обладают способностью к поглощению ионов, однако поглощенные ионы используются в этих же клетках. Это связано как с физиологическими особенностями меристематических клеток, так и с особенностями анатомического строения корня. В меристематической зоне еще нет дифференцированной сосудистой системы. При этом флоэма дифференцируется раньше и лишь несколько выше по длине корня образуется ксилема. Именно по ксилеме происходит передвижение воды с растворенными питательными веществами. Таким образом в корне различают зону, участвующую в поглощении питательных веществ (меристематическая зона), и зону, участвующую как в поглощении, так и в снабжении питательными веществами надземных органов растений (зона корневых волосков). Поверхность корня, участвующую в адсорбции питательных веществ, называют *общей адсорбирующей поверхностью*. Поверхность корня, которая участвует не только в адсорбции, но и в передаче питательных веществ в сосуды ксилемы и дальше в наземные органы, называют *рабочей адсорбирующей поверхностью* (Д. А. Сабинин).

2. ОСОБЕННОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ СОЛЕЙ В КОРНЕВУЮ СИСТЕМУ

Растительный организм обладает способностью к избирательному накоплению питательных элементов. Для выяснения механизма поступления минеральных веществ в растение большое значение имели исследования по влиянию на этот процесс различных условий.

Влияние внешних условий на поступление солей. При *температуре*, близкой к 0°C, поглощение солей идет очень медленно. Затем в пределах до 40°C поглощение усиливается. Увеличение температуры на 10°C может вызвать возрастание поглощения в два и даже три раза.

В *темноте* поглощение солей замедляется и постепенно прекращается, а под влиянием освещения ускоряется. Так, при освещении

поглощение фосфора усиливается уже через 2—5 мин. Быстрота реакции указывает на прямое действие света. Вместе с тем свет может оказывать и косвенное влияние. На свету в процессе фотосинтеза образуются углеводы, которые необходимы для дыхания. Зависимость поглощения от интенсивности дыхания проявляется четко. При длительном выдерживании растений в темноте, после того как запас дыхательных субстратов исчерпан, поглощение солей не только прекращается, но может даже наблюдаться их выделение.

Интенсивность поступления солей остается на одном уровне при уменьшении содержания кислорода до 2—3%. Лишь снижение концентрации кислорода ниже 3% вызывает падение поглощения примерно в два раза. Необходимо учитывать, что и интенсивность дыхания сохраняется на высоком уровне в широком диапазоне концентраций кислорода. Падение интенсивности дыхания наблюдается при той же концентрации кислорода, при которой поглощение солей уменьшается.

Концентрация ионов водорода (рН) сказывается на поглощении различными путями. Еще в опытах Д. А. Сабинина и И. И. Колосова было показано, что при подкислении раствора поступление катионов задерживается. Это происходит, по всей вероятности, в силу конкуренции, которая наблюдается между одинаково заряженными ионами, за возможность вступить в реакцию с переносчиками. Вместе с тем подкисление улучшает доступность ионов фосфорной кислоты. Наоборот, подщелачивание внешнего раствора снижает поступление фосфора благодаря переходу одновалентного иона H_2PO_4^- в двухвалентный HPO_4^{2-} и трехвалентный PO_4^{3-} , которые являются менее доступными для растения. Резкое изменение рН может также оказать влияние из-за повреждения мембран клетки.

Поглощение одного иона зависит от присутствия других ионов. Так, в присутствии легко поглощаемого аниона катионы той же соли поступают быстрее. Ионы с одинаковым зарядом обычно конкурируют между собой. Однако в некоторых случаях наблюдается противоположная закономерность. Так, при наличии в среде иона фосфора (PO_4^{3-}) поглощение нитратов (NO_3^-) ускоряется. Это может явиться косвенным результатом увеличения использования нитратов в присутствии фосфорной кислоты.

Влияние внутренних факторов на поступление солей. Зависимость поступления солей от интенсивности дыхания является установленным фактом. При замене кислорода азотом не только прекращается поступление, но наблюдается выделение питательных ионов из корня. Ингибиторы процесса дыхания (в частности, цианистый калий) резко тормозят поступление солей. Процесс дыхания может оказывать влияние на поступление солей в нескольких направлениях. Так, в процессе дыхания выделяющаяся углекислота в водной среде диссоциирует на ионы H^+ и HCO_3^- . Адсорбируясь на поверхности корня, эти ионы служат обменным фондом для поступающих катионов и анионов. В процессе переноса ионов через мембрану участвуют специфические белки-акцепторы, синтез которых находится в зависимости от интенсивности дыхательного процесса. Наконец, энергия,

выделяемая в процессе дыхания, непосредственно используется для поступления солей. В этой связи особенно важно, что вещества, нарушающие накопление энергии дыхания в макроэргических фосфорных связях (динитрофенол), также тормозят поступление солей.

Поступление воды и солей во многих случаях идет независимо друг от друга. Сопоставление количества испаренной воды в процессе транспирации и количества поступивших солей показывает, что прямой зависимости между этими процессами обычно нет. Так, при выращивании растений в условиях высокой влажности воздуха транспирация резко падает, а поступление солей идет с достаточной интенсивностью. Все же в некоторых случаях увеличение интенсивности транспирации может сказаться положительно на поглощении солей. Опыты показали, что в молодом возрасте (до фазы выхода в трубку) растения пшеницы поглощают фосфора в 14 раз больше, а в фазу колошения поглощение фосфора в 2 раза меньше, чем это следовало бы, исходя из того количества, которое должно было бы содержаться в испаренной воде. Известно также, что усиление транспирации приводит к ускорению передвижения восходящего тока воды с растворенными солями, что способствует быстрейшему освобождению от них клеток корня, а следовательно, косвенно ускоряет поглощение. Надо иметь в виду и трудность разграничения влияния транспирации от влияния фотосинтеза. Открытие устьиц вызывает усиление как того, так и другого процесса. Увеличение интенсивности фотосинтеза приводит к возрастанию содержания углеводов и, как следствие, к увеличению интенсивности дыхания и поступления солей.

Как правило, *ускорение темпов роста* увеличивает использование питательных веществ и тем самым усиливает их поступление. Наряду с этим быстрый рост корневой системы оказывает прямое влияние на поглощение благодаря увеличению поверхности, соприкасающейся с почвой.

Механизм и пути поступления минеральных солей через корневую систему. Механизм поглощения солей растительной клеткой уже подробно был рассмотрен (с. 53). В данном разделе мы остановимся на особенностях поглощения солей, характерных для корневой системы в целом.

Способность растения к избирательному концентрированию веществ, относительная независимость поступления воды и солей, зависимость поступления от дыхания и фотосинтеза, ускорение поступления под влиянием температуры и света показывают, что поступление питательных солей в корневую систему носит частично активный, связанный с метаболизмом характер. Надо только иметь в виду, что часто трудно провести границу между пассивным и активным поступлением и само понятие активного поступления рядом исследователей понимается по-разному.

Для разграничения пассивного и активного поступления солей в корневую систему важное значение имели опыты, в которых было показано, что, если корневые системы растений перенести из слабого раствора в концентрированный, скорость поглощения на короткое

время усиливается, а затем выравнивается. Эта первая фаза поглощения из более концентрированного раствора не зависит от температуры и не тормозится в присутствии ингибиторов. Если растение снова перенести в более слабый раствор, то некоторое количество ионов выделяется во внешнюю среду, так как часть тканей корня открыта для свободной диффузии ионов. Наличие двух типов поступления: пассивного — по градиенту концентрации и активного — против градиента концентрации, связанного с метаболической энергией, было доказано в исследованиях с меченой серой (Э. Эпстайн). Отрезанные корневые системы ячменя погружали в раствор, содержащий сульфат (SO_4^{2-}), меченный по сере (^{35}S). В одной пробе корней было определено количество S, поглощенной в течение одного часа, другую пробу после часового пребывания в растворе помещали в раствор CaSO_4 , не содержащий меченой серы. Сначала ^{35}S быстро обменивалась и выходила в окружающий раствор, затем обмен прекращался. В дальнейшем ^{35}S больше в раствор не выходила. Та часть серы, которая быстро обменивалась, была легко диффундирующая, поступившая пассивным путем. Оставшаяся часть ^{35}S в растении, очевидно, проникла внутрь клетки через мембрану. Проникновение веществ через мембрану (см. с. 58) идет с помощью переносчиков и требует обычно затраты энергии (активное поступление). Эти исследования привели также к установлению понятия *свободного пространства корня*, т. е. той части тканей, в которую вода с растворенными веществами может поступать путем свободной диффузии. Свободное пространство можно определить по количеству ионов, диффундирующих из ткани в воду. Предварительно ткань выдерживают в растворе соли известной концентрации. Однако надо иметь в виду, что часть солей, поступившая путем свободной диффузии, концентрируется (адсорбируется) на клеточных оболочках. Благодаря адсорбции обратная диффузия солей, естественно, уменьшается. Поскольку именно этот показатель служит для определения величины свободного пространства, то она оказывается преуменьшенной. Таким образом, при данной постановке опытов определяется не истинное, а кажущееся свободное пространство. Это тот объем, в котором идет свободная диффузия солей и который поддается определению. Большинство исследователей считает, что объем свободного пространства составляет 5—10% от всего объема корневой системы. Дополнительно к свободному пространству, входящему в объем клетки, в свободное пространство корня входит система межклетников. Таким образом, свободное пространство тканей является внешним по отношению к протопласту клеток и внутренним по отношению к органу в целом или к окружающей среде.

В зоне поглощения каждого корня ионы адсорбируются на поверхности клеточных оболочек ризодермы. Из адсорбированного состояния ионы могут по коре корня передвигаться двумя путями: по апопласту и симпласту. Апопласт — это свободное пространство ткани. Симпласт — это совокупность протопластов всех клеток корня, соединенных плазмодесмами. При поступлении в симпласт ионы должны проникнуть через мембрану и далее передвигаться по плаз-

модесмам к сосудам ксилемы. Механизм поступления солей через мембрану подробно разбирался выше (с. 59). Ток воды с растворенными веществами, движущийся по свободному пространству (апопласту), как бы омывает все клетки коры. На всем этом пути может наблюдаться активное поступление ионов в клетки через соответствующие мембраны и включение их в обмен веществ. Необходимо учесть, что на пути движения по апопласту имеется преграда в виде клеток эндодермы с поясками Каспари. Передвижение через клетки эндодермы возможно, по-видимому, только через цитоплазму. Даже если признать, что в стенках клеток эндодермы остаются промежутки для свободной диффузии, то они настолько малы, что вещества не могут через них проникнуть. В связи с этим перенос ионов через мембраны клеток эндодермы необходим и осуществляется с помощью переносчиков. Все рассмотренные пути передвижения ионов по коре корня представлены на схеме (рис. 45).

Вопрос, что является движущей силой, заставляющей клетки корня секретировать ионы в сосуды ксилемы, является спорным. Имеется мнение, что клетки, расположенные около сосудов ксилемы, обладают более низкой метаболической активностью по сравнению с более удаленными благодаря меньшему содержанию в них кислорода. Эти клетки отдают соли в сосуды ксилемы. Затем соли вместе с водой благодаря присасывающей силе транспирации поднимаются по сосудам вверх.

3. РОЛЬ КОРНЕЙ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ

В работах советских физиологов Д. А. Сабина и А. Л. Курсанова обосновано представление о специфической физиологической роли клеток корня. Корень является органом, регулирующим скорость поступления веществ в надземные органы. При выращивании растений в водных культурах на среде, содержащей все питательные элементы, оказалось, что в пасоке выделяется меньше фосфора по сравнению с тем количеством, которое поступает в корневую систему. При перепосе растений из полной питательной среды в дистиллированную воду в пасоке продолжают выделяться соединения фосфора в течение длительного времени. Иначе говоря, в восходящем токе по сосудам ксилемы передвигаются не только питательные соли, поступившие непосредственно из почвы, но и предварительно аккумулярованные в клетках корня. Это положение имеет большое значение. Известно, что к концу онтогенеза, по мере старения клеток корня, их поглощательная способность резко падает. В этот же период в почве уменьшается количество доступных питательных веществ. Тем не менее клетки корня продолжают снабжать надземные органы питательными веществами.

В клетках корня происходят очень активные обменные процессы. Так, вне зависимости от того, какие соединения азота находились в питательной среде и поступали в клетки (аммиак или нитраты), в пасоке были обнаружены аминокислоты и амиды. Уже через несколько секунд после поступления неорганическая фосфорная кис-

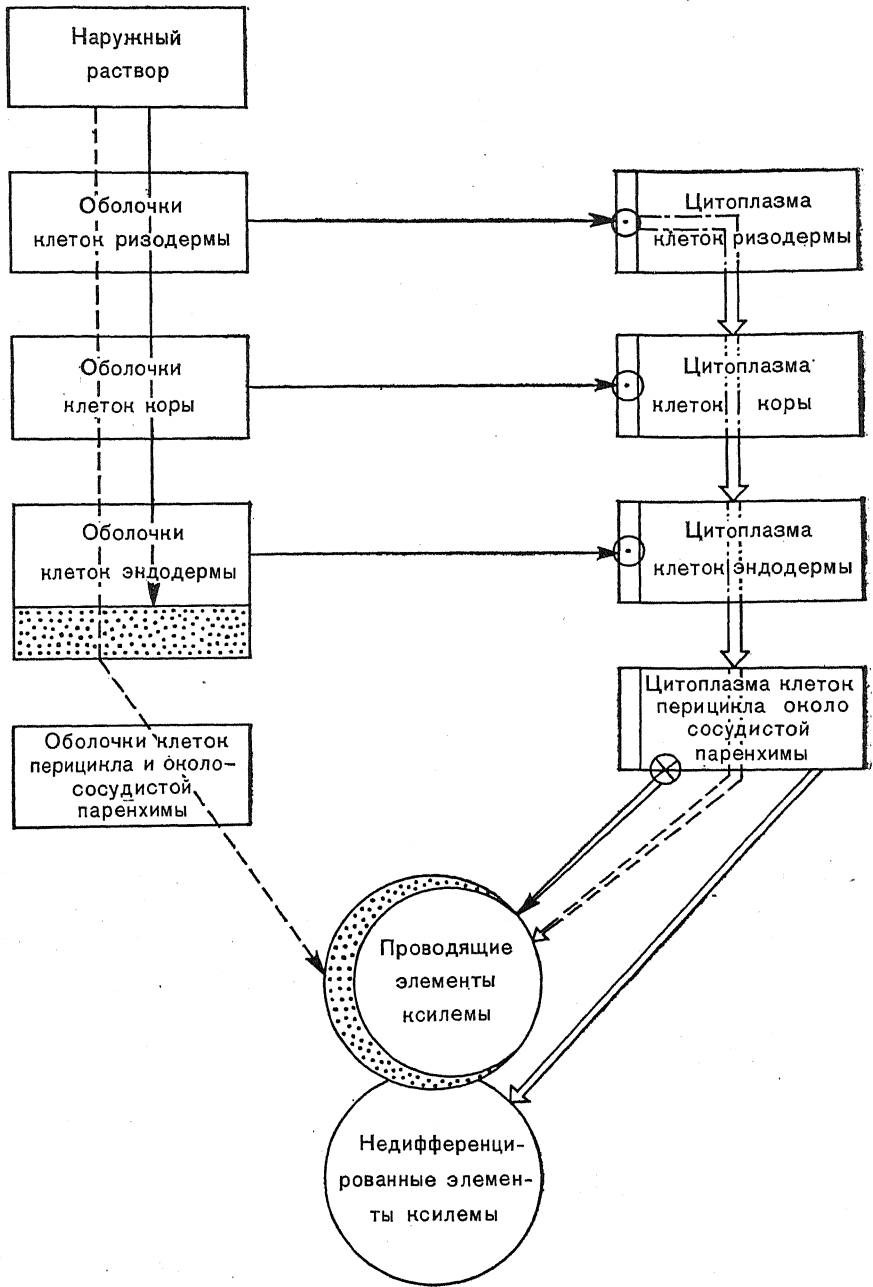


Рис. 45. Пути передвижения веществ в корне (по М. Ф. Даниловой).

Пунктир — предполагаемое непрерывное свободное пространство до сосудов ксилемы; простые стрелки — диффузионное передвижение веществ по апопласту; двойная стрелка — передвижение веществ по симпласту; прерывистая линия с точками — места метаболизации веществ в клетках; двойной пунктир — пассивное вытекание раствора в сосуды ксилемы; кружок с крестом — положение насоса, обеспечивающего активную секрецию веществ в проводящие элементы ксилемы; кружок с точкой — мембранный транспорт.

лота оказывается в составе АТФ. Правда, при переходе из клеток корня в полость сосудов фосфорная кислота обычно вновь отщепляется.

Есть такие вещества, которые синтезируются только в клетках корня. В работах советского академика А. А. Шмука было показано, что образование таких азотсодержащих веществ, как алкалоиды, происходит в клетках корня. Французский физиолог де Ропш проращивал зародыши пшеницы на питательной среде в стерильных условиях, их корни не соприкасались с питательной средой, но находились во влажной атмосфере, благодаря чему сохраняли жизнеспособность, а питательные вещества поступали непосредственно через цитотк. Проростки развивались нормально. Если корни обрывались, проростки погибали. Эти опыты показывают, что клеточки корня необходимы для нормальной жизнедеятельности организма, они снабжают его какими-то специфическими веществами, возможно, гормонального типа. Немецкий ученый Мотес показал, что если изолированные листья табака поместить в питательную среду и на них образуются корни, то они долгое время сохраняют зеленую окраску. Если корни обрывать, то при выдерживании на питательной смеси листья желтеют. При этом влияние корней оказалось возможным заменить нанесением на листья раствора фитогормона кинетина. Таким образом, живые клетки корня являются источником многих важных и незаменимых органических веществ, в том числе гормонов.

ПОСТУПЛЕНИЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В РАСТЕНИЯХ

Азот составляет около 1,5% сухой массы растений. Азот входит в состав таких важнейших макромолекул, как белки и нуклеиновые кислоты. Азот содержат фосфолипиды, играющие огромную роль как составная часть мембран клетки. Азот входит в состав соединений группы порфиринов, которые лежат в основе хлорофилла и цитохрома, многочисленных ферментов, в том числе НАД и НАДФ, а также во многие витамины. В связи с центральной ролью азота в метаболизме растительного организма вопросам азотного питания уделялось и уделяется большое внимание.

Формы азота в окружающей растения среде чрезвычайно разнообразны: в атмосфере — газообразный азот и пары аммиака, в почве — неорганические формы азота (азот аммиака, аммония, нитратов, нитритов) и органические (азот аминокислот, амидов, белка, гумуса и др.). Такое разнообразие форм азота ставило перед исследователями вопрос об источниках азотного питания для растительного организма. В растениях соединения азота также находятся в разнообразной форме. В силу этого для понимания особенностей азотного питания требовалось установить основные этапы превращения его соединений. Большая роль в выяснении всех указанных вопросов принадлежит русской и советской школе физиологов, особенно работам академика Д. Н. Прянишникова и его учеников.

При выращивании растений на прокаленном песке было установлено, что они содержали лишь столько азота, сколько было в семени. Это показало, что высшие растения не могут усваивать азот атмосферы. Однако есть растения, обогащающие почву азотом, к ним относятся семейство бобовых. Г. Гельриггер установил, что на корнях бобовых растений образуются вздутия — клубеньки, заполненные живыми клетками бактерий. Эти бактерии живут в симбиозе с высшими растениями семейства бобовых и фиксируют азот атмосферы. Дальнейшие исследования показали, что способностью фиксировать (усваивать) молекулярный азот атмосферы наделен ряд микроорганизмов.

1. ОСОБЕННОСТИ УСВОЕНИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА

Процесс фиксации азота атмосферы имеет важное значение. Благодаря этому процессу азот переходит в форму, которую могут использовать все растительные, а через них и животные организмы.

Организмы, способные к усвоению азота воздуха, можно разделить на: а) *симбиотические азотфиксаторы* — это микроорганизмы, которые усваивают азот атмосферы, только находясь в симбиозе с высшим растением; б) *несимбиотические азотфиксаторы* — микроорганизмы, свободно живущие в почве и усваивающие азот воздуха.

Наибольшее значение имеют азотфиксаторы, живущие в клубеньках корней бобовых растений (клубеньковые бактерии), относящиеся к роду *Rhizobium*. Связывание азота атмосферы возможно только при симбиотической ассоциации микроорганизмов этого вида и высшего растения из семейства бобовых.

Существует большое количество видов и рас клубеньковых бактерий, каждая из которых приспособлена к заражению одного или нескольких видов бобовых растений. Корневые системы бобовых растений обладают специфическими корневыми выделениями. Благодаря этому клубеньковые бактерии скопляются вокруг корневых волосков, которые при этом скручиваются. Через корневой волосок бактерии в виде сплошного тяжа, состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий, проникают в паренхиму корня. Возможно, бактерии выделяют гормон ауксин и именно это является причиной разрастания тканей, образуются вздутия — клубеньки. Клетки клубеньков заполняются быстро размножающимися бактериями, но остаются живыми и сохраняют крупные ядра. Клубеньковые бактерии заражают только полиплоидные клетки корня.

Ткань клубеньков, заполненная бактериями, приобретает розовую окраску, так как после заражения там образуется пигмент, сходный с гемоглобином, — леоглобин. По-видимому, этот пигмент принимает непосредственное участие в усвоении азота воздуха. При отсутствии леоглобина азот не усваивается. Информация об образовании леоглобина содержится в ДНК ядра клетки высшего растения. Однако он образуется после их заражения.

Взаимоотношения между высшими растениями и клубеньковыми бактериями обычно характеризуют как симбиоз. Однако на первых

этапах заражения бактерии питаются целиком за счет высшего растения, т. е. практически паразитируют на нем. В этот период рост зараженных растений даже несколько тормозится. В дальнейшем азотфиксирующая способность бактерий увеличивается и они начинают снабжать азотистыми веществами растение-хозяина, вместе с тем бактерии получают от высшего растения углеводы. По мере дальнейшего развития наступает этап, когда высшее растение паразитирует на клетках бактерий, потребляя все образующиеся там азотистые соединения. В этот период часто наблюдается растворение (лизис) бактериальных клеток.

Благодаря деятельности клубеньковых бактерий часть азотистых соединений из корней бобовых растений диффундирует в почву, обогащая ее азотом. Высев бобовых растений ведет к повышению почвенного плодородия. Гектар бобовых растений в симбиозе с бактериями может перевести в связанное состояние от 100 до 200 кг азота за 1 г.

Существуют и другие виды высших растений, которые живут в симбиозе с бактериями, фиксирующими азот (ольха, лещина и др.). До настоящего времени не выяснено, какие виды азотфиксирующих микроорганизмов развиваются на корнях этих растений.

Большое значение имеют свободно живущие бактерии — азотфиксаторы. В 1893 г. русским микробиологом С. Н. Виноградским была выделена анаэробная азотфиксирующая бактерия *Clostridium Pasteurianum*.

В 1901 г. голландский ученый М. Бейеринк выделил две аэробные азотфиксирующие бактерии — *Azotobacter chroococcum*, *Azotobacter agile*. Сейчас известен ряд видов *Azotobacter*. Для того чтобы эти микроорганизмы осуществляли процесс фиксации азота, необходимо присутствие молибдена, железа и кальция. Особенно важно присутствие молибдена. Свободно живущие азотфиксаторы (*Azotobacter*) усваивают в среднем около 1 г азота на 1 м² в год.

Конечным продуктом фиксации азота является аммиак. В процессе восстановления азота до аммиака участвует мультиферментный комплекс — *нитрогеназа*. Нитрогеназа состоит из двух белков. Один из них содержит железо, а другой — молибден и железо. Источником водорода и электрона для восстановления азота служит пировиноградная кислота, которая образуется из углеводов в анаэробной фазе дыхания. Это указывает на связь усвоения азота атмосферы с процессами фотосинтеза (образование углеводов) и дыхания (образование пировиноградной кислоты).

Образовавшийся аммиак реагирует с α -кетоглутаровой кислотой с образованием глутаминовой кислоты, которая и вовлекается в дальнейший обмен. Фиксирование атмосферного азота может осуществляться и рядом фотосинтезирующих организмов (сине-зелеными водорослями, серными бактериями), в этом случае донором водорода и электронов может быть или вода, или сероводород.

2. ПИТАНИЕ АЗОТОМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Высшие растения поглощают соединения азота из почвы. Основным источником азотного питания для растений являются нитраты и аммиак. Однако эти формы не равноценны, каждая из них оказывает свое специфическое влияние на обмен веществ. Вопрос о сравнительном значении аммиака и нитратов как источников азотного питания был выяснен благодаря классическим исследованиям Д. Н. Прянишникова по азотному обмену.

3. АЗОТНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Изучение отдельных этапов превращения азотистых соединений, а также исследования, показавшие широкое распространение процессов реутилизации соединений азота, привели к представлению о круговороте азотистых веществ в растительном организме (рис. 46).

Корневые системы растений хорошо усваивают *нитраты*, которые, поступая в корни растения, подвергаются ферментативному восстановлению до *нитритов* и далее до аммиака. Этот процесс происходит главным образом в корнях, однако и клетки листьев обладают этой способностью.

Восстановление нитратов до аммиака идет через ряд этапов. Нитраты восстанавливаются до нитритов при участии фермента нитратредуктазы (нитратредуктаза — это флавопротеид, содержащий молибден). Образовавшиеся нитриты восстанавливаются до гипонитрита, гидроксилamina, наконец, до аммиака:



нитрат \rightarrow нитрит \rightarrow гипонитрит \rightarrow гидроксиламин \rightarrow аммиак

Восстановление нитритов до гипонитрита катализируется ферментом нитритредуктазой. Нитритредуктаза активируется медью. Соответственно последующие реакции катализируются ферментами гипонитритредуктазой и гидроксиламинредуктазой. Последний фермент активируется марганцем. Надо, однако, сказать, что, начиная с восстановления нитритов, дальнейший процесс изучен недостаточно. Промежуточные соединения не выделены, не исключено, что они являются иными. Для восстановления нитратов необходимо присутствие донора водорода и электронов, которыми являются восстановленные никотинамиды (НАДФ·H₂ или НАД·H₂). Поставщиком этих соединений является процесс дыхания. Именно поэтому восстановление нитратов тесно связано с дыхательным газообменом. Для нормального протекания процесса дыхания растение должно быть достаточно обеспечено углеводами. При усиленном поступлении нитратов содержание углеводов падает. При искусственном снижении содержания углеводов (выдерживание растений в темноте) нитраты не восстанавливаются, а накапливаются во всех органах растения. Интересно, что растения-нитратонакопители, к которым относятся

некоторые среднеазиатские солянки, содержат мало углеводов и большое количество органических кислот. Большое влияние на восстановление нитратов оказывает свет. По-видимому, для восстановления нитратов могут быть непосредственно использованы продукты, образующиеся в процессе нециклического фотофосфорилирования (НАДФ·Н₂, АТФ). Восстановление нитратов стимулируется при освещении синим светом. Возможно, это связано с тем, что флавиин, который входит в состав нитратредуктазы, поглощает синий свет и активируется им.

Наряду с нитратами в растение могут поступать и нитриты, которые также подвергаются восстановлению до аммиака. Однако нитриты при накоплении могут оказаться ядовитыми. Аммиак также может служить источником азотного питания для растений. При этом он поступает в растения даже быстрее, чем нитраты.

Более быстрое поглощение аммиака объясняется тем, что для его использования на построение органических веществ не требуется предварительного восстановления, которые необходимы при питании растений нитратами. Аммиак представляет собой основное и, по-видимому, единственное соединение, вовлекаемое в процессы азотистого обмена. При этом аммиак может быть разного происхождения: непосредственно поступивший из почвы, образовавшийся в результате восстановления нитратов или в результате вторичного распада белка в стареющих органах и клетках. Накопление аммиака в клетках приводит к нежелательным последствиям. Однако растения обладают способностью обезвреживать аммиак путем присоединения его к органическим кислотам с образованием *амидов* (*глутамина, аспарагина*). Этот процесс аналогичен обезвреживанию аммиака животными организмами в виде мочевины.

Существует целая группа растений, накапливающая большое количество органических кислот и с их помощью обезвреживающая аммиак, образуя соли. Это позволило разделить растения на амидные, образующие амиды, — аспарагин и глутамин — и аммиачные, образующие соли аммония. Изменяя рН клеточного сока, можно менять направление азотистого обмена, превращать растения с амидным типом обмена в аммиачные, и наоборот.

Каковы же пути образования амидов в растениях? В процессе дыхания в качестве промежуточных продуктов образуются органические кислоты, в том числе α-кетоглутаровая и щавелевоуксусная.

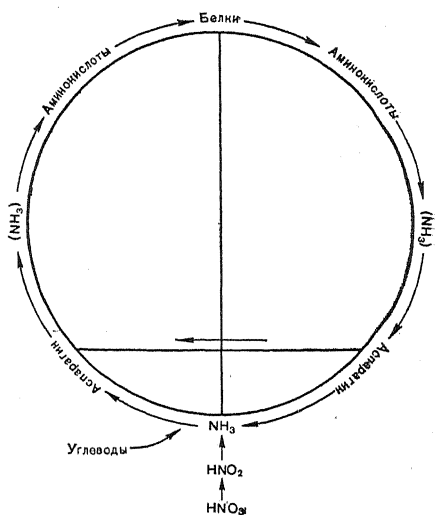
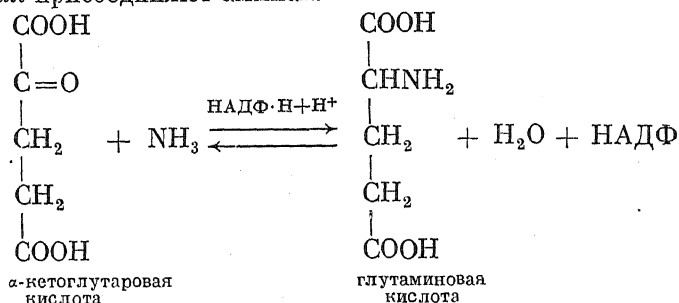


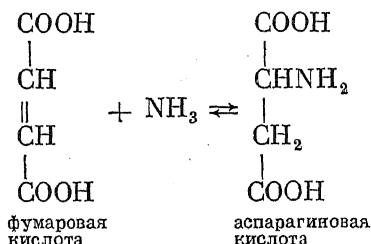
Рис. 46. Схема превращений азотистых веществ в растениях (по Прянишникову).

Эти кислоты в результате реакции *прямого восстановительного аминирования* присоединяют аммиак.



Катализируется реакция ферментом глутаматдегидрогеназой с активной группой НАД. Этот фермент локализован главным образом в митохондриях, так как именно в них образуются органические кислоты и восстановленные никотинамидные коферменты. Аспарагиновая кислота образуется по аналогии с глутаминовой кислотой путем *восстановительного аминирования* щавелевоуксусной кислоты.

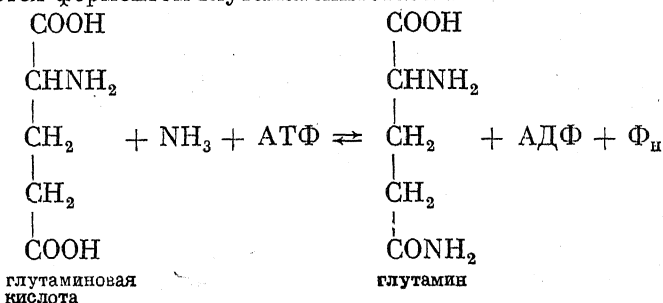
Кроме того, аспарагиновая кислота может образовываться путем *прямого аминирования* фумаровой кислоты при участии фермента аспартазы.



Синтез аспарагиновой кислоты стимулируется светом и локализован главным образом в хлоропластах.

Глутаминовая и аспарагиновая аминокислоты, присоединяя еще одну молекулу аммиака, дают амиды — *глутамин* и *аспарагин*.

Амидная группировка предохраняет глутаминовую и аспарагиновую кислоты от обратного отщепления аммиака при окислительном дезаминировании. Для того чтобы амиды образовались, необходима затрата энергии (АТФ) и присутствие ионов магния. Реакция катализируется ферментом глутаматсинтетазой.



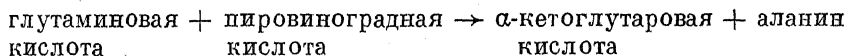
Образование аспарагина происходит аналогичным путем.

Для образования амидов особенное значение имеет возраст растений. Как правило, чем моложе растение, тем больше его способность к образованию амидов. В более молодых органах (листьях) и даже в более молодых клетках одного и того же органа образование амидов идет интенсивнее. В пасоке и в соке гуттации обычно присутствуют амиды. Это показывает, что аммиак, поступивший в растения, может преобразовываться в форму амидов в живых клетках корня.

В тех случаях, когда углеводов не хватает или интенсивность дыхания ослаблена, амиды не образуются и аммиак накапливается, в результате может наступить отравление растений. Относительное количество образовавшегося аспарагина и глутамина и их роль различны в зависимости от вида растений и условий среды. Все же, по видимому, образование аспарагина преобладает в том случае, когда происходит распад белков в семенах. В клетках корня и листа растущего растения идет главным образом образование глутамина. Таким образом, аспарагин — форма обезвреживания аммиака, образовавшегося на пути распада белка (регрессивная ветвь азотного обмена), тогда как глутамин — форма обезвреживания аммиака, используемого на пути синтеза белка (прогрессивная ветвь азотного обмена).

Роль амидов в растении разнообразна. Это не только форма обезвреживания аммиака, это и транспортная форма азотистых соединений, обеспечивающая отток их из одного органа в другие. Наконец, чрезвычайно важно, что амиды и их непосредственные предшественники — глутаминовая и аспарагиновая кислоты — являются материалом для построения многих других аминокислот в процессе *переаминирования*, а также перестройки их углеродного скелета.

Из 20 аминокислот, входящих в состав белка (протеиногенных), только три могут образоваться в процессе прямого аминирования. Остальные аминокислоты образуются в процессе переаминирования и взаимопревращения. Каждая из аминокислот, образовавшихся путем прямого аминирования (глутаминовая, аспарагиновая и аланин), является предшественником целой группы аминокислот. Реакции переаминирования были открыты в 1937 г. советскими биохимиками А. Е. Браунштейном и М. Г. Крипман. Эти реакции катализируются специальными ферментами — аминотрансферазами и идут при участии кофермента пиридоксальфосфата (производное витамина В₆). Роль пиридоксальфосфата заключается в том, что он связывает аминокгруппу с образованием пиридоксаминфосфата и высвобождает кетокислоты. Затем пиридоксаминфосфат отдает аминокгруппу другой кетокислоте, регенерируя в прежнем виде. Наибольшее распространение имеет реакция, в ходе которой аминокгруппа отнимается от глутаминовой кислоты:



Полученные путем переаминирования различные аминокислоты за счет перестройки углеродного скелета дают остальные аминокислоты.

Таким образом, амиды являются как бы донаторами аминокруппы. Д. Н. Прянишников называл их воротами, через которые должен пройти аммиак, для того чтобы включиться в остальные аминокислоты и белки. Это обстоятельство отражено на схеме (рис. 46).

Растительный организм, в отличие от животного, обладает способностью синтезировать все необходимые ему аминокислоты, которые могут образовываться в разных органах растений — в листьях, корнях, верхушках стебля. Некоторые аминокислоты образуются непосредственно в хлоропластах и здесь используются на образование белка. Наиболее интенсивно синтез белка происходит в меристематических и молодых развивающихся тканях. Интересно, что в отрезанных листьях синтез белка полностью прекращается, это служит еще одним доказательством, что для синтеза белка нужен какой-то фактор, образующийся в корнях растений. Можно предположить, что это фитогормон, относящийся к группе цитокининов, или близкое к нему вещество.

Для нормального протекания синтеза белка в растительном организме пужны следующие условия: 1) обеспеченность азотом; 2) обеспеченность углеводами (углеводы необходимы и как материал для построения углеродистого скелета аминокислот, и как субстрат для дыхания); 3) высокая интенсивность и сопряженность процесса дыхания и фосфорилирования. На всех этапах преобразования азотистых веществ (восстановление нитратов, образование амидов, активация аминокислот при синтезе белка и др.) необходима энергия, заключенная в макроэргических фосфорных связях (АТФ); 4) присутствие нуклеиновых кислот: ДНК необходима как вещество, в котором зашифрована информация о последовательности аминокислот в синтезируемой молекуле белка; и-РНК — как агент, обеспечивающий перенос информации от ДНК к рибосомам; т-РНК — как обеспечивающая перенос аминокислот к рибосомам; 5) рибосомы, структурные единицы, где происходит синтез белка; 6) белки-ферменты, катализаторы синтеза белка (аминоацил-т-РНК-синтетазы); 7) ряд минеральных элементов (ионы Mg^{2+} , Ca^{2+}).

Образованием белка заканчивается *прогрессивная* ветвь азотистого обмена в растениях, которая преобладает главным образом в молодых растущих органах (первичный синтез белковых веществ). Однако в растениях идет и непрерывный распад белка. Опыты с использованием меченого азота ^{15}N позволили советскому исследователю Ф. В. Турчину подтвердить последовательность включения азота в различные соединения, постулированную схемой Прянишникова, и одновременно показать, что обновление белка происходит чрезвычайно быстро. За 48 ч до 60% белка организма синтезируется вновь. Вторая половина схемы Прянишникова показывает последовательность появления соединений в процессе распада белков (*регрессивная* ветвь азотистого обмена). Белки распадаются до аминокислот и далее до аммиака. Аммиак вновь обезвреживается в виде амидов (аспарагин и глутамин). На основе этих соединений образуются аминокислоты. Это позволяет организму синтезировать новый набор аминокислот, который обеспечит построение иных белков со своим

специфическим набором и последовательностью аминокислот (вторичный синтез белковых веществ). Резюмируя все известные факты, Прянишников подчеркнул, что аммиак — это альфа и омега азотистого обмена в растениях, т. е. его начальный и конечный этапы. В условиях, обеспечивающих достаточно высокий уровень синтетических процессов, аммиак представляет собой прекрасный источник азотного питания для растений.

Значение аммиака как источника азотного питания имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Получение удобрений, содержащих аммиачные соли, — процесс более простой и дешевый по сравнению с удобрениями, где азот содержится в форме нитратов.

Опыты, проведенные в стерильных условиях, показали, что в качестве источника азотного питания могут быть использованы растениями и растворимые органические соединения (аминокислоты, амиды и мочевины). В естественных условиях эти соединения редко могут быть источником питания, поскольку их содержание в почве, как правило, очень мало. Для некоторых растений с уклоняющимся типом питания (паразиты, полупаразиты, сапрофиты, насекомоядные растения) источником питания может служить органический азот.

ПОЧВА КАК ИСТОЧНИК ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Важнейшим свойством почвы является ее плодородие, или способность снабжать растение водой и питательными веществами. Почва — это сложное природное тело, которое влияет на жизнь растений различными путями. Система почва — растение — сложный взаимодействующий комплекс. Расчеты показывают, что запасы питательных веществ в пахотном горизонте достаточно велики, чтобы полностью удовлетворить потребность в них растений. Между тем известно, что во многих случаях внесение небольших доз удобрений оказывает положительное влияние на рост и продуктивность растений. Это объясняется тем, что абсолютное (валовое) содержание того или иного питательного элемента еще не говорит о его доступности для растения.

1. ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ПОЧВЕ И ИХ УСВОЯЕМОСТЬ

Какие же формы питательных веществ являются усвояемыми, доступными для растительного организма? Вопрос этот осложняется тем, что в почве непрерывно идут многочисленные химические и микробиологические процессы, быстро меняющие формы всех питательных веществ; кроме того, большое значение имеет и тип растения. Разные растения обладают различной усвояющей способностью. Это связано с их метаболической активностью и, что особенно важно, с

характером корневых выделений. В некоторых случаях корневые выделения могут переводить одну форму питательных веществ (плохо усвояемую) в другую (хорошо усвояемую).

Наиболее доступной формой питательных веществ в почве являются вещества, находящиеся в *почвенном растворе*. Однако их недостаточно для поддержания нормального роста растений. При выращивании растения на воде, профильтрованной через почву, рост его будет чрезвычайно ослаблен по сравнению с тем, которое выращивалось прямо на почве.

Для питания растений важнейшее значение имеет физико-химическая, или *обменная*, поглотительная способность почвы. Это свойство почвы связано с наличием в ней частиц почвенного поглощающего комплекса — это мелкодисперсная коллоидная часть почвы, смесь минеральных (алюмосиликатных) и органических (гуминовых) соединений. Большая часть коллоидов почвы заряжена отрицательно. На их поверхности в адсорбированном (поглощенном) состоянии находятся катионы. Некоторая часть коллоидов почвы в определенных условиях может быть заряжена положительно, поэтому на них в поглощенном адсорбированном состоянии будут находиться анионы. *Обменные катионы и анионы* — это один из важнейших источников питания для растений. Катионы и анионы, находящиеся в поглощенном состоянии на частицах почвенного поглощающего комплекса, могут обмениваться на ионы, адсорбированные на поверхности клеток корня. Особенно успешно проходит этот процесс при тесном контакте между коллоидами почвы и клетками корня (контактный обмен). Доступность поглощенных катионов зависит от ряда условий: 1) от степени насыщенности почвы данным катионом. Чем относительно больше данного катиона (по отношению ко всем другим поглощенным катионам) находится в почве, тем с меньшей силой он удерживается и легче поступает в клетки корня; 2) от насыщенности данным катионом поверхности клеток корня растения. Чем больше эта насыщенность, тем меньше способность клеток корня к его поглощению. Насыщенность клеток катионом зависит от быстроты его продвижения внутрь растения, а также от скорости его использования. Чем интенсивнее процессы обмена веществ в растении, чем больше его темпы роста, тем выше его способность к поглощению катионов; 3) от содержания воды в почве. Показано, что обмен ионов между коллоидами почвы и клетками корня осуществляется легче в том случае, когда поверхность соприкосновения увлажнена.

В некоторых случаях растения могут использовать питательные вещества из труднорастворимых соединений. Это относится прежде всего к фосфатам.

2. ЗНАЧЕНИЕ КИСЛОТНОСТИ ПОЧВЫ

Кислотность почвы влияет на растворимость, а также усвояемость растением различных питательных веществ. Такие питательные элементы, как фосфор (в определенных условиях), калий, железо, цинк,

марганец, бор и др., более усвояемы на кислых почвах. Вместе с тем большое увеличение кислотности почвы (низкое рН) может сильно тормозить рост и даже оказывать повреждающее влияние на растение. Для каждого вида растения существуют свои границы рН, при которых возможен его рост. Оптимальные значения рН для некоторых растений следующие: люпин — 4—5, картофель — 5, овес — 5—6, рожь — 5—6, лен — 5—6, клевер — 6—6,5, горох — 6—7, свекла — 7.

Как видно из приведенных данных, для большинства растений наиболее благоприятной является слабокислая реакция (рН 5—6) или нейтральная (рН 7). Резкий сдвиг рН в ту или иную сторону оказывает вредное, а иногда и губительное влияние на растение. Менее вреден сдвиг рН почвы в щелочную сторону. Это происходит потому, что клетки корня растения выделяют CO_2 , а иногда и органические кислоты, которые нейтрализуют избыточную щелочность. Резкий сдвиг реакции почвы в кислую сторону оказывает нежелательные последствия в силу нескольких обстоятельств: прямого повреждающего влияния на поверхностные слои протоплазмы, торможения поступления в клетки корня питательных катионов, перехода в раствор солей алюминия и железа. Последнее переводит фосфорную кислоту в неусвояемую для растений форму, а также оказывает непосредственное ядовитое влияние на растительный организм.

Для устранения избыточной кислотности в агрономической практике широко применяется известкование.

3. ЗНАЧЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Почва представляет собой благоприятную среду для развития микроорганизмов. Приблизительные подсчеты показывают, что в 1 г почвы содержатся 1×10^9 бактерий, 1×10^5 грибов, 1×10^5 актиномицетов, 1×10^3 водорослей. Суммарная масса всех микробных клеток в пахотном слое составляет примерно 6—7 т на 1 га. Естественно, такое колоссальное количество живых клеток оказывает многообразное и разностороннее влияние на процессы, происходящие в почве, и на жизнь высших растений. Особенно много микроорганизмов развивается около корневых систем — *ризосферные микроорганизмы*. Число микроорганизмов в прикорневой зоне в 50—100 раз превышает их число вне сферы влияния корневых систем. Это и понятно, так как благодаря выделениям около корневых систем создаются благоприятные условия для их питания. Поскольку корневые выделения различны у разных растений, ризосферные микроорганизмы тоже специфичны.

Под влиянием микроорганизмов происходят как нежелательные процессы, так и полезные. Микроорганизмы могут вызывать заболевания растений и накопление некоторых токсичных веществ. Микроорганизмы могут выступать как конкуренты высших растений, поглощая усвояемые питательные вещества. Микроорганизмы участвуют в минерализации органических веществ, тем самым переводя их в усвояемую форму. В этой связи органическое вещество почвы

является важнейшим резервом питательных веществ для растения. Чрезвычайно полезное значение имеет усвоение азота атмосферы микроорганизмами, что является почти единственным источником азотистых соединений в почве. Микроорганизмы осуществляют превращение (окисление, восстановление) ряда неорганических соединений, переводя их в более или, наоборот, менее усвояемую форму. Важной особенностью микроорганизмов является выделение ряда биотических веществ (витамины, гормоны), которые способствуют росту высшего растения. Многие высшие растения живут в симбиозе с грибами, образуя микоризу, или грибокорень. Различают эктотрофную и эндотрофную микоризу. При эктотрофной микоризе, свойственной главным образом древесным растениям, корень как бы плотно опутан гифами гриба, которые неглубоко проникают в межклетники коры корня. При эндотрофной микоризе (у травянистых растений) гифы гриба не только распространяются по межклетникам, но и внедряются внутрь клеток корня. Растения-микоризообразователи могут обходиться и без сожительства с грибом, все же образование микоризы улучшает рост растения. Грибной мицелий увеличивает рабочую поверхность корневой системы и тем самым способствует поглощению из почвы воды и питательных веществ.

На надземных органах растений развивается *эпифитная* микрофлора. Ее микроорганизмы способствуют росту высшего растения, в данном случае путем снабжения их гормональными веществами. В целом рост высших растений возможен на минеральной питательной среде в стерильных условиях. Однако в присутствии микроорганизмов он идет более интенсивно. Даже при полной обеспеченности всеми питательными веществами в стерильных условиях темпы роста растений снижаются. Это, по-видимому, связано с недостатком гормонов. Внесение извне таких фитогормонов, как ауксины и гиббереллины, в стерильных условиях оказывает особенно благоприятное влияние (А. А. Тарасенко).

Список рекомендуемой литературы

- Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., Наука, 1974.
- Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М., Мир, 1978.
- Прияшников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. — Избр. соч. М., Изд-во АН СССР, 1955, т. IV.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955.
- Сатклифф Дж. Ф. Поглощение минеральных солей растениями. М., Мир, 1964.
- Чернавина И. А. Физиология и биохимия микроэлементов. М., Высшая школа, 1970.
- Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., Изд-во АН СССР, 1974.
- Салаяев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М., 1969.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ПО РАСТЕНИЮ

Передвижение минеральных и органических веществ по растению имеет очень большое значение, так как это процесс, с помощью которого осуществляется физиологическая взаимосвязь отдельных органов. В растениях существуют два основных тока питательных веществ — восходящий и нисходящий. Большую роль в выяснении путей передвижения отдельных питательных веществ сыграл прием кольцевания растений. Этот прием заключается в наложении кольцевых вырезок на стебель растения; при этом кора (флоэма) удаляется, а древесина (ксилема) остается неповрежденной. С помощью этого приема еще в конце XVII в. итальянским исследователем Мальпиги было показано, что восходящий ток воды с минеральными веществами идет по ксилеме. Нисходящий ток органических веществ из листьев идет по элементам флоэмы. Вывод этот был сделан Мальпиги на основании того, что над кольцевой вырезкой листья оставались тургесцентными, несмотря на удаление коры, в них продолжала поступать вода. Вместе с тем ток органических веществ приостанавливался и это приводило к образованию над вырезкой утолщений (наплывов). Ряд уточнений в вопрос о путях и направлении передвижения веществ по растению внесли исследования с применением меченых атомов.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ (ВОСХОДЯЩИЙ ТОК)

Использование меченого фосфора позволило установить, что передвижение солей идет быстрее при усилении транспирации и замедляется при уменьшении этого процесса. Если листья закрыть полиэтиленовыми пакетами, то транспирация задержится и скорость передвижения соответственно уменьшится. Эти опыты позволяют считать, что передвижение питательных веществ в восходящем направлении идет по сосудам ксилемы вместе с водой. Однако скорость передвижения растворенных веществ по ксилеме может быть отлична от скорости передвижения воды. Это обстоятельство связано с тем, что растворенные вещества могут адсорбироваться стенками сосудов, а также передвигаться в радиальном направлении. В этом отношении интересные результаты были получены в опытах, где на определенном промежутке стебля кору (флоэму) тщательно отделяли от

ксилемы. Между корой и ксилемой прокладывали вощеную бумагу. Подготовленное таким образом растение помещали на питательную смесь, содержащую меченый калий. После пятичасовой экспозиции анализировались отдельные участки стебля. Оказалось, что передвижение калия в восходящем направлении идет главным образом по ксилеме. Вместе с тем в отщепленных участках флоэмы также было обнаружено некоторое количество калия. Из этого следует, что в небольшом количестве восходящий ток идет и по ситовидным трубкам. Там, где расщепления не проводилось, калий почти равномерно распределялся между ксилемой и флоэмой, что служит доказательством перемещения калия в радиальном направлении. Таким образом, основной ток минеральных солей из корневой системы идет по ксилеме. Поскольку между ксилемой и флоэмой существует постоянный обмен, часть веществ может передвигаться и по флоэме. Между проводящими элементами ксилемы и флоэмы располагаются живые клетки камбия и растворенные вещества из сосудов ксилемы частично поступают в клетки камбия. Последние оказываются своего рода регуляторами количества и состава растворенных питательных веществ, передвигающихся по ксилеме. Если какого-либо элемента слишком много в восходящем токе ксилемы, то он аккумулируется клетками камбия. Они же могут служить и источником недостающих элементов питания, передавая их по мере необходимости в ксилемный сок.

Передвижение питательных веществ по ксилеме в восходящем направлении — это пассивный процесс, мало связанный с процессами обмена. Понижение температуры и даже умерщвление стебля горячим паром не прекращают передвижения по ксилеме и мало сказываются на его скорости. Направление и распределение питательных веществ, передвигающихся по сосудам ксилемы, по органам растения определяется не интенсивностью транспирации, а напряженностью процессов обмена веществ, происходящих в данном органе. Опыты, проведенные с использованием меченого фосфора, показали, что, чем выше расположен лист, чем он моложе, чем интенсивнее в нем процесс обмена, тем больше в него поступает питательных веществ. Одним из факторов, влияющих на распределение питательных веществ, являются фитогормоны. Показано, что удаление верхушки растения вызывает равномерное распределение меченого фосфора по всем листьям независимо от их возраста, что коррелирует с содержанием фитогормонов.

КРУГОВОРОТ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ (РЕУТИЛИЗАЦИЯ)

Растительный организм, в отличие от животного, характеризуется большой экономностью в использовании питательных веществ. Это выражается в способности растений к реутилизации (повторному использованию) основных элементов минерального питания. Особенно подвижны в растениях соединения фосфора.

Интересные результаты были получены в опытах с кукурузой. Проростки кукурузы в возрасте 10 суток переносили на питательную среду, содержащую ^{32}P . Затем в каждом вновь появившемся листе определяли соотношение ^{31}P и ^{32}P . Оказалось, что оно во всех листьях одинаково, так как в молодые листья шел отток фосфора из листьев более старых. Дальнейшие исследования показали, что повторному использованию подвергается большинство элементов минерального питания. Однако есть элементы, которые практически не реутилизируются. К ним относятся кальций, бор и, по-видимому, железо. Это связано с малой подвижностью и плохой растворимостью соединений, в которые входят эти элементы.

Каждый лист растения проходит свой цикл развития. Лист растет, достигает максимального размера, затем начинаются процессы старения, и наконец лист отмирает. На протяжении всей жизни листа в него поступают питательные вещества. Одновременно какое-то количество вещества из него оттекает. В период физиологической молодости листа количество веществ, содержащих элементы минерального питания, в нем увеличивается, поскольку скорость притока веществ заметно превышает скорость оттока. Затем на короткий период эти два процесса (приток и отток) уравниваются друг друга. И наконец, по мере старения листа начинает преобладать отток. Во время цветения и листопада отток питательных веществ идет интенсивно из всех листьев.

Таким образом питательные вещества передвигаются из корневой системы в надземные органы, в основном по ксилеме, а затем оттекают из листьев по флоэме до тканей стебля. Распространяясь в радиальном направлении из проводящих элементов флоэмы, питательные вещества переходят вновь в сосуды ксилемы и с восходящим током направляются к более молодым органам и листьям. Следовательно, элементы питания совершают круговорот по растению. Переход из нисходящего тока (по флоэме) в восходящий ток (по ксилеме) может происходить в разных точках стебля. Для соединений азота показано, что передвижение в нисходящем направлении идет по флоэме до корневой системы. В проводящей системе корня соединения азота переходят в восходящий ток и движутся по сосудам ксилемы.

Повторное использование растительным организмом отдельных элементов оказывает влияние на их распределение. В растении существуют два ярко выраженных градиента распределения минеральных веществ. Для элементов, подвергающихся повторному использованию, характерен *базипетальный градиент* распределения, т. е. чем выше расположен лист, тем он моложе, тем больше в нем азота, фосфора, калия. Это особенно проявляется при недостатке данного элемента в почве. Для элементов, не подвергающихся повторному использованию (калий, бор, железо), характерен *акропетальный градиент* распределения. Чем старше орган, тем больше содержание в нем указанных элементов.

По отношению к элементам, подвергающимся повторному использованию, признаки голодания будут проявляться прежде всего на бо-

лее старых листьях, тогда как по отношению к элементам, не подвергающимся реутилизации, признаки страдания проявляются в первую очередь на молодых органах. Иначе говоря, градиент страдания растений направлен в противоположную сторону градиента распределения. Указанные положения принимаются во внимание при отборе проб листьев для анализов, позволяющих судить о необходимости для растения внесения того или иного питательного вещества в качестве удобрения.

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ПО РАСТЕНИЮ

Листья, а точнее, хлоропласты снабжают образовавшимися в них органическими веществами все органы растительного организма. Пути передвижения этих веществ неоднородны. Образовавшиеся в хлоропласте вещества должны прежде всего поступить в цитоплазму, затем по паренхимным клеткам в ситовидные трубки флоэмы и по ним к различным потребляющим органам растения.

Различают внутриклеточный, межклеточный паренхимный и флоэмный транспорт веществ (А. Л. Курсанов).

1. Внутриклеточный транспорт. Выход ассимилятов из хлоропластов. В каждом хлоропласте за день количество образовавшихся в процессе фотосинтеза продуктов превосходит их собственную массу. В этой связи большое значение имеет отток ассимилятов в другие части клетки, т. е. внутриклеточный транспорт. Наиболее легко через мембраны хлоропластов проникают триозофосфаты (ФГА, ФДА), которые могут и выходить из хлоропластов, и вновь поступать в них. Проникновение через мембрану хлоропластов фосфорилированных гексоз затруднено. Предполагается, что образующиеся в хлоропластах более сложные углеводы распадаются на триозофосфаты и в таком виде передвигаются в цитоплазму, где могут служить материалом для синтеза гексоз, сахарозы и крахмала. Благодаря указанным превращениям концентрация триозофосфатов в цитоплазме непрерывно снижается, что способствует их притоку по градиенту концентрации. Образовавшиеся в хлоропластах белки также распадаются и оттекают в цитоплазму в виде аминокислот. На свету проницаемость мембран хлоропластов повышается, что способствует оттоку из них различных веществ.

2. Межклеточный паренхимный транспорт. Поступившие в цитоплазму органические соединения не только используются на нужды данной клетки, но и направленно передвигаются к ситовидным трубкам. Межклеточный паренхимный транспорт может осуществляться двумя путями — по плазмодесмам (симпласту) или по свободному пространству (клеточным оболочкам и межклеточным пространствам паренхимы листа). В зависимости от густоты расположения проводящих элементов в листе (сети жилок) расстояния от паренхимной клетки, производящей ассимиляты, до ситовидных элементов флоэмы могут быть различными. Однако в среднем оно не превышает 3—4 клеток и составляет сотые доли миллиметра. Скорость перемеще-



Рис. 47. Фрагменты паренхимных клеток флоэмы. Клеточная оболочка и плазмолемма имеют выросты. Электронно-микроскопическая фотография (по Н. В. Парамоновой).

ния ассимилятов в паренхимных тканях равняется примерно 10—60 см/ч. Это заметно выше скорости обычной диффузии. При передвижении веществ по плазмодесмам такая скорость может достигаться лишь при большой дополнительной затрате энергии. Вместе с тем не у всех растений плазмодесмы хорошо развиты. Все это позволяет считать, что паренхимный транспорт осуществляется не только через плазмодесмы.

В мезофилле листа к свободному пространству (открытому для свободной диффузии) можно отнести промежутки между микрофибриллами целлюлозы в клеточных стенках, а также систему межклетников. Показано, что клетки мезофилла листа обладают значительной секреторной способностью и легко выделяют сахара в свободное пространство. Клетки флоэмных окончаний (передаточные) усиленно абсорбируют сахара и аминокислоты. Отличительной особенностью передаточных клеток являются многочисленные выросты клеточных стенок (рис. 47). Благодаря этим выростам (направленным внутрь клеток) поверхность плазмалеммы возрастает, одновременно это увеличивает емкость свободного пространства и создает благоприятные условия для отдачи веществ во флоэму.

3. Передвижение веществ по флоэме — флоэмный транспорт. Дальний транспорт органических питательных веществ в нисходящем направлении осуществляется в основном по флоэме. Это положение получило подтверждение в опытах с мечеными атомами. Так,

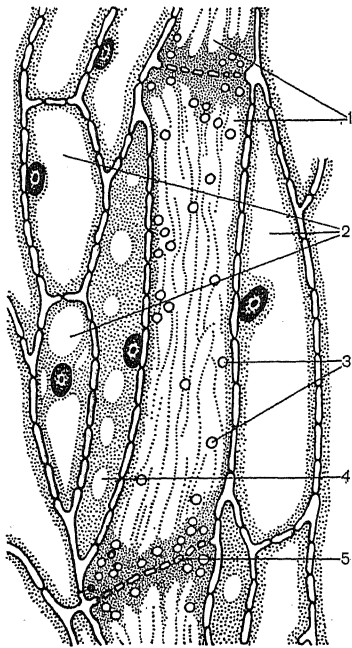


Рис. 48. Флоэма:

1 — ситовидные трубки; 2 — паренхимные клетки; 3 — пластины; 4 — клетки-спутницы; 5 — ситовидная пластинка.

ды, митохондрии. В центре имеется вакуоль, окруженная мембраной-тонопластом. По мере развития структура ситовидных трубок претерпевает значительные изменения. Распадается ядро; пластиды, митохондрии уменьшаются в размере; исчезает тонопласт. На месте вакуоли образуется центральная полость. Цитоплазма располагается в пристенном слое. Отдельные продольные тяжи цитоплазмы пронизывают центральную полость (рис. 48). В полости располагаются сгустки округлой формы, по-видимому, это скопления микротрубочек. Одновременно с этими изменениями в ситовидных пластинках образуются поры, через которые проходят тонкие тяжи цитоплазмы (филаменты); в некоторых случаях они принимают форму микротрубочек. По-видимому, именно в этот период ситовидные трубки служат местом транспорта веществ. По мере старения в порах ситовидных пластинок откладывается углевод каллоза. Каллоза, сужая просветы пор, затрудняет передвижение веществ. У древесных растений отдельные элементы флоэмы функционируют всего один год. По мере образования новых листьев отток из них идет по вновь образовавшимся ситовидным элементам.

Применение ряда методов позволило определить, в какой форме вещества передвигаются по флоэме. 1. Большое значение имела раз-

при нанесении ^{32}P на листья в случае, если флоэму отщепляли от ксилемы и между ними прокладывали вощеную бумагу, меченый фосфор обнаруживался только во флоэме. Эти опыты подтвердили, что нисходящий ток как органических, так и минеральных веществ осуществляется именно по флоэме.

В отличие от ксилемы флоэма представляет собой совокупность живых клеток. В ее состав входят собственно ситовидные трубки, сопровождающие клетки, клетки флоэмной паренхимы и лубяные волокна. Ситовидные трубки представляют собой вертикальные ряды вытянутых в большинстве случаев цилиндрических клеток с тонкими клеточными оболочками. Отдельные клетки (членики) отделены друг от друга ситовидными пластинками, пронизанными многочисленными порами, через которые проходят цитоплазматические тяжи. К каждой клетке ситовидной трубки примыкает богатая цитоплазмой клетка-спутница. Ситовидные трубки образуются из клеток камбия и в первое время не отличаются от других клеток флоэмы. Они содержат подвижную цитоплазму с многочисленными рибосомами, пласти-

работка метода получения флоэмного сока с помощью сосущих насекомых — афид, которые погружают хоботок в ситовидную трубку. Если тело насекомого отрезать, из хоботка будет вытекать флоэмный сок, который и подвергается анализу. 2. Использование $^{14}\text{CO}_2$ позволило проводить анализ меченых соединений непосредственно в проводящих элементах флоэмы. Исследования показали, что 90% или более всех веществ, передвигающихся по флоэме, составляют углеводы. Основной транспортной формой углеводов служит сахароза ($\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$). В опытах А. Л. Курсанова и М. В. Туркиной уже через 5 мин после начала ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ в проводящих пучках обнаруживалась именно сахароза. Вместе с тем у некоторых видов наряду с сахарозой транспортной формой углеводов служат олигосахара (раффиноза, стахиоза), а также некоторые спирты (маннитол, сорбитол). Моносахара (глюкоза и фруктоза) составляют малую долю передвигающихся углеводов.

По-видимому, образование сахарозы происходит в паренхимных клетках флоэмы, откуда она поступает в ситовидные трубки, которые лишены ферментов, разлагающих сахарозу (инвертазы), что и определяет сохранность этого соединения на всем пути его транспорта.

По флоэме в нисходящем направлении может идти передвижение и других питательных элементов как в виде минеральных, так и органических соединений при их оттоке из стареющих органов в процессе реутилизации. Азотистые вещества при их повторном использовании передвигаются по флоэме в виде аминокислот и амидов. Транспорт по флоэме может идти в двух противоположных направлениях, образовавшиеся в листьях ассимиляты передвигаются как вверх — к точкам роста, цветкам и плодам, так и вниз — к корням, вместилищам запасных питательных веществ. Вопрос, идет ли встречный транспорт веществ по одним и тем же ситовидным элементам или по разным, остается пока открытым. Определение скорости передвижения веществ по флоэме проводилось путем наблюдения за быстротой распространения меченых соединений. Оказалось, что скорость передвижения в ситовидных трубках достаточно высока и составляет в среднем 50—100 см/ч. У разных групп растений скорость передвижения может несколько варьировать. У одного и того же растения различные органические вещества могут передвигаться с разной скоростью. Значительное влияние на скорость передвижения оказывают условия внешней среды. В отличие от передвижения по ксилеме на транспорт веществ по флоэме влияют все факторы, изменяющие напряженность процессов обмена веществ. Передвижение по флоэме зависит от температуры. Это можно проследить на опытах, в которых пластинки листа погружали в раствор сахарозы, а черешки заключали в специальную муфту и подвергали воздействию различных температур. Оказалось, что оптимальная температура колеблется между 20 и 30°C. Дальнейшее повышение температуры уже тормозит отток ассимилятов из пластинки листа. Отпущение к резкому охлаждению флоэмы у разных растений неодинаково. Так, южные растения (фасоль) полностью приостанавливают транспорт при тем-

пературе 1—2°C, тогда как у сахарной свеклы подобное охлаждение лишь замедляет передвижение.

Условия минерального питания оказывают заметное влияние на транспорт веществ по флоэме. Особенно много исследований посвящено влиянию *бора*. Показано, что под влиянием бора скорость передвижения сахарозы заметно возрастает. Возможно, это связано с образованием комплексных соединений бора с углеводами. Скорость передвижения ассимилятов ускоряется также под влиянием *фосфора*. Фосфорилированные формы сахаров передвигаются быстрее. Скорость передвижения меняется под влиянием калия. В последнее время появилась гипотеза, согласно которой *калий* поддерживает мембранный потенциал в ситовидных пластинках и тем самым способствует передвижению ассимилятов.

Передвижение веществ по флоэме тормозится в присутствии всех *метаболических ингибиторов*, таких, как азид натрия, иооацетат, динитрофенол и др. Транспорт по флоэме ускоряется при добавлении АТФ. Все эти данные указывают на тесную связь между передвижением веществ по флоэме и метаболизмом.

Наиболее сложен вопрос о *механизме флоэмного транспорта*. Еще в 1930 г. Е. Мюнх выдвинул гипотезу, согласно которой по ситовидным трубкам из одного членика в другой, через поры, движется жидкость с растворенными веществами. Движущей силой этого потока является тургорное давление. Клетки, в которых образуются сахара (донор), характеризуются высоким тургорным давлением, а клетки, в которых сахара потребляются, — низким тургорным давлением (акцептор). Если эти клетки соединены между собой, то жидкость должна перетекать из клеток с высоким давлением в клетки с низким давлением. Все сказанное можно представить в виде схемы (рис. 49).

Гипотеза Мюнха в последнее время приобрела сторонников, однако она не согласуется с многими фактами. Далеко не всегда передвижение идет по градиенту тургорного давления (в сторону его уменьшения). Так, эта гипотеза не позволяет объяснить интенсивную переброску ассимилятов из опадающих листьев или завядающих лепестков цветка, которые обладают, естественно, низким тургорным давлением.

Расчеты показывают, что для передвижения раствора сахарозы с той скоростью, которая наблюдается в ситовидных трубках, пужина сила, значительно превосходящая силу тургорного давления, развиваемую в клетках-донорах.

Альтернативной гипотезой является гипотеза, согласно которой передвижение органических веществ идет по тяжам цитоплазмы с затратой энергии. По данным А. Л. Курсанова существует взаимосвязь между флоэмным транспортом и напряженностью энергетического обмена. Источником энергии для транспорта веществ может быть АТФ, образовавшаяся как в самих ситовидных элементах, так и главным образом в клетках-спутницах. Показано, что клетки-спутницы характеризуются исключительно высокой интенсивностью дыхания и окислительного фосфорилирования. Однако механизм актив-

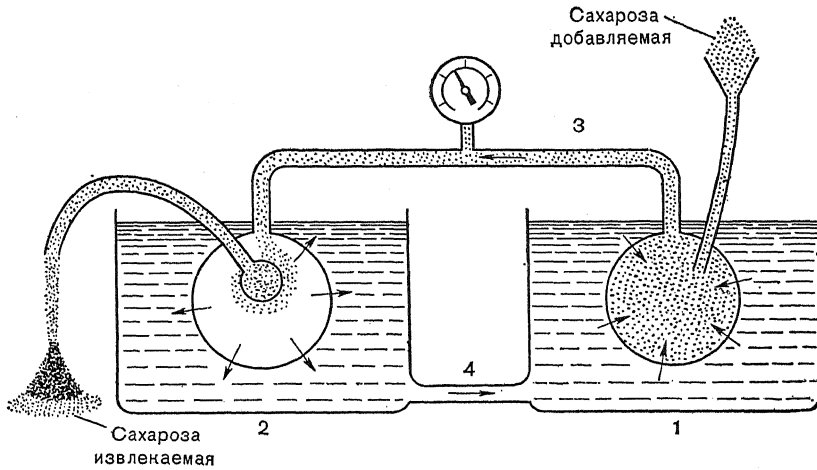


Рис. 49. Схема перетекания раствора под давлением (по Мюнху): 1 — соответствует тканям листа; 2 — тканям, потребляющим ассимиляты; 3 — флоэма; 4 — ксилема.

ного транспорта веществ, проходящего с затратой энергии, еще не ясен. Периодические сокращения белковых тяжей ситовидных трубок могут способствовать перемещению веществ в определенном направлении. Электроопно-микроскопические исследования показали наличие белковых питей и в порах ситовидных пластинок. Возможно, что эти белковые тяжи способны к перистальтическим сокращениям, что и вызывает проталкивание ими раствора или особых гранул-носителей, на которых сконцентрированы ассимиляты. Конечно, эти перистальтические сокращения требуют затраты энергии.

В 1972 г. Д. Фенсом выдвинута гипотеза, что транспорт ассимилятов по флоэме осуществляется с помощью нескольких механизмов. Основное значение при этом придается тем механизмам, которые были рассмотрены, т. е. протеканию раствора под давлением и передвижению, связанному с перистальтическим сокращением белковых тяжей.

Важное значение для роста растительных организмов имеет *направление движения ассимилятов*. Оно во многом определяется интенсивностью использования веществ, потребностями того или иного органа, интенсивностью его роста. Большое значение в распределении питательных веществ в растениях имеют фитогормоны. Транспорт питательных веществ идет в направлении к тем органам, которые характеризуются большим содержанием фитогормонов, в частности ауксинов. Обработка отдельных растений ауксином вызывает усиление притока к ним различных органических веществ. Влияние фитогормонов на передвижение ассимилятов связано с усилением напряженности энергетического обмена (Н. И. Якушкина).

Направление передвижения ассимилятов несколько ограничено расположением производящих их органов, а именно листьев. Показа-

но, что листья, расположенные по разные стороны стебля, а также различные по ярусу (верхние и нижние), снабжают продуктами фотосинтеза разные части и органы растения. Так, известно, что плоды томатов снабжаются ассимилятами, главным образом образовавшимися в листьях, расположенных в непосредственной близости от них.

Список рекомендуемой литературы

Афанасьева М. В. Передвижение питательных веществ в растениях. Изд-во ЛГУ, 1955.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука, 1976.

Либерт Э. Физиология растений. М., Мир., 1976.

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Живая клетка представляет собой открытую энергетическую систему, она обменивается энергией с внешней средой и живет за счет притока энергии извне. Клетка организма может сохранять свою индивидуальность лишь при притоке свободной энергии из окружающей среды. Как только этот приток прекращается, наступает дезорганизация и смерть организма.

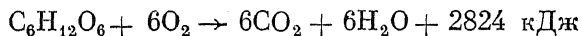
Энергия солнечного света, запасенная при фотосинтезе в органическом веществе, вновь высвобождается и используется на самые различные процессы жизнедеятельности. Энергетический цикл жизни можно представить в виде схемы (рис. 50). Как видно, энергия квантов света, аккумулированная в углеводах, вновь высвобождается в процессе их распада (диссимиляции). В самой общей форме можно отметить, что все живые клетки получают энергию за счет ферментативных реакций, в ходе которых электроны переходят с более высокого энергетического уровня на более низкий.

В природе существуют два основных процесса, в ходе которых энергия солнечного света, запасенная в органическом веществе, высвобождается — это *дыхание* и *брожение*. Дыхание — это *аэробный* окислительный распад органических соединений на простые, неорганические, сопровождаемый выделением энергии. Брожение — это *анаэробный* процесс распада органических соединений на более простые, сопровождаемый выделением энергии. При брожении степень окисленности соединений не меняется.

В случае дыхания акцептором электрона служит кислород, в случае брожения — органические соединения. Процессы, входящие в энергетический цикл, имеют настолько важное значение, что в настоящее время возникла наука биоэнергетика, изучающая молекулярные и субмолекулярные основы трансформации энергии.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Суммарное уравнение реакции дыхания:



Не вся энергия, высвобождаемая при дыхании, может быть использована в процессах жизнедеятельности. Используется организмом в основном та энергия, которая аккумулируется в АТФ и идет

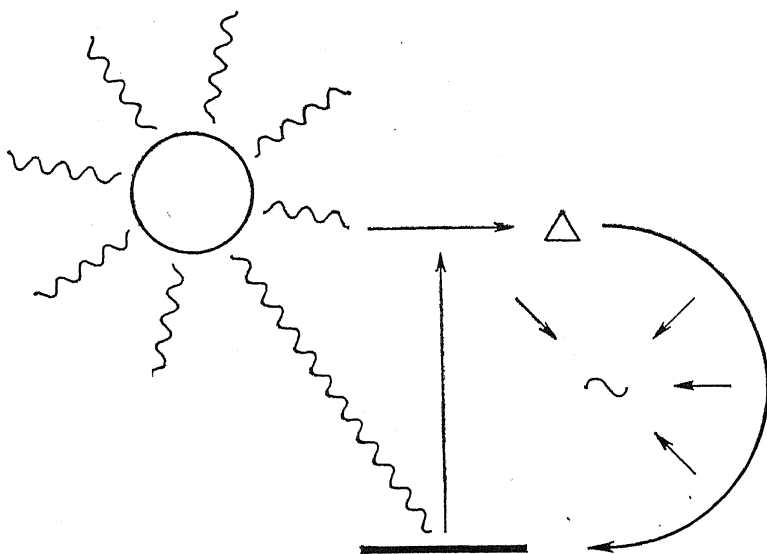


Рис. 50. Энергетический цикл жизни.

на процессы синтеза (белка, нуклеиновых кислот и других важнейших органических соединений), процессы поступления и передвижения питательных веществ и воды, процессы движения, роста и развития организмов. Энергия, не накопленная в АТФ, также частично может быть использована организмом, однако большая ее часть рассеивается в виде тепла и для растения является бесполезной. Выделение энергии в виде тепла приводит к уменьшению упорядоченности структур, т. е. к возрастанию энтропии.

1. ЗНАЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЯ

Дыхание — один из центральных процессов обмена веществ растительного организма.

Значение дыхания не ограничивается тем, что это процесс, поставляющий энергию. Дыхание, подобно фотосинтезу, сложный окислительно-восстановительный процесс, идущий через ряд этапов. На его промежуточных стадиях образуются органические соединения, которые затем используются в различных метаболических реакциях. К промежуточным соединениям относят органические кислоты и пентозы, образующиеся при разных путях дыхательного распада. Таким образом, процесс дыхания — важнейший источник многих метаболитов. Как видно из суммарного уравнения, в процессе дыхания образуется вода. Исследования показали, что эта вода в крайних условиях обезвоживания может быть использована растением и предохранить его от гибели. Благодаря всем этим особенностям дыхание — это центральный метаболический процесс, переплетающийся

многочисленными связями с другими процессами обмена. Процесс дыхания противоположен фотосинтезу. Если фотосинтез — синтетический процесс образования органического вещества, то дыхание — процесс распада, т. е. траты органического вещества. В некоторых случаях, когда энергия дыхания выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. В этой связи к рассмотрению процесса дыхания надо подходить диалектически, помня, что не всегда усиление процесса дыхания является полезным для растительного организма.

2. АДЕНОЗИНТРИФОСФАТ, СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

Процессы обмена веществ включают в себя реакции, идущие с потреблением энергии, и реакции — с выделением энергии. В некоторых случаях эти реакции сопряжены. Однако часто реакции, в которых энергия выделяется, отделены в пространстве и во времени от реакций, в которых она потребляется. В процессе эволюции у растительных и животных организмов выработалась возможность хранения энергии в форме соединений, обладающих богатыми энергией связями. Среди них центральное место занимает аденозинтрифосфат (АТФ). АТФ представляет собой тринуклеотидфосфат, состоящий из азотистого основания (аденина), пентозы (рибозы) и трех молекул фосфорной кислоты. Две концевые молекулы фосфорной кислоты образуют макроэргические связи. В клетке АТФ содержится главным образом в виде комплекса с ионами магния.

Аденозинтрифосфат образуется в процессе дыхания из аденозиндифосфата и остатка неорганической фосфорной кислоты (F_H) с использованием энергии, освобождающейся при окислении различных органических веществ: $\text{АДФ} + \text{F}_\text{H} \rightarrow \text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$.

В 1939—1940 гг. Ф. Липман установил, что АТФ служит главным переносчиком энергии в клетке. Особые свойства этого вещества определяются тем, что конечная фосфатная группа легко переносится с АТФ на другие соединения или отщепляется с выделением энергии, которая может быть использована на физиологические функции. Эта энергия представляет собой разность между свободной энергией АТФ и свободной энергией образующихся продуктов (ΔG). ΔG — это изменение свободной энергии системы или количество избыточной энергии, которая освобождается при реорганизации химических связей. Распад АТФ происходит по уравнению $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АДФ} + \text{F}_\text{H}$, при этом происходит как бы разрядка аккумулятора, при рН 7 выделяется 30,6 кДж. Этот процесс катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой.

Равновесие гидролиза АТФ смещено в сторону завершения реакции, что и обуславливает большую отрицательную величину свободной энергии гидролиза. Это связано с тем, что при диссоциации четырех гидроксильных группировок, при рН 7, АТФ имеет около четырех отрицательных зарядов (рис. 51). Близкое расположение зарядов друг к другу способствует их отталкиванию, и, следовательно, отщеплению фосфатных группировок. В результате гидролиза

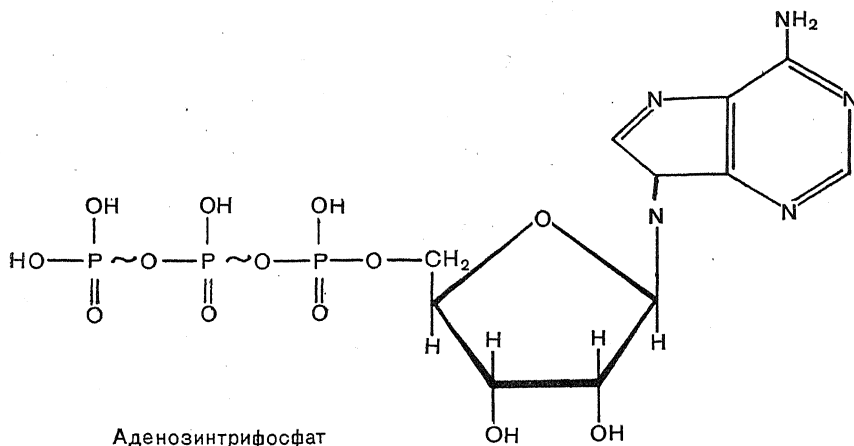


Рис. 51. Структура АТФ.

образуются соединения с одноименным зарядом (АДФ^{-3} и НРО_4^{2-}), которые отталкиваются друг от друга, что препятствует их соединению.

Уникальные свойства АТФ объясняются не только тем, что при ее гидролизе выделяется большое количество энергии, но и тем, что АТФ занимает промежуточное положение по величине свободной энергии гидролиза — 30,6 кДж/моль. Благодаря этому АТФ может служить переносчиком фосфатных групп от фосфорных соединений с более высокой энергией гидролиза, например фосфоенолпируват (53,6 кДж/моль), к соединениям с более низкой энергией гидролиза, например сахарофосфатам (13,8 кДж/моль). Таким образом система АТФ—АДФ является как бы промежуточной или сопрягающей.

3. ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ. РАБОТЫ А. Н. БАХА И В. И. ПАЛЛАДИНА

С химической точки зрения дыхание — это медленное окисление. При окислительно-восстановительных реакциях происходит перенос водорода или электрона от донора ДН_2 (который окисляется) к акцептору А (который восстанавливается): $\text{ДН}_2 + \text{А} \rightarrow \text{Д} + \text{АН}_2$. Для того чтобы судить о направлении движения электронов между какими-либо двумя веществами, вводится понятие стандартного восстановительного потенциала (E_0) — это мера электронного давления. За нуль потенциала условно принят восстановительный потенциал реакции $\text{Н}_2 \rightarrow 2\text{Н}^+ + 2\bar{e}$. Чем более отрицательна величина восстановительного потенциала, тем больше способность данного вещества отдавать электроны (окисляться) или служить восстановителем. Наоборот, чем положительнее величина восстановительного потенциала

данного вещества, тем больше его способность воспринимать электроны (восстанавливаться или служить окислителем). Восстановительный потенциал кислорода равен +0,81В.

В создании современных представлений о биологическом окислении большое значение имели работы двух крупнейших русских ученых — В. И. Палладина и А. Н. Баха.

В. И. Палладин первый стал рассматривать дыхание как ряд ферментативных реакций. Основное значение в процессе окисления он придавал процессу отнятия водорода от субстрата.

Работы А. Н. Баха были посвящены возможности активации кислорода воздуха. Молекулярный кислород — достаточно инертное соединение. Бах выдвинул предположение, что имеются ферменты-оксидазы, активирующие кислород. Он считал, что процесс активации состоит в том, что происходит образование пероксидных соединений.

В настоящее время показано, что в процессе дыхания активируется как водород субстрата, так и кислород воздуха.

4. СУБСТРАТЫ ДЫХАНИЯ

Вопрос о веществах, используемых в процессе дыхания, издавна занимал физиологов. Еще в работах И. П. Бородина было показано, что интенсивность процесса дыхания прямо пропорциональна содержанию в тканях растений углеводов. Это дало основание предположить, что именно углеводы являются основным веществом, потребляемым при дыхании. В выяснении данного вопроса большое значение имеет определение дыхательного коэффициента. *Дыхательный коэффициент* — это объемное или молярное отношение CO_2 , выделенного в процессе дыхания, к поглощенному за этот же промежуток времени O_2 . При нормальном доступе кислорода величина дыхательного коэффициента зависит от субстрата дыхания. Если в процессе дыхания используются углеводы, то процесс идет согласно уравнению $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 = 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$, в этом случае дыхательный коэффициент равен единице $\frac{6\text{CO}_2}{6\text{O}_2} = 1$. Однако, если разложению в процессе дыхания подвергаются более окисленные соединения, например органические кислоты, поглощение кислорода уменьшается, дыхательный коэффициент становится больше единицы. При окислении в процессе дыхания более восстановленных соединений, таких, как жиры или белки, требуется больше кислорода и дыхательный коэффициент становится меньше единицы.

Определение дыхательных коэффициентов разных тканей растений показывает, что в нормальных условиях он близок к единице. Это дает основание считать, что в первую очередь растение использует в качестве дыхательного материала углеводы. При недостатке углеводов могут быть использованы и другие субстраты. Особенно это проявляется на проростках, развивающихся из семян, в которых в качестве запасного питательного вещества содержатся жиры или белки. В этом случае дыхательный коэффициент становится меньше

единицы. При использовании в качестве дыхательного материала жиров происходит их расщепление до глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты могут быть превращены в углеводы через глиоксиплатный цикл. Использованию белков в качестве субстрата дыхания предшествует их расщепление до аминокислот.

ПУТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

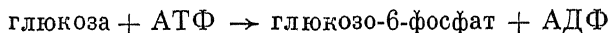
Существуют две основные системы и два основных пути превращения дыхательного субстрата, или окисления углеводов: 1) гликолиз+цикл Кребса (дихотомический), 2) пентозофосфатный (апотомический). Относительная роль этих путей дыхания может меняться в зависимости от типа растений, возраста, фазы развития, а также в зависимости от условий внешней среды. Процесс дыхания растений осуществляется во всех внешних условиях, в которых возможна жизнь. Растительный организм не имеет приспособлений к регуляции температуры, поэтому процесс дыхания осуществляется при температуре от -50 до $+50^{\circ}\text{C}$. Нет приспособлений у растений и к поддержанию равномерного распределения кислорода по всем тканям. Именно необходимость осуществления процесса дыхания в разнообразных условиях привела к выработке в процессе эволюции разнообразных путей дыхательного обмена и к еще большему разнообразию ферментных систем, осуществляющих отдельные этапы дыхания. При этом важно отметить взаимосвязь всех процессов обмена в растительном организме. Изменение пути дыхательного обмена приводит к глубоким изменениям во всем метаболизме растительных организмов.

1. ГЛИКОЛИЗ+ЦИКЛ КРЕБСА

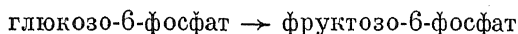
Данный путь дыхательного обмена является наиболее распространенным и, в свою очередь, состоит из двух фаз. Первая фаза — анаэробная (гликолиз) и вторая фаза — аэробная.

Анаэробная фаза дыхания (гликолиз)

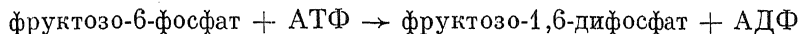
В процессе гликолиза происходит преобразование молекулы глюкозы до двух молекул пировиноградной кислоты $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3 + 2\text{H}_2$. Этот окислительный процесс протекает в анаэробных условиях (в отсутствии кислорода) и идет через ряд этапов. Прежде всего, для того чтобы подвергнуться дыхательному распаду, глюкоза должна быть активирована. Активация глюкозы происходит путем фосфорилирования шестого углеродного атома за счет взаимодействия с АТФ. Реакция идет в присутствии ионов магния и фермента *гексокиназы*:



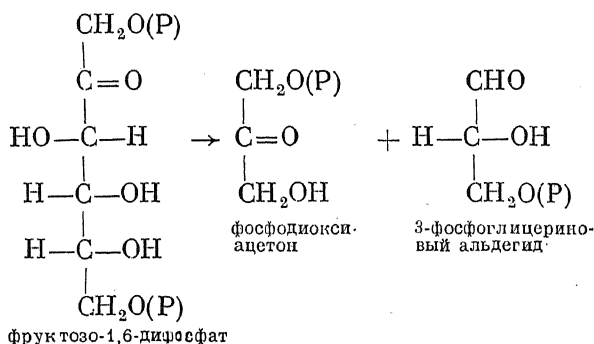
Затем глюкозо-6-фосфат изомеризуется до фруктозо-6-фосфата. Процесс катализируется ферментом *фосфоглюкоизомеразой*:



Далее происходит еще одно фосфорилирование при участии АТФ. Фосфорная кислота присоединяется к первому углеродному атому молекулы фруктозы, процесс катализируется ферментом *фосфофруктокиназой*:

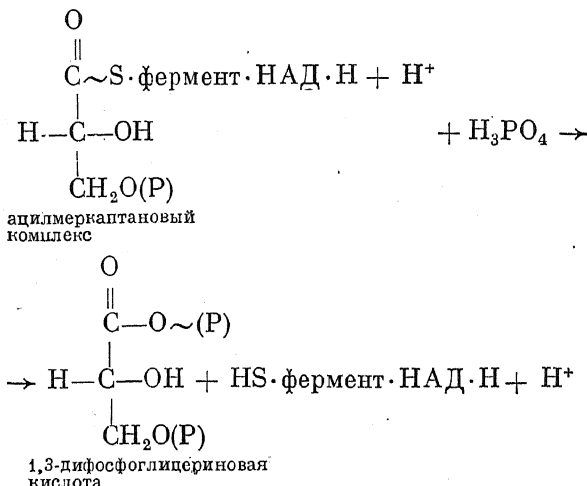
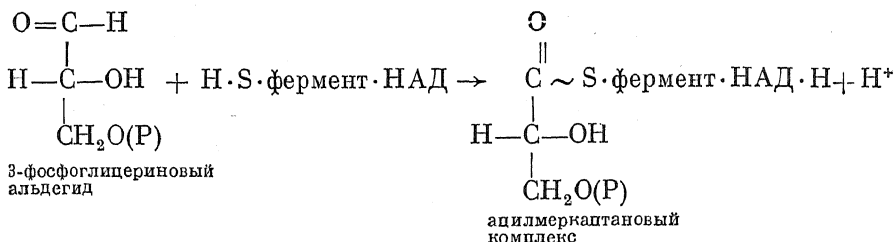


Дальнейшие реакции, составляющие процесс гликолиза, складываются следующим образом: фруктозо-1,6-дифосфат расщепляется с образованием двух триоз, реакция катализируется ферментом *альдолазой*, которая состоит из четырех субъединиц и содержит свободные SH-группы. Реакция протекает по уравнению

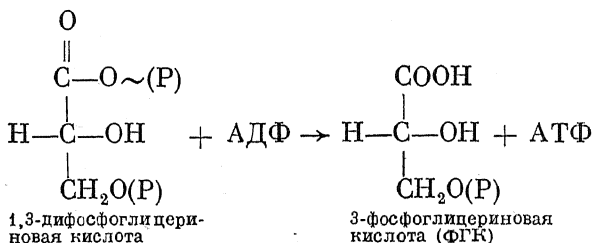


Молекула фосфодиоксиацетона при участии фермента триозофосфатизомеразы превращается также в 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА). Дальнейшим превращениям подвергается именно ФГА, который *окисляется* до 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (ДФГК). Это важнейший этап гликолиза. Сущность его заключается в окислении альдегидной группы в карбоксильную. Окисление идет с выделением энергии. Соприженно с этим идет образование 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (процесс, требующий затраты энергии). Таким образом за счет энергии окисления при участии неорганического фосфата (H_3PO_4) образуется макроэргическая фосфатная связь. Одновременно происходит восстановление кофермента НАД. Реакция катализируется ферментом *глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназой*. Молекула этого фермента состоит из четырех идентичных субъединиц. Каждая субъединица представляет одиночную полипептидную цепь приблизительно из 220 аминокислотных остатков. Фермент содержит SH-группы, которые играют важную роль в окислении ФГА. Кофермент НАД взаимосвязан с ферментом на всем протяжении процесса.

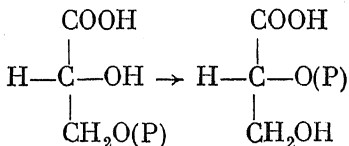
В целом реакции выглядят следующим образом:



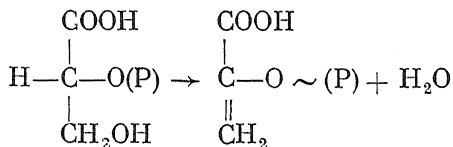
На следующем этапе за счет имеющейся макроэргической связи в 1,3-дифосфоглицериновой кислоте образуется АТФ. Процесс катализируется ферментом *фосфоглицераткиназой*:



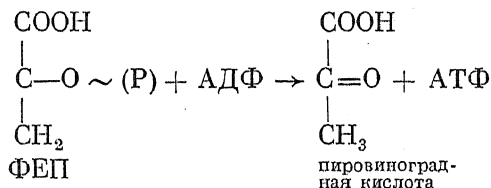
Таким образом, на этом этапе энергия окисления аккумулируется в форме энергии фосфатной связи АТФ. Затем 3-ФГК превращается в 2-ФГК, иначе говоря, фосфатная группа переносится из положения 3 в положение 2. Реакция катализируется ферментом *фосфоглицеромутазой* и идет в присутствии магния:



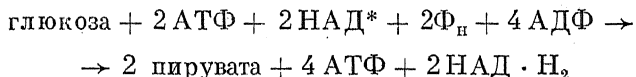
Далее происходит дегидратация ФГК. Реакция идет при участии фермента *енолазы* в присутствии ионов Mg^{2+} или Mn^{2+} . Дегидратация сопровождается перераспределением энергии внутри молекулы, в результате чего возникает макроэргическая связь. Образуется фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП):



Затем фермент *пируваткиназа* переносит фосфатную группу на АДФ, при этом образуется пировиноградная кислота. Для протекания реакции необходимо присутствие ионов Mg^{2+} или Mn^{2+} :



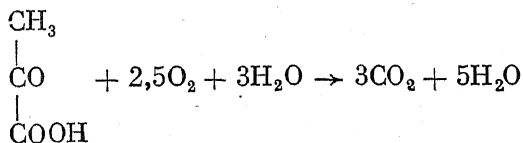
Напишем суммарное уравнение гликолиза:



Таким образом, в результате процесса гликолиза образуются четыре молекулы АТФ, однако две из них покрывают расход на первоначальное активирование субстрата. Следовательно, накапливаются *две молекулы АТФ*. Кроме того, образуются *2 НАД·H₂* и *две молекулы пировиноградной кислоты*. Таков итог процесса гликолиза. Если считать, что при распаде АТФ на АДФ и Ф_H выделяется 30,6 кДж, то за период гликолиза накапливается в макроэргических фосфатных связях всего 61,2 кДж. Прямые определения показывают, что распад молекулы глюкозы до пировиноградной кислоты сопровождается выделением 586,6 кДж. Следовательно, энергетическая эффективность гликолиза сравнительно невелика.

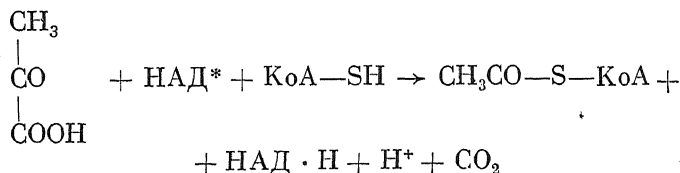
Аэробная фаза дыхания

Вторая фаза дыхания — аэробная — требует присутствия кислорода. В аэробную фазу дыхания вступает пировиноградная кислота. Общее уравнение этого процесса следующее:



Процесс можно разделить на три основные стадии: 1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты; 2) цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Стадия может идти в бескислородной среде; 3) заключительная стадия окисления — электронно-транспортная цепь (ЭТЦ).

Первая стадия — окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты. Общая формула данного процесса следующая:

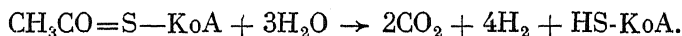


Процесс этот состоит из ряда реакций и катализируется сложной мультиферментной системой *пируватдегидрогеназой*. Пируватдегидрогеназа включает в себя *три фермента и пять коферментов*, тиаминпиродосфат, липоевая кислота, козим А (КоА-SH), ФАД и НАД. Вся эта система имеет молекулярную массу $4,0 \times 10^6$. В результате этого процесса образуется активный ацетат — *ацетилкоэнзим А* (ацетил-КоА), *восстановленный НАД* ($\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$), и выделяется углекислота (*первая молекула*). Восстановленный НАД поступает в цепь переноса электронов, а ацетил-КоА вступает в цикл трикарбоновых кислот. Важно отметить, что пируватдегидрогеназная система ингибируется АТФ. При накоплении АТФ выше определенного уровня превращение пировиноградной кислоты подавляется. Это один из способов регуляции интенсивности протекания аэробной фазы.

Вторая стадия — цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). В 1935 г. венгерский ученый А. Сент Дьердьи установил, что добавление небольших количеств органических кислот (фумаровой, яблочной или янтарной) усиливает поглощение кислорода измельченными тканями. Продолжая эти исследования, Г. Кребс пришел к выводу, что главным путем окисления углеводов являются циклические реакции, в которых происходит постепенное преобразование ряда органических кислот. Эти преобразования и были названы циклом трикарбоновых кислот или циклом Кребса.

Общая схема цикла представлена на рисунке 52. В цикл вступает активный ацетат, или ацетил-КоА. Сущность реакций, входящих в цикл, состоит в том, что ацетил-КоА конденсируется с щавелевоуксусной кислотой (ЩУК). Далее превращение идет через ряд ди- и трикарбоновых органических кислот. В результате ЩУК регенерирует в прежнем виде. В процессе цикла присоединяются три молекулы H_2O , выделяются две молекулы CO_2 и четыре пары водорода, которые восстанавливают соответствующие коферменты (ФАД и НАД).

Суммарная реакция цикла выражена уравнением



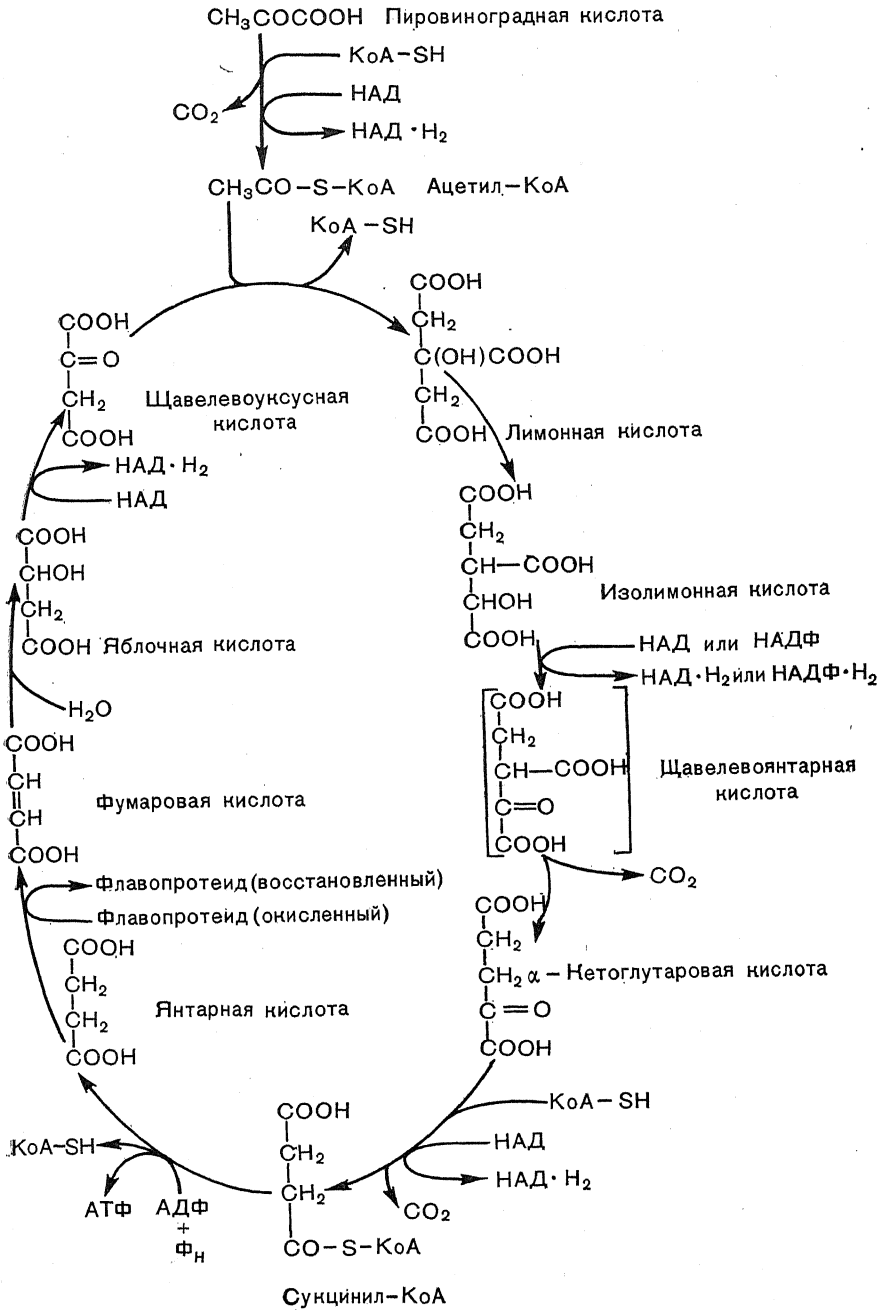


Рис. 52. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

Отдельные реакции протекают следующим образом. Ацетил-КоА, конденсируясь с ЩУК, дает лимонную кислоту, при этом КоА выделяется в прежнем виде. Этот процесс катализируется ферментом *цитратсинтетазой*. Лимонная кислота превращается в изолимонную. На следующем этапе происходит окисление изолимонной кислоты, реакция катализируется ферментом *изоцитратдегидрогеназой*. При этом водород переносится на НАД (образуется $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$). Для протекания этой реакции требуются ионы магния или марганца. Одновременно происходит процесс декарбоксилирования. За счет одного из атомов углерода, вступившего в цикл Кребса, *первая молекула CO_2* выделяется. Образовавшаяся кетоглутаровая кислота подвергается окислительному декарбоксилированию подобно тому, которое разбиралось по отношению к пировиноградной кислоте. Этот процесс также катализируется мультиферментом *кетоглутаратдегидрогеназой*, содержащей тиаминпиродифосфат, липоевую кислоту, коэнзим А, ФАД и НАД. В результате за счет второго атома углерода, вступившего в цикл, выделяется *вторая молекула CO_2* . Одновременно происходит восстановление еще одной *молекулы НАД до $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$* и образуется *сукцинил-КоА*. На следующем этапе сукцинил-КоА расщепляется на янтарную кислоту (сукцинат) и HS-CoA . Выделяющаяся при этом энергия накапливается в макроэргической *фосфатной связи АТФ*. Этот этап важен, так как выделяющаяся энергия непосредственно накапливается в АТФ. Такой тип образования АТФ называют *субстратным фосфорилированием*. Образовавшаяся янтарная кислота окисляется до фумаровой кислоты. Реакция катализируется ферментом *сукцинатдегидрогеназой*, протестической группой которого является ФАД. Одновременно выделяется *третья пара водородов, образуя ФАД $\cdot\text{H}_2$* . На следующем этапе фумаровая кислота, присоединяя молекулу воды, превращается в яблочную кислоту. На последнем этапе цикла яблочная кислота окисляется до ЩУК. Эту реакцию катализирует фермент *малатдегидрогеназа*, активной группой которого является НАД, и происходит выделение *четвертой пары атомов водорода — образуется $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$* . Таким образом ЩУК регенерирует в прежнем виде и может реагировать со следующей молекулой активного ацетата, поэтому практически ЩУК в процессе цикла не расходуется. Одновременно в ходе каждого цикла выделяются две молекулы CO_2 и образуются *три молекулы $\text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$* и молекула $\text{ФАД}\cdot\text{H}_2$. Многие реакции цикла Кребса обратимы, и самое главное, что образовавшиеся в рассмотренных реакциях органические кислоты могут служить материалом для построения аминокислот, белков, жиров и углеводов и поэтому выводятся из цикла. Вместе с тем соединения, входящие в цикл, могут образовываться в ряде других реакций (например, при декарбоксилировании аминокислот) и вступать в цикл. Таким образом, рассмотренные превращения не отделены от других реакций метаболизма, а тесно с ними взаимосвязаны. Для реакций цикла Кребса кислород не требуется. Кислород необходим для регенерации или окисления восстановленных коферментов ($\text{НАД}\cdot\text{H}_2$ и $\text{ФАД}\cdot\text{H}_2$). Количество окисленных форм этих коферментов ограничено. В анаэробных условиях, когда регенерация кофер-

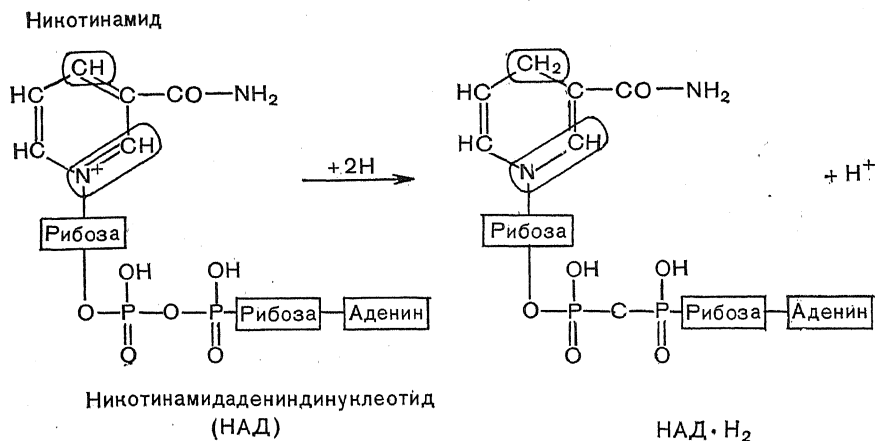


Рис. 53. Окисленная и восстановленная форма пикотинамидадениндинуклеотида (НАД).

ментов невозможна, они быстро оказываются исчерпанными, и весь процесс прекращается. Окисление коферментов осуществляется в дыхательной цепи или цепи переноса водорода и электронов. Конечным акцептором в этой цепи является кислород воздуха. Энергия, высвобождаемая при окислении коферментов, накапливается в макроэргических фосфатных связях АТФ.

Третья стадия — электронно-транспортная цепь (ЭТЦ). В процессе окисления пировиноградной кислоты в цикле Кребса образовались пары водорода $2H$, которые мы можем рассматривать как $2H^+ + 2e^-$. Именно в таком виде они и передаются по цепи переносчиков. Движущей силой транспорта водорода в дыхательной цепи является разность потенциалов. В связи с этим расположение отдельных переносчиков в дыхательной цепи, так же как и в цепи фотосинтетической, определяется величиной их окислительно-восстановительного потенциала (О/В). В начале цепи расположен НАД, обладающий наибольшей отрицательной величиной О/В потенциала ($-0,32$ В), а в конце — кислород с наиболее положительной величиной ($+0,82$ В). Остальные переносчики расположены между ними в порядке последовательного повышения положительного потенциала. Это и позволяет электронам передвигаться по направлению к кислороду (наивысший положительный потенциал). В процессе переноса электронов и водорода важную роль играют ферменты, относящиеся к классу оксидоредуктаз. *Оксидоредуктазы* делятся на три главных подкласса.

Пиридиновые дегидрогеназы, у которых коферментом служит НАД или НАДФ, отнимают два атома водорода от субстрата. При этом к коферментам присоединяется один водород и один электрон (рис. 53). Коферменты НАД и НАДФ связаны с ферментом с помощью ионов металла и сульфгидрильных группировок. В зависимости от белкового носителя, к которому присоединен кофермент

(НАД или НАДФ), различают более 150 пиридиновых дегидрогеназ. Каждая из них специфична по отношению к определенному субстрату. Необходимо учитывать, что НАД и НАДФ могут воспринимать водород и электроны лишь в том случае, если субстрат имеет более отрицательное значение потенциала по сравнению с ними.

Флавиновые дегидрогеназы. Это также большая группа ферментов, катализирующая отнятие 2H от различных субстратов. Простетической группой этих ферментов служат производные витамина В₂ (рибофлавина) — флавинадениндинуклеотид (ФАД) и флавиномононуклеотид (ФМН). Активной частью флавиновых дегидрогеназ служит изоаллоксазиновое кольцо (рис. 54). Простетическая группа у

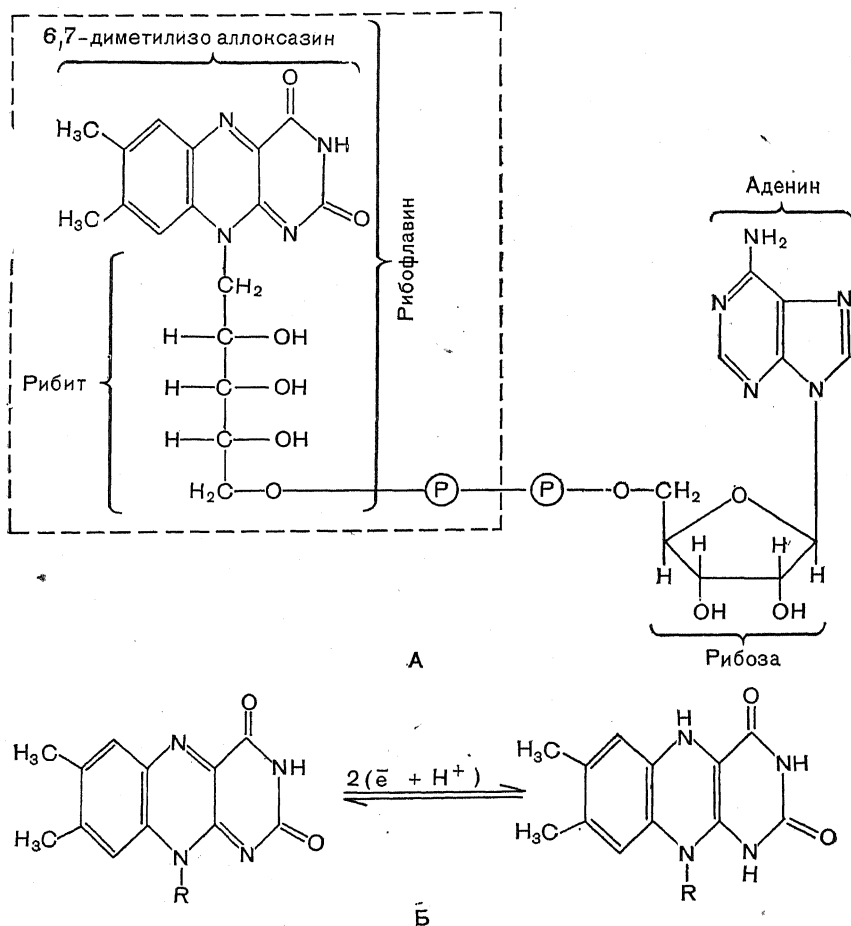


Рис. 54. А — структурные формулы флавиновых нуклеотидов: ФМН (в рамке) и ФАД (вся формула); Б — восстановление и дегидрирование флавиновых нуклеотидов.

флавиновых дегидрогеназ прочно прикреплена к белковому носителю. Специфичность и в этом случае определяется белковой частью фермента.

Цитохромы. Простетическая группа цитохромов представлена железопорфиринами. Железопорфириновая группа (гем) в цитохромах прочно связана с белком через атомы серы аминокислоты цистеина.

Известно около 20 цитохромов, которые делятся на четыре главных класса: *a*, *b*, *c*, *d*, отличающихся между собой природой простетической группы. Цитохромы *a* содержат железопорфирины, цитохромы *b* — железопропорфирины, цитохромы *d* — железогидропорфирины. В каждую группу цитохромов входит по несколько различающихся между собой ферментов.

Роль цитохромов заключается в переносе электрона от флавиновых дегидрогеназ к кислороду воздуха. Однако непосредственно с кислородом воздуха может реагировать только цитохромоксидаза, которая, кроме железа, содержит атомы меди.

Помимо перечисленных ферментов, в переносе электронов по дыхательной цепи принимает участие так называемый кофермент *Q* (убихинон). Это производное бензохинона.

Путь переноса водорода и электрона представлен на схеме (рис. 55). Водород от НАД переносится на флавиновую дегидрогеназу и далее на кофермент *Q*. При этом НАД остается в окисленной форме и может воспринимать следующую пару водородов. В дальнейшем идет перенос электронов, а водороды в виде H^+ выбрасываются на наружную сторону мембраны. Присоединяя электрон, железо цитохрома переходит из окисленной формы (Fe^{3+}) в восстановленную (Fe^{2+}). Переходя от одного цитохрома к другому, электроны попеременно осуществляют окислительно-восстановительные превращения. На внутренней стороне мембраны два электрона присоединяются к кислороду. Одновременно на наружной стороне мембраны накапливаются два H^+ . Кислород (O^{2-}) взаимодействует с водородом воды, находящимся внутри митохондриального пространства ($0,5 O_2^{2-} + 2H^+$). При переносе электронов свободная энергия системы постепенно уменьшается. Общее изменение энергии при переносе пары водородов и пары электронов от НАД на кислород можно рассчитывать по формуле $\Delta G_0 = nF\Delta E_0$; $\Delta G_0 = 2 \times 96\ 633,97 \text{ Дж} \times 1,14 = 220,8 \text{ кДж}$, n — число электронов = 2, F — фарада = 96 633,97 Дж, ΔE_0 — разность потенциалов между участком цепи от $-0,32$ до $+0,82 = 1,14$, ΔG_0 — стандартное изменение свободной энергии. Таким образом, изменение свободной энергии системы составляет около 220,8 кДж.

Окислительное фосфорилирование. В 1939—1940 гг. советский биохимик В. А. Белицер указал, что выделяющаяся в процессе передачи по дыхательной цепи электронов энергия частично накапливается в АТФ. Накопление энергии окисления в АТФ при продвижении электрона по цепи переносчиков называют окислительным фосфорилированием. Свободная энергия гидролиза АТФ равна 30,6 кДж. Исходя из того, что уменьшение свободной энергии системы

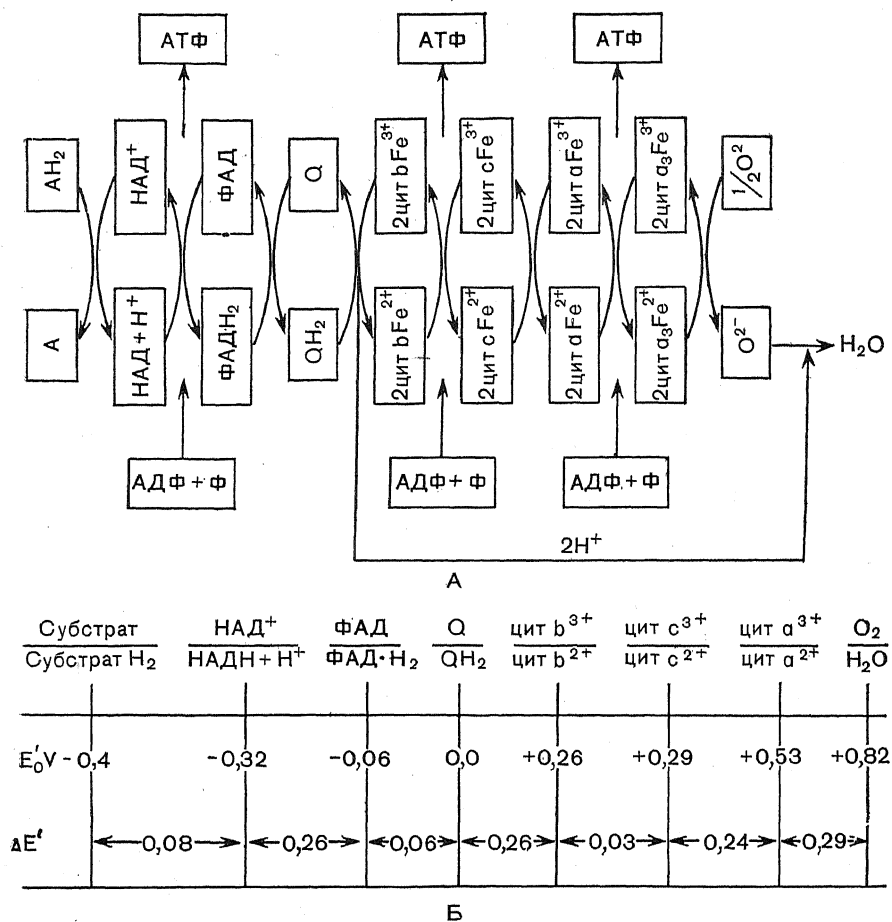


Рис. 55. А — электронно-транспортная цепь; Б — окислительно-восстановительные потенциалы переносчиков ЭТЦ.

при переносе пары электронов с НАД на кислород составляет 220,8 кДж, можно было предположить возможность образования из АДФ + Ф_н семи молекул АТФ. Однако оказалось, что при переносе пары водородов и пары электронов образуется всего три молекулы АТФ. Были установлены и места в электронно-транспортной цепи, где образуется АТФ. Так, *первая молекула АТФ* образуется при переносе пары водородов от пиридиновой к флавиновой дегидрогеназе. *Вторая* — при переносе пары электронов от цитохрома b к цитохрому с, и *третья* — при переносе электронов от цитохрома а к цитохром-оксидазе. Места образования АТФ в дыхательной цепи не являются случайными. Именно на этих участках выделяется достаточное для образования молекул АТФ количество энергии. Таким образом про-

цесс окисления сопряжен с процессом фосфорилирования. Это и есть окислительное фосфорилирование. Степень сопряженности окисления и фосфорилирования может быть разной в зависимости от условий и от состояния клеток. Показателем сопряженности окисления и фосфорилирования служит коэффициент фосфорилирования P/O . Это отношение связанного неорганического фосфора ($АДФ + \Phi_n \rightarrow АТФ$) к поглощенному в процессе дыхания кислороду. Перенос двух электронов к кислороду по дыхательной цепи сопровождается тремя фосфорилированиями. Следовательно, в этом случае коэффициент $P/O = 3$. Существуют вещества, разобщающие процесс окисления и фосфорилирования. К таким разобщителям относится, например, динитрофенол. При его добавлении процесс окисления даже усиливается, количество выделенной углекислоты и поглощенного кислорода возрастает, однако фосфорилирование не идет. Вся энергия выделяется в виде тепла. Коэффициент P/O падает до 0. На величину P/O оказывают влияние внешние условия. При засухе дыхание усиливается, а накопления энергии в виде АТФ не происходит, коэффициент P/O резко падает. Коэффициент фосфорилирования резко падает при заболевании организмов.

Механизм образования АТФ в процессе окислительного фосфорилирования до настоящего времени не может считаться выясненным. Так же как и для фотофосфорилирования, наибольшее признание в последнее время получили хемии-осмотическая теория английского биохимика П. Митчелла. Переносчики дыхательной цепи сосредоточены в мембране митохондрий. При этом они как бы вплетены в митохондриальную мембрану и составляют дыхательные ансамбли. Дегидрогеназы НАД, ФАД присоединяют к себе водород, извлекая его из субстратов, образовавшихся в результате реакции цикла Кребса. При переходе на цитохромную систему осуществляется перенос электронов. При этом ион водорода (H^+) выбрасывается из внутримитохондриального пространства наружу, благодаря этому создается градиент ионов водорода — градиент рН. Мембрана оказывается поляризованной. С наружной стороны мембраны накапливаются ионы H^+ , а с внутренней — ионы OH^- (рис. 56). Возникающий электрохимический мембранный потенциал является движущей силой для синтеза АТФ. Синтез АТФ катализируется локализованной в мембране АТФ-азой. Согласно закону действия масс, при удалении воды, реакция образования АТФ протекает с высокой скоростью ($АТФ + \Phi_n \rightarrow АТФ + НОН$). Митчелл предполагает, что в силу градиента рН ионы OH^- воды попадают в наружное пространство, а ионы H^+ — во внутреннее. Это способствует непрерывному удалению воды и образованию АТФ. При переносе пары электронов во внешнее пространство выбрасывается шесть ионов водорода, что и приводит к образованию трех молекул АТФ.

Наряду с фосфорилирующим существует окисление, не сопровождаемое фосфорилированием (В. П. Скулачев). Энергия этого окисления не накапливается в АТФ. Однако она может быть в определенных условиях использована на процессы транспорта ионов. Так ряд двухвалентных катионов может с высокой скоростью транспортиро-

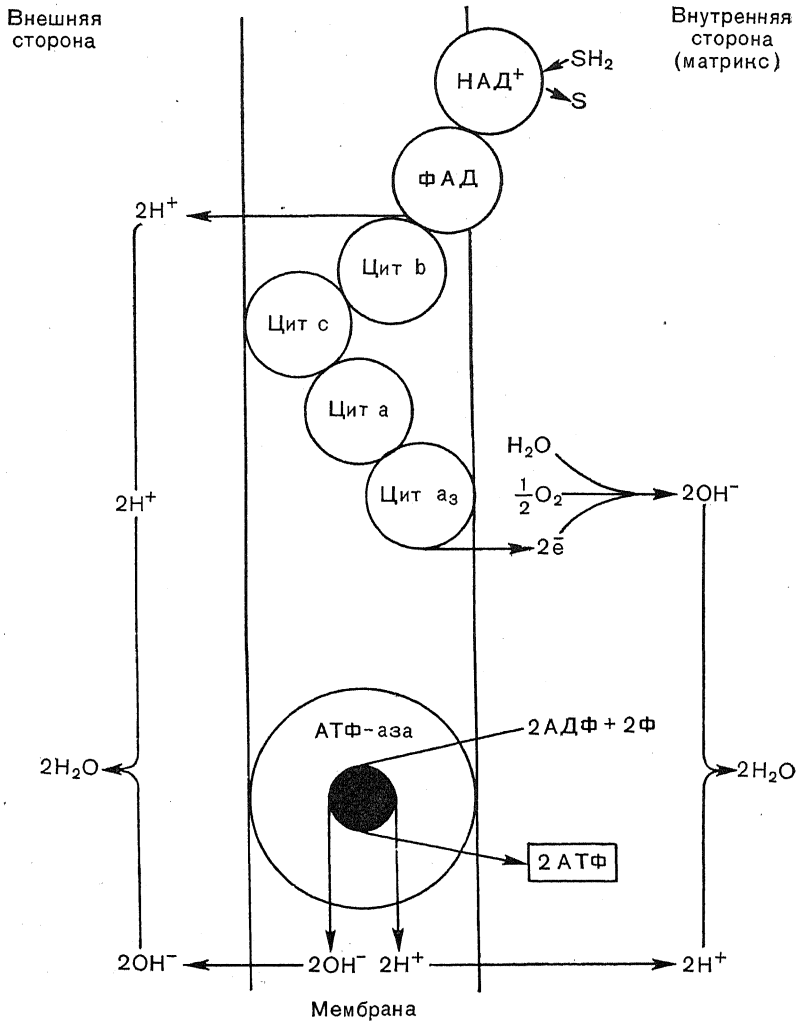
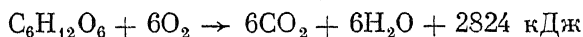


Рис. 56. Схема образования АТФ согласно хемиосмотической теории Митчелла.

ваться против градиента концентрации внутрь митохондрий. Это происходит благодаря тому, что внутренняя сторона мембраны оказывается заряжена отрицательно, возникает трансмембранный потенциал. Катионы в силу электрического притяжения поступают и накапливаются во внутреннем пространстве митохондрий. Таким образом, энергия дыхания превращается в электрическую и используется на осмотическую работу. В этом случае можно говорить о сопряженном нефосфорилирующем окислении.

Энергетический баланс процесса дыхания

Подведем итоги энергетики процесса дыхания. Подсчитаем, сколько всего молекул АТФ образуется при распаде одной молекулы глюкозы. В первую анаэробную фазу дыхания при распаде молекулы глюкозы до двух молекул пировиноградной кислоты накапливаются *две молекулы АТФ*. Одновременно на этой фазе дыхания при окислении ФГА до ФГК образуются две молекулы восстановленных коферментов (2 НАД·Н₂). Они вступают в дыхательную цепь, что приводит к образованию еще *шести молекул АТФ*. В аэробной фазе дыхания при окислении пировиноградной кислоты образуются 4НАД·Н₂. Их окисление в дыхательной цепи приводит к образованию 12 АТФ. Кроме того, в цикле Кребса восстанавливается одна молекула флавиновой дегидрогеназы — ФАД·Н₂. Окисление этого соединения в дыхательной цепи приводит к образованию 2 АТФ. Одно фосфорилирование между НАД и ФАД не происходит. При окислении молекулы α-кетоглутаровой кислоты до янтарной энергия непосредственно накапливается в *одной молекуле АТФ* (субстратное фосфорилирование). Таким образом, окисление одной молекулы пировиноградной кислоты до СО₂ и Н₂О сопровождается образованием *пятнадцати молекул АТФ*. Однако при распаде молекулы глюкозы образовались две молекулы пировиноградной кислоты. Следовательно, всего в аэробной фазе дыхания образуется 30 молекул АТФ + 2 АТФ в анаэробной фазе и + 6 АТФ в результате окисления НАД·Н₂, образовавшегося также в анаэробной фазе дыхания. Итого *38 молекул АТФ* образуется в процессе окислительного распада молекулы глюкозы. На образование этих 38 молекул затрачено 38 × 30,6 кДж = 1162,8 кДж. Всего в процессе распада глюкозы выделяется 2824 кДж:



Таким образом КПД процесса дыхания при самых благоприятных условиях составляет около 40 %.

Подводя итоги, можно сказать, что биологическое окисление — это многоступенчатый ферментативный процесс, сопровождаемый выделением энергии.

Химизм процесса брожения

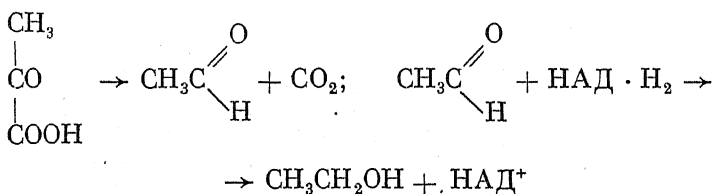
Брожение — это внутренний окислительно-восстановительный процесс, при котором акцептором электронов служит органическая молекула и при котором суммарная степень окисления образующихся продуктов не отличается от степени окисления сбраживаемого вещества.

С. П. Костычев выдвинул положение о *генетической связи* процессов брожения и дыхания. При этом он опирался на следующие факты: 1. У высших растений был найден весь набор ферментов, который катализирует отдельные этапы процесса брожения. 2. При

временном попадании в условия анаэробнозa высшие растения определенное время существуют за счет энергии, выделяющейся в процессе брожения. Правда, поскольку процесс брожения энергетически значительно менее эффективен, в анаэробных условиях рост растений приостанавливается. Кроме того, продукты брожения, в частности спирт, ядовиты, и их накопление приводит к гибели растения. З. При добавлении к клеткам факультативных анаэробов (дрожжи) полусброженных сахаров интенсивность дыхания у них резко возрастает, следовательно, полусброженные продукты являются лучшим субстратом дыхания по сравнению с неизмененными сахарами.

В настоящее время общепризнано, что первые этапы (гликолиз) протекают одинаково при процессах как дыхания, так и брожения. Поворотным моментом является образование пировиноградной кислоты. В аэробных условиях пировиноградная кислота распадается до CO_2 и воды (дыхание), тогда как в анаэробных она преобразуется в различные органические соединения (брожение). Организм обладает способностью при изменении условий переключать процессы, прекращая брожение и усиливая дыхание и наоборот. Впервые в опытах Пастера было показано, что в присутствии кислорода процесс брожения у дрожжей тормозится и заменяется процессом дыхания. Одновременно резко сокращается распад глюкозы. Это явление оказалось характерным для всех факультативных анаэробных организмов, включая и высшие растения, и получило название эффекта Пастера. Сокращение расхода глюкозы в присутствии кислорода целесообразно, поскольку при дыхательном распаде выход энергии значительно выше, а следовательно, глюкоза используется более экономно. Однако осуществление разбираемого эффекта требует специальных механизмов, которые будут рассмотрены далее.

В зависимости от получаемого продукта различают разные типы брожения. При спиртовом брожении пировиноградная кислота, образовавшаяся в процессе гликолиза, декарбоксилируется с образованием уксусного альдегида при участии фермента карбоксилазы, а затем восстанавливается до этилового спирта ферментом алкогольдегидрогеназой:



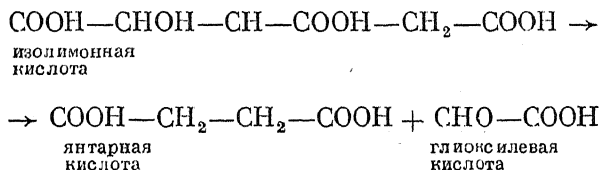
Ни та, ни другая реакция не сопровождается образованием АТФ. В связи с этим выход АТФ при спиртовом брожении такой же, как при гликолизе (первой фазы брожения и дыхания), и составляет две молекулы при распаде 1 моль глюкозы. Восстановленные никотинамидные коферменты ($\text{НАД} \cdot \text{H}_2$), образовавшиеся в процессе глико-

лиза, не поступают в дыхательную цепь (у анаэробных организмов ее и нет), а используются для восстановления уксусного альдегида до спирта. Следовательно, энергетический выход процессов брожения крайне низок. Процесс брожения служит источником энергии для облигатных (обязательных) или факультативных анаэробных организмов.

Разные микроорганизмы осуществляют и разные типы брожения. Так, *молочнокислые бактерии* накапливают молочную кислоту. При этом пировиноградная кислота восстанавливается до молочной кислоты. Для некоторых облигатных анаэробных микроорганизмов, например азотфиксирующей бактерии *Clostridium pasteurianum*, характерно образование в процессе брожения масляной кислоты.

Глиоксилатный цикл

В растительном организме существует большое разнообразие путей дыхательного обмена, проявляющихся в разных условиях среды. Так, в некоторых случаях цикл Кребса заменяется глиоксилатным циклом. При этом первые этапы превращений до образования изолимонной кислоты идут тем же путем. Затем ход реакций меняется под влиянием фермента *изоцитразы*, происходит расщепление изолимонной кислоты на янтарную и глиоксилевую:



Янтарная кислота выходит из цикла, а глиоксилевая кислота соединяется с ацетил-КоА и образует яблочную кислоту. Ацетил-КоА образуется при окислении жирных кислот. Яблочная кислота, в свою очередь, окисляется до щавелевоуксусной кислоты, что и завершает цикл (рис. 57).

При окислении яблочной кислоты одна пара атомов водорода присоединяется к НАД и вступает в дыхательную цепь. Таким образом, в результате глиоксилатного цикла образуются три молекулы АТФ и одна молекула янтарной кислоты. Янтарная кислота служит материалом для образования различных органических веществ. Например, она может превращаться в пировиноградную кислоту, далее в углеводы. Особенное значение глиоксилатный цикл имеет в процессе превращения жиров в сахара. Ферменты, участвующие в реакциях этого цикла, всегда присутствуют в семенах растений, богатых жирами (клеверина, подсолнечник и др.). В этом случае жирные кислоты служат источником ацетил-КоА. Значение разбираемого цикла связано также с тем, что глиоксилевая кислота может служить

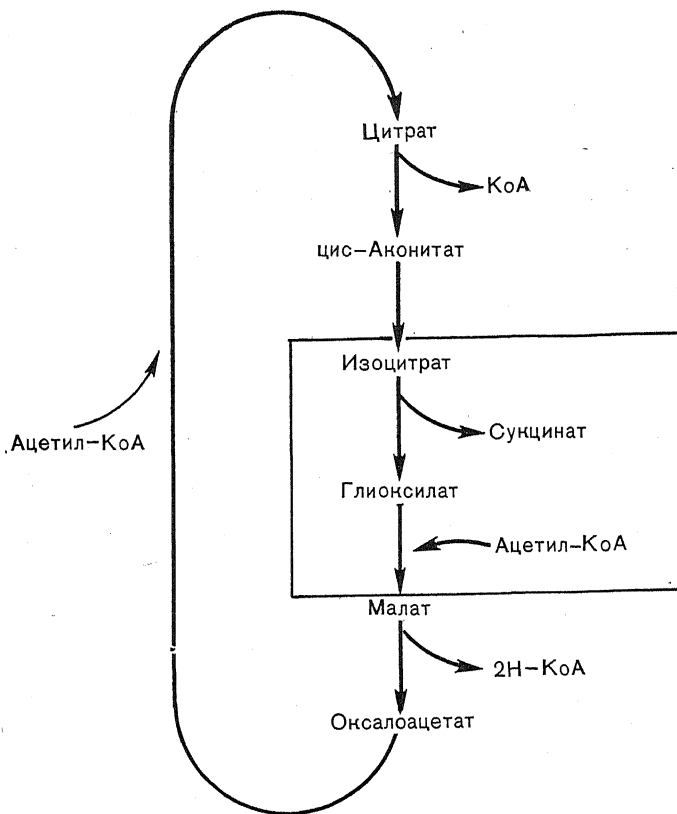
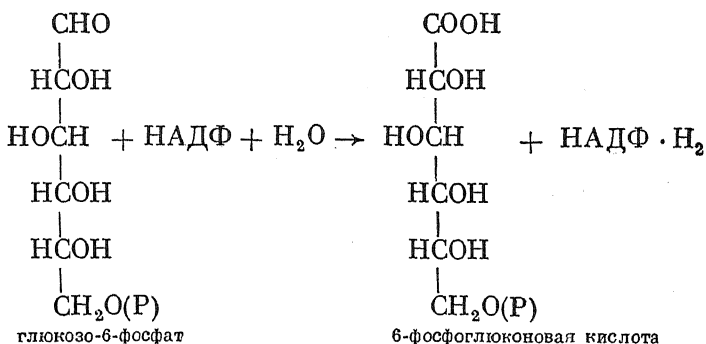


Рис. 57. Глиоксилатный цикл

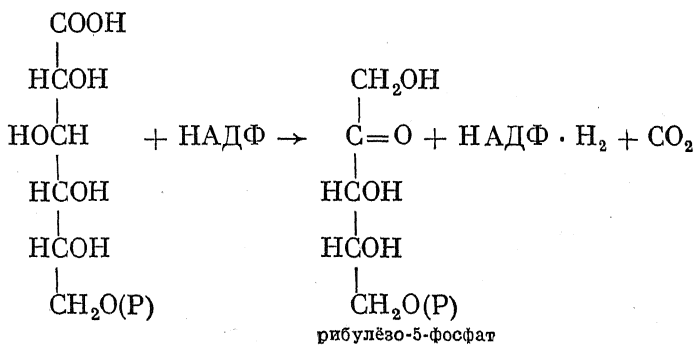
материалом для образования порфиринов, а следовательно, и хлорофилла (через реакции гликолиза, идущие в обратном направлении). Необходимо также отметить, что глиоксилатный цикл осуществляется в особых органеллах — глиоксисомах.

2. ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ПУТЬ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Наряду с разложением глюкозы в процессе гликолиза существует другой, не менее распространенный путь — пентозофосфатный, или апотомический. В этом случае глюкоза также подвергается первоначальному фосфорилированию с образованием глюкозо-6-фосфата, затем пути расходятся. Монофосфорный эфир глюкозы подвергается окислению при участии фермента *глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы*. Коферментом является НАДФ, при этом образуется фосfogлюкошоновая кислота. Процесс происходит следующим образом:



На следующем этапе происходит процесс окислительного декарбок-силирования фосфоглюконовой кислоты. В результате этой реакции отщепляется одна молекула углекислоты и образуется пятиуглерод-ный сахар рибулёзо-5-фосфат. Отсюда и название — пентозофосфат-ный цикл, или апотомический путь (апотомия — усекновение). Реак-ция катализируется ферментом *фосфоглюконатдегидрогеназой* с ко-ферментом НАДФ:



Для прохождения полного цикла реакций необходимы три моле-кулы гексозомонофосфата, которые превращаются в три молекулы рибулёзо-5-фосфата по уравнению $3 \text{ гексозомонофосфата} + 6\text{НАДФ} + 3\text{H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{ пентозофосфата} + 6\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2 + 3\text{CO}_2$. Три образовавшиеся молекулы пентозы (рибулёзо-5-фосфата) претерпевают превращения. *Первая* молекула рибулёзо-5-фосфат под влиянием фермента эпимер-разы превращается в ксилулозо-5-фосфат. *Вторая* молекула рибу-лёзо-5-фосфата превращается в рибозо-5-фосфат под влиянием фер-мента *фосфопентоизомеразы*.

Ксилулозо-5-фосфат реагирует с рибозо-5-фосфатом, в результате получается семиуглеродный сахар — седогептулозо-7-фосфат и фос-фоглицериновый альдегид. Это последняя реакция идет под влиянием транскетолазы:

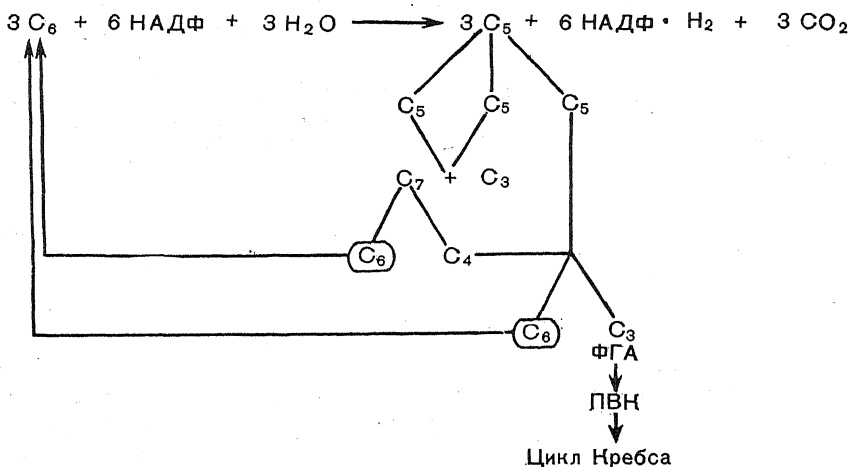
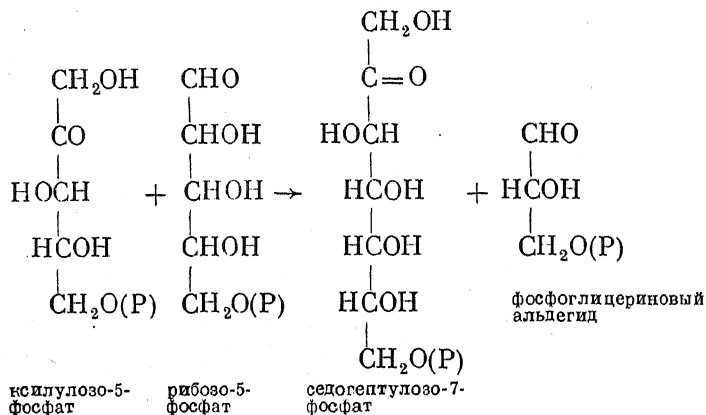
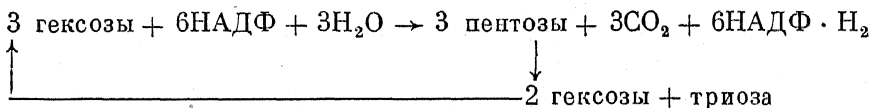


Рис. 58. Пентозофосфатный цикл.



Семиуглеродный сахар реагирует с ФГА, при этом образуется фруктозо-6-фосфат и эритрозофосфат. Фруктозо-6-фосфат изомеризуется до глюкозо-6-фосфата. Эритрозофосфат вместе с третьей молекулой рибулозо-5-фосфата также дает глюкозо-6-фосфат и ФГА. В целом процесс представлен на рисунке 58, а также может быть суммирован в следующем виде:



Триоза (ФГА) может претерпевать превращения по гликолитическому пути до пировиноградной кислоты и далее вступать в цикл Кребса.

Рассмотренный путь распада глюкозы снабжает растения пентозами и восстановленным никотинамидадениндинуклеотидфосфатом (НАДФ·Н₂). Окисление НАДФ·Н₂ идет через дыхательную цепь, при этом первоначально НАДФ·Н₂ взаимодействует с НАД. Как видно из уравнения, в пентозофосфатном цикле из каждых трех молекул глюкозы распадается одна, при этом выделяются 3 молекулы СО₂ и образуются 6НАДФ·Н₂ и ФГА. При включении 6НАДФ·Н₂ в дыхательную цепь образуется 18 молекул АТФ. Если считать, что 1 молекула АТФ используется на предварительное фосфорилирование гексозы, то накапливается 17 молекул АТФ. Вместе с тем при превращении фосфоглицерипового альдегида в пировиноградную кислоту и ее окислении через цикл Кребса образуется еще 20 молекул АТФ. Таким образом, при окислении по пентозофосфатному пути одной молекулы глюкозы выделяется 37 молекул АТФ. Следовательно, с энергетической стороны апотомический путь почти не отличается от гликолитического. Однако они сильно различаются по промежуточным продуктам.

Существует ряд методов, с помощью которых можно установить соотношение путей дыхательного обмена (применение специфических ингибиторов, метод с использованием меченых атомов и др.). Однако все они имеют свои недостатки, и в силу этого к экспериментальным данным по этому вопросу надо подходить с большой осторожностью. Внимательное рассмотрение реакций окисления глюкозы, связанных с пентозофосфатным путем, показывает его большое сходство с превращением углеводов в фотосинтетическом цикле Кальвина. Возможно, что благодаря наличию одинаковых промежуточных продуктов, эти процессы в ряде пунктов взаимосвязаны.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ

Показатели интенсивности дыхания прямо противоположны показателям интенсивности фотосинтеза. Интенсивность дыхания можно определить: 1) по количеству выделенной углекислоты, 2) по количеству поглощенного кислорода, 3) по убыли сухой массы. Все эти три показателя рассчитываются на единицу массы в единицу времени.

1. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕСС ДЫХАНИЯ

Температура. Дыхание у ряда растений осуществляется и при температуре ниже 0°C. Так, у хвои ели процесс дыхания идет даже при температуре —25°C. С повышением температуры интенсивность дыхания возрастает. Однако это происходит лишь до определенного температурного предела, выше которого начинается инактивация ферментов и интенсивность дыхания снижается. При этом надо учитывать длительность выдерживания растения при данной темпера-

туре. При кратковременной экспозиции интенсивность дыхания возрастает при повышении температуры до 35°C и даже 40°C. При длительном выдерживании в такой температуре интенсивность дыхания уменьшается. В процессе эволюции растения приспосабливаются к определенным температурным условиям. В этой связи на характер реагирования растений сказываются происхождение растений, географический ареал их распространения.

Для суждения о влиянии температуры на какой-либо процесс обычно оперируют величиной *температурного коэффициента*. Температурный коэффициент (Q_{10}) процесса дыхания зависит от типа растений и от градаций температуры. Так, при повышении температуры от 5 до 15°C Q_{10} может возрасти до 3, тогда как повышение температуры от 30 до 40°C увеличивает интенсивность дыхания менее значительно (Q_{10} около 1,5). Большое значение имеет фаза развития растений. По данным Б. А. Рубина, на каждой фазе развития растений для процесса дыхания наиболее благоприятны те температуры, на фоне которых обычно проходит эта фаза. Изменение оптимальных температур при дыхании растений в зависимости от фазы развития связано с тем, что в процессе онтогенеза меняются пути дыхательного обмена. Между тем для разных ферментных систем наиболее благоприятным являются разные температуры. Так, температурный минимум работы цитохромов лежит выше по сравнению с флавиновыми дегидрогеназами. В этой связи интересно, что в более поздние фазы развития растений наблюдаются случаи, когда флавиновые дегидрогеназы выступают в роли конечных оксидаз, передавая водород непосредственно кислороду воздуха.

Снабжение кислородом. Кислород необходим для протекания аэробной фазы дыхания, именно кислород является конечным акцептором электронов, движущихся по дыхательной цепи. В отсутствие кислорода дыхание уступает место брожению. По мере увеличения содержания кислорода аэробное дыхание усиливается, а брожение ослабляется. Однако при содержании кислорода ниже 5% брожение еще продолжается и выделение углекислоты несколько превышает поглощение кислорода. Это приводит к тому, что дыхательный коэффициент, как правило, становится больше единицы. При дальнейшем повышении содержания кислорода процесс брожения полностью ингибируется (эффект Пастера) и дыхательный коэффициент становится равным единице. Увеличение содержания кислорода выше 5—8% обычно уже не сказывается на интенсивности дыхания. Однако из этого общего положения имеются исключения. Снабжение растительных тканей и клеток кислородом зависит не только от его содержания во внешней среде, но и от скорости его поступления. Между тем часто проникновение кислорода к тем или иным тканям затруднено. Это обстоятельство может проявляться на семенах и на плодах с плотной оболочкой. В этом случае увеличение концентрации кислорода в среде до 20% и более повышает интенсивность дыхания. Если семя гороха лишить оболочки, то интенсивность дыхания возрастает с повышением содержания кислорода в среде примерно до 5—10%. Однако дыхание неповрежденных семян возрастает при уве-

личении содержания кислорода до 20% и более. Кислород оказывает стимулирующее влияние на процесс фотодыхания.

Содержание углекислого газа. CO_2 является конечным продуктом как брожения, так и аэробного дыхания. При довольно высоких концентрациях CO_2 , значительно превышающих те, которые обычно окружают растительный организм (выше 40%), процесс дыхания тормозится. Торможение вызывается несколькими причинами: 1. Высокая концентрация CO_2 может оказывать общее анестезирующее влияние на растительный организм. 2. CO_2 тормозит активность ряда дыхательных ферментов. 3. Повышение содержания CO_2 вызывает закрытие устьиц (с. 69), что затрудняет доступ кислорода и косвенно тормозит процесс дыхания.

Содержание воды. Небольшой водный дефицит растущих тканей увеличивает интенсивность дыхания. Это связано с тем, что водный дефицит и даже подвядание листьев усиливает процессы распада сложных углеводов (крахмала) на более простые (сахара). Увеличение содержания сахаров этого основного субстрата дыхания усиливает сам процесс. Вместе с тем при водном дефиците нарушается сопряжение окисления и фосфорилирования. Дыхание в этих условиях представляет в основном бесполезную трату сухого вещества. При длительном завядании растение расходует сахара и интенсивность дыхания падает. Иная закономерность характерна для органов, находящихся в состоянии покоя. Увеличение содержания воды в семенах с 12 до 18% уже увеличивает интенсивность дыхания в 4 раза. Дальнейшее повышение содержания воды до 33% приводит к увеличению интенсивности дыхания примерно в 100 раз. При перемещении растения или ткани из воды в раствор солей дыхание усиливается — это так называемое солевое дыхание.

Свет. Вопрос о влиянии света на интенсивность дыхания изучался многими физиологами. Решение этого вопроса осложнено методическими трудностями. На свету трудно отделить процесс фотосинтеза от процесса дыхания. Трудно разграничить прямое и косвенное влияние света. Так, на свету идет фотосинтез, растет содержание углеводов — это сказывается на процессе дыхания. Все же применение метода меченых атомов позволило, хотя и не полностью, отграничить процесс фотосинтеза от дыхания. В настоящее время полагают, что влияние света на процесс дыхания многообразно. Под влиянием света, особенно коротковолновых сине-фиолетовых лучей, интенсивность обычного темного дыхания возрастает. Активация дыхания светом хорошо показана на бесхлорофилльных растениях. Возможно, что свет активирует ферменты оксидазы. Свет может оказывать косвенное влияние на дыхание зеленых растений благодаря тому, что происходит процесс фотосинтеза. В свою очередь, влияние фотосинтеза на дыхание может быть различным и даже противоположным. Так, с одной стороны, в процессе фотосинтеза образуются основные субстраты дыхания — углеводы. Вместе с тем промежуточные продукты, образовавшиеся при дыхании, могут влекаться в фотосинтетический цикл. Установлено, что свет стимулирует особый процесс фотодыхания (с. 146).

Питательные соли. Интенсивность дыхания сильно зависит от снабжения растения элементами минерального питания. Такие элементы, как фосфор, сера, железо, марганец, медь, принимают непосредственное участие в процессе дыхания, входя в промежуточные продукты этого процесса (фосфор) или являясь составной частью дыхательных ферментов.

Поранение. Поранение органов и тканей растения усиливает интенсивность дыхания. Возможно, это связано с разрушением клеток, из-за чего повышается соприкосновение дыхательных субстратов и ферментов. Частично поранение может вызывать переход клеток в меристематическую фазу роста. Интенсивность дыхания делящихся клеток всегда выше по сравнению с закончившими рост.

2. ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ

Различные виды и экологические формы растений дышат с разной интенсивностью. Очень высокая интенсивность дыхания у бактерий и грибов. Как правило, светолюбивые растения характеризуются более высокой интенсивностью дыхания по сравнению с теневыносливыми. Растения северных широт дышат более интенсивно по сравнению с южными, особенно при пониженной температуре. Органы растения, закончившие рост или находящиеся в состоянии покоя, характеризуются низкой интенсивностью дыхания. Очень низкое дыхание характерно для сухих семян, закончивших рост плодов, тканей, в которых имеется большой процент мертвых клеток. Низкая интенсивность дыхания у покровных тканей, проводящих элементов ксилемы. Высокой интенсивностью дыхания характеризуются цветки (особенно тычишки и пестики), клетки флоэмы, камбия.

Интенсивность дыхания зависит от возраста. Как правило, более молодые растущие органы и ткани дышат более интенсивно. Интенсивность дыхания проростков обычно резко возрастает в течение периода их наибольшего роста (первые 4—5 суток после начала прорастания), а затем начинает падать. По-видимому, это связано с образованием закончивших рост тканей. Определенным закономерным образом изменяется интенсивность дыхания листьев. После появления листа в первые дни его роста интенсивность дыхания возрастает, а затем резко падает, а в период пожелтения часто вновь немного повышается. Такое же явление наблюдается у плодов перед их созреванием (климактерический период). Перед отмиранием организма или органа обычно наступает кратковременное усиление процесса дыхания. Это связано, по-видимому, с какими-то необратимыми процессами дегенерации тканей, при которых сложные соединения распадаются на более простые, что увеличивает количество субстратов дыхания. В этот период дыхание не сопровождается фосфорилированием. (Коэффициент Р/О резко падает.) По-видимому, разрушается упорядоченное расположение окислительных и фосфорилирующих систем. Изменение возраста всего растительного организма также сказывается на интенсивности дыхания. Как правило, наивыс-

шей интенсивностью дыхания обладают растения перед началом цветения.

Различные органы и ткани растения сильно различаются по условиям снабжения их кислородом. В листе кислород свободно поступает практически к каждой клетке. Сочные плоды, корнеплоды, клубни вентилируются очень плохо; они слабо проницаемы для газов, не только для кислорода, но и для углекислого газа. Естественно, в этих органах процесс дыхания сдвигается в анаэробную сторону, дыхательный коэффициент возрастает. Возрастание дыхательного коэффициента и сдвиг процесса дыхания в анаэробную сторону наблюдаются в меристематических тканях. Таким образом, разные органы характеризуются не только различной интенсивностью, но и неодинаковым качеством дыхательного процесса.

ПУТИ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ В КЛЕТКЕ РЕАКЦИЙ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Отдельные этапы дыхания осуществляются в разных частях растительной клетки. Это определяется распределением ферментов по отдельным органеллам с характерными для них метаболическими функциями. Изучение локализации, топографии ферментных систем имеет большое значение и для понимания взаимодействия отдельных частей клетки, а также возможности взаимодействия отдельных метаболитов. В цитоплазме сосредоточены ферменты, катализирующие процесс гликолиза. Есть данные, что ферменты гликолиза имеются также в матриксе митохондрий. Ферменты цикла Кребса сосредоточены в основном в матриксе митохондрий. Ферменты дыхательной цепи (переносчики электронов) вплетены в определенной последовательности в митохондриальные мембраны. Внешняя мембрана митохондрий, по-видимому, не содержит ферментов дыхательной цепи и сравнительно легко проницаема. Приблизительно 20—25 % общего белка во внутренней мембране митохондрий составляют белки ферментов, участвующих в переносе водорода и электронов в дыхательной цепи, остальные 75 % представляют структурные белки. Предполагается, что ферменты-переносчики сгруппированы так, что каждая группа представляет самостоятельную единицу — дыхательный ансамбль. В мембране митохондрий может быть несколько тысяч таких ансамблей, которые равномерно распределены в мембранах. Во внутренней мембране митохондрий локализованы ферменты, обеспечивающие процесс фосфорилирования, в частности АТФ-аза. Там же сосредоточен и переносчик аденозинтрифосфата. Благодаря этому образовавшаяся в митохондриях АТФ может выходить из них и использоваться в других частях клетки. Одновременно этот же переносчик осуществляет перенос АДФ во внутреннее пространство митохондрий. Через внутреннюю мембрану проникают также пировиноградная кислота и некоторые органические кислоты цикла Кребса. Специфический переносчик осуществляет перенос внутрь митохонд-

рий фосфат-ионов. Вместе с тем для ряда веществ НАД и НАДФ и др. внутренняя мембрана непроницаема. Часть никотинамидных коферментов восстанавливается в цитоплазме в процессе гликолиза. Для того чтобы осуществить их окисление в процессе дыхания, существует специальный механизм (челночный), благодаря которому водород отнимается от НАДФ·Н₂ и передается в дыхательную цепь. Суть этого механизма следующая. Образовавшийся в цитоплазме НАДФ·Н₂ реагирует с фосфодиоксиацетоном, восстанавливая его до глицерофосфата. Глицерофосфат проникает через мембрану и отдает водород флавиновой дегидрогеназе и через нее в дыхательную цепь. При этом глицерофосфат снова превращается в фосфодиоксиацетон, который выходит из митохондрии в цитоплазму и опять подвергается восстановлению НАДФ·Н₂. Таким образом, в клетке одновременно осуществляется как разделение веществ по разным компартментам, так и взаимосвязь между ними.

Некоторые процессы дыхательного обмена протекают в пероксиосомах, в них проходят реакции глиоксилатного цикла и локализованы соответствующие ферменты.

Важным является вопрос, как обеспечиваются энергией процессы, происходящие в ядре клетки. По-видимому, частично АТФ поступает в ядро из цитоплазмы. В последнее время показано, что в ядре имеются и собственные дыхательные ферменты, так в пуклеоплазме обнаружены ферменты гликолиза. Есть данные, что в ядре функционируют ферменты дыхательной цепи, подобные митохондриальным. Наконец, ферменты дыхания обнаружены и в хлоропластах.

2. РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА

Потребности организма в энергии и метаболитах непрерывно меняются в зависимости от этапа его развития и от условий среды, в которых он находится. В соответствии с этим на протяжении своего развития организм способен изменять метаболизм, приспосабливаясь к изменяющимся условиям. Вместе с тем в организме при всех условиях сохраняется взаимосвязанность всех процессов обмена. Все это достигается с помощью имеющихся в организме и клетке специфических регуляторных механизмов. Подобные механизмы существуют и для регуляции путей дыхательного обмена. Не регулируемое дыхание может привести к бесполезной трате сухого вещества.

Рассмотрим некоторые регуляторные механизмы. Так, в присутствии *кислорода* пировиноградная кислота перестает служить субстратом для процесса брожения и претерпевает превращения по пути аэробного дыхания (эффект Пастера). Это связано с тем, что для процесса брожения необходим НАД·Н₂. Между тем в аэробных условиях НАД·Н₂ окисляется в дыхательной цепи и, следовательно, не может быть использован на восстановление пирувата до спирта. В результате под влиянием кислорода процесс брожения затормаживается. В аэробных условиях уменьшается и скорость гликолиза, так как образуются значительные количества АТФ в процессе окислительно-

го фосфорилирования. Образовавшаяся АТФ тормозит активность фермента фосфофруктокиназы. По-видимому, под влиянием АТФ меняется конфигурация данного фермента. В связи с этим тормозится одна из первых реакций гликолиза, превращения фруктозо-6-фосфата во фруктозо-1,6-дифосфат. Эта регуляция имеет большой биологический смысл, так как ставит расход сахара в зависимость от накопления АТФ. При большом расходе АТФ ее содержание падает и гликолиз ускоряется; при накоплении АТФ гликолиз тормозится. *Отношение АДФ к АТФ* имеет регуляторное значение и для реакций цикла Кребса. Многие дегидрогеназы активируются под влиянием АДФ и одновременно ингибируются высокими концентрациями АТФ. Здесь также проявляется способность организма к регуляции своего энергетического обмена.

Важное значение имеет *регулирование с помощью конечных продуктов реакций*. Так щавелевоуксусная кислота (начальный акцептор ацетил-КоА в цикле Кребса) при своем накоплении ингибирует активность фермента малатдегидрогеназы и тем самым приостанавливает работу цикла Кребса. Это происходит при замедлении подачи активного ацетата и предупреждает полное превращение всех интермедиатов цикла в ЩУК.

Физиологи придают большое значение регуляции соотношения распада глюкозы (гликолитический или пентозофосфатный путь). Исходным материалом как для того, так и для другого пути служит глюкоза, поэтому в большинстве случаев между этими двумя процессами имеются конкурентные взаимоотношения. Преимущественное осуществление того или иного пути связано с тем, какой из ферментов — дегидрогеназа глюкозо-6-фосфат или фосфогексокиназа — образуется в первую очередь и в большем количестве. Возможно, что этот тип регуляции осуществляется на уровне генома.

3. ВЗАИМОСВЯЗЬ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ ПРОЦЕССАМИ ОБМЕНА

Процесс дыхания представляет собой *центральное звено обмена веществ* организма, которое тесно связано с другими процессами метаболизма.

Несмотря на противоположную направленность двух центральных процессов растительного организма — фотосинтеза и дыхания — и на их рассредоточенность в разных оргanelлах клетки, между ними существует тесная взаимосвязь. Прежде всего для протекания процесса дыхания пужны органические вещества (субстраты). Такими субстратами в первую очередь являются углеводы, которые у зеленых растений образуются в процессе фотосинтеза. Особенно много сходного в превращениях между фотосинтетическим циклом Кальвина и реакциями пентозофосфатного пути дыхательного обмена. Как в том, так и в другом случае происходят взаимные превращения сахаров с разной длиной углеродной цепочки (3-, 4-, 5-, 6- и 7-углеродных атомов). По-видимому, несмотря на различное распределение (компарментализацию) этих метаболитов в клетке, между ними су-

ществует обмен. Иначе говоря, промежуточные продукты дыхания могут быть использованы в процессе фотосинтеза. Одновременно возможен и обратный процесс.

Некоторые промежуточные продукты цикла Кальвина могут окисляться, вступая в гликосилатный цикл. Много общего в энергетике фотосинтеза и дыхания в процессах фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. АТФ, образовавшаяся на свету при фотосинтетическом фосфорилировании, может служить основным источником энергии для различных биосинтетических процессов, заменяя АТФ, образовавшуюся в процессе дыхания. Не исключено, что АТФ, образовавшаяся в процессе дыхания, может быть использована для реакций цикла Кальвина. Уже на протяжении первой анаэробной фазы дыхания (гликолиз) образовавшиеся промежуточные продукты могут быть использованы. Так, триозофосфат превращается в глицерин и служит источником для синтеза жиров. Пировиноградная кислота путем аминирования может дать аланин.

Не менее важное значение имеют и промежуточные продукты цикла Кребса. Например, α -кетоглutarовая и щавелевоуксусная кислоты в процессе аминирования дают аминокислоты — глутаминовую и аспарагиновую. Благодаря реакции переаминирования эти кислоты могут быть источником аминокислот для других аминокислот и таким образом являться важнейшими промежуточными продуктами для синтеза как белка, так и пуриновых и пиримидиновых азотистых оснований.

Янтарная кислота, образовавшаяся в цикле Кребса, дает основу для образования порфиринового ядра хлорофилла. Ацетил-КоА служит основой для образования жирных кислот. Поскольку имеется ряд реакций и процессов, благодаря которым отдельные компоненты извлекаются из цикла Кребса, должны быть и обратные процессы, поставляющие их в цикл. Если бы этого не было, скорость превращения в аэробной фазе дыхания заметно бы снизилась. Такими реакциями является окислительное дезаминирование аминокислот, приводящее к образованию органических кислот. Имеет значение также реакция карбоксилирования пировиноградной кислоты или ее фосфорилированной формы, в результате чего образуется щавелевоуксусная кислота.

Основной процесс, при котором образуются пентозы в растении, — это пентозофосфатный путь дыхательного обмена. Пентозы входят в состав нуклеотидов, нуклеиновых кислот и ряда коферментов, в том числе таких важных, как никотинамидные (НАД и НАДФ), флавиновые (ФМН, ФАД). Пентозофосфатный путь дыхания является также источником образования эритрозо-4-фосфата. Эритрозофосфат, взаимодействуя с фосфоенолпируватом, образует шикимовую кислоту. Шикимовая кислота — материал для образования ряда ароматических аминокислот, например триптофана, а из триптофана образуется один из главных гормонов роста растений — ауксин (β -индолуксусная кислота).

Рассмотренные связи дыхания и других процессов метаболизма растения не являются постоянными, раз навсегда данными. Они

возникают и нарушаются под влиянием как внутренних особенностей растения, так и внешних условий. Эти нарушения могут быть временными, легко восстанавливаемыми. При неблагоприятных условиях эти нарушения могут быть значительными и даже летальными.

Список рекомендуемой литературы

- Певзнер Л. Основы биоэнергетики. М., Мир, 1977.
Ригель Д. ж. Энергия, жизнь и организм. М., Мир, 1967.
Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений, М., 1974.
Семихатова О. А. Смена дыхательных систем. Л., Наука, 1969.
Сент-Дьёрдьи А. Введение в субмолекулярную биологию. М., Наука, 1964.
Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М., Наука, 1972.

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост и развитие — неотъемлемые свойства всякого живого организма. Это интегральные процессы. Растительный организм поглощает воду и питательные вещества, аккумулирует энергию, в нем происходят бесчисленные реакции обмена веществ, в результате чего он растет и развивается. Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Темпы роста и развития могут быть разными, быстрый рост может сопровождаться медленным развитием или быстрое развитие медленным ростом. Так, например, растение хризантемы весной (длинный день) быстро растет, но не зацветает, следовательно, развивается медленно. Подобное происходит с высеянными озимыми растениями, весной они быстро растут, но не переходят к репродукции. При осеннем высеве под воздействием пониженных температур озимые растения медленно растут, но в них проходят процессы развития. Из этих примеров видно, что критерии, определяющие темпы роста и развития, различны. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению, к репродукции. Для цветковых растений — это закладка цветочных почек, цветение. Критерии темпов роста обычно определяют скоростью нарастания массы, объема, размеров растения. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий и позволяет рассмотреть процессы роста и развития последовательно.

РОСТ РАСТЕНИЙ

Существует много определений роста, однако ни одно из них полностью не может считаться удовлетворительным. Прежде всего рост — это необратимое увеличение размеров, объема, массы организма. Однако Д. А. Сабинин справедливо указывал, что это определение не полно и не точно. Дело в том, что у растений увеличение в процессе роста уже имеющихся органов все время сопровождается образованием новых органов (листьев, побегов). Иначе говоря, рост растений включает формообразовательные процессы. При этом вновь появляющиеся побеги, листья качественно отличаются друг от друга. Таким образом, рост растений нельзя рассматривать как чисто количественный процесс. Сказанное позволяет дать следующее определение этого процесса. Рост — это необратимое увеличение объема, массы растений, сопровождаемое новообразованием элементов структу-

ры организма. Под элементами структуры понимают — органы, ткани, клетки, а также отдельные клеточные органеллы.

В отличие от животных организмов растения в течение всей жизни растут и образуют новые клетки, хотя обычно с некоторыми перерывами (период покоя).

Из приведенного определения понятия роста видно, что дать общий критерий, который бы позволил определить темпы этого процесса, очень трудно. В качестве критериев можно брать: 1) высоту, 2) толщину (для стебля), 3) массу (сырую и сухую), 4) площадь (для листьев), 5) число клеток, 6) содержание белка, 7) содержание ДНК. Однако ни один из этих показателей не дает полной картины процесса роста. Нередко в зависимости от выбранного критерия мы получаем различные, а иногда и прямо противоположные результаты. Дело в том, что разные органы растения растут с разной скоростью. Не всегда увеличение высоты растения сопровождается увеличением массы, и изменение сырой массы не всегда аналогично изменению сухой. Нередки случаи, когда параметры роста изменяются прямо противоположным образом. Так, например, при прорастании семян увеличивается объем, но сухая масса уменьшается. Этиолированные проростки интенсивно растут в длину, но масса их не увеличивается. В покоящихся растениях идет скрытый рост, который выражается в новообразовании элементов структуры и может не сопровождаться увеличением массы и даже объема. Говоря о росте, желательнее уточнять, что именно имеется в виду — увеличение длины или массы, числа клеток или их размеров.

1. ОСОБЕННОСТИ РОСТА КЛЕТОК

В основе роста многоклеточных организмов лежит увеличение числа и размеров клеток, сопровождаемое их дифференциацией, т. е. возникновением и накоплением различий между двумя клетками, образовавшимися в результате деления.

Еще со времени Ю. Сакса рост клеток принято делить на три фазы: эмбриональную, растяжения, дифференцировки (рис. 59). Такое разделение носит условный характер. За последнее время внесены изменения в само понимание основных особенностей, характеризующих эти фазы роста. Если прежде считалось, что процесс деления клетки происходит лишь в эмбриональную фазу роста, то сейчас показано, что клетки могут иногда делиться и в фазу растяжения. Важно, что дифференцировка клетки отнюдь не является особенностью только третьей, последней фазы роста. Дифференцировка клеток, в смысле появления и накопления внутренних и физиологических различий между ними, проходит на протяжении всех трех фаз и является важной особенностью роста клеток. В третьей фазе эти внутренние физиологические различия лишь получают внешнее морфологическое выражение. Все же ряд существенных отличий между фазами роста имеется, и физиологи продолжают рассматривать их отдельно.

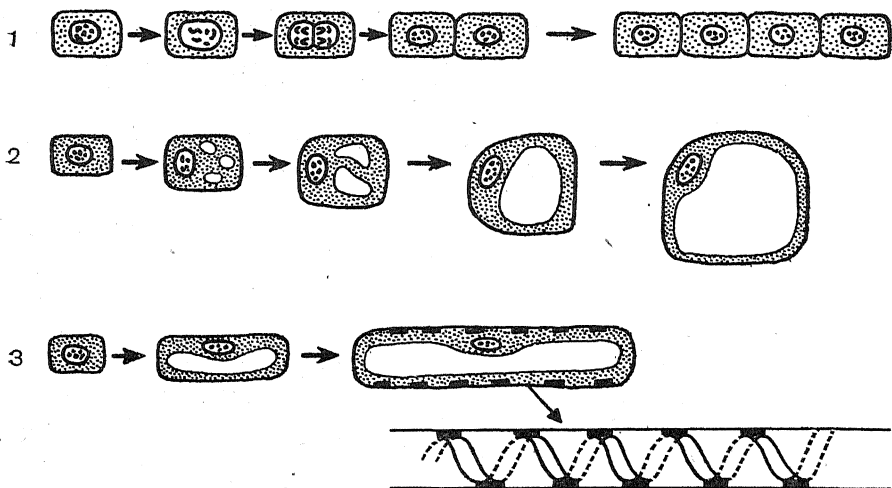


Рис. 59. Диаграммы, иллюстрирующие рост растительной клетки:
 1 — деление клетки; 2 — растяжение клетки; 3 — дифференциация клетки.

Эмбриональная фаза. Клетка возникает в результате деления из другой эмбриональной клетки. Затем она несколько увеличивается главным образом за счет увеличения веществ протоплазмы, достигает размеров материнской клетки и снова делится. Таким образом эмбриональная фаза делится на два периода. Период между делениями и собственно деление клетки. Структура клетки в период между делениями (интерфаза) имеет ряд особенностей: густая цитоплазма с хорошо развитой эндоплазматической сетью, каналы которой узкие, с малым количеством расширений (цистерн), мелкие вакуоли; большое количество рибосом, многие из которых свободно располагаются в цитоплазме и не прикреплены к мембранам эндоплазматической сети; митохондрий много, но они еще не достигли окончательного размера, с мало развитыми кристами и густым матриксом. Имеются и промитохондрии и пропластиды, деление которых можно наблюдать. Ядро относительно небольшого размера, с крупным ядрышком. Первичная клеточная оболочка пронизана плазмодесмами. В период между делениями в клетке идут интенсивные процессы обмена веществ — активный синтез белка, высокая интенсивность дыхания, сопровождаемая образованием АТФ. Именно в этот период в ядре клетки происходит самовоспроизведение ДНК. Если процесс самовоспроизведения ДНК почему-то приостановлен, деление клетки не происходит. Таким образом основные синтетические и энергетические процессы в клетке происходят именно в период между делениями.

Существует несколько гипотез, объясняющих переход клетки к делению. Наиболее распространена гипотеза, согласно которой в меристематической клетке должно быть определенное соотношение

между размерами ядра и цитоплазмы (*ядерно-плазменное отношение*). Когда это отношение ниже определенного уровня, ядро как бы уже не может управлять возросшей массой цитоплазмы и клетка переходит к делению.

Перед делением происходят заметные изменения в энергетическом состоянии клетки. Во время интерфазы клетка характеризуется очень высоким энергетическим потенциалом — отношением АТФ к АМФ. При переходе к митозу благодаря глубокой структурной перестройке наступает как бы энергетическая разрядка и, частично, энергия выделяется в виде коротковолнового излучения. В период деления интенсивность процессов обмена, в том числе и дыхания, падает.

Делению клетки предшествует деление ядра. Каждое ядро дочерней клетки получает ровно такое же число хромосом и такое же количество ДНК, как и материнская. Во время митоза движение цитоплазмы прекращается, митохондрии и пластиды распределяются примерно поровну между дочерними клетками.

На конечной фазе митоза, когда образовались два ядра, в эквато-

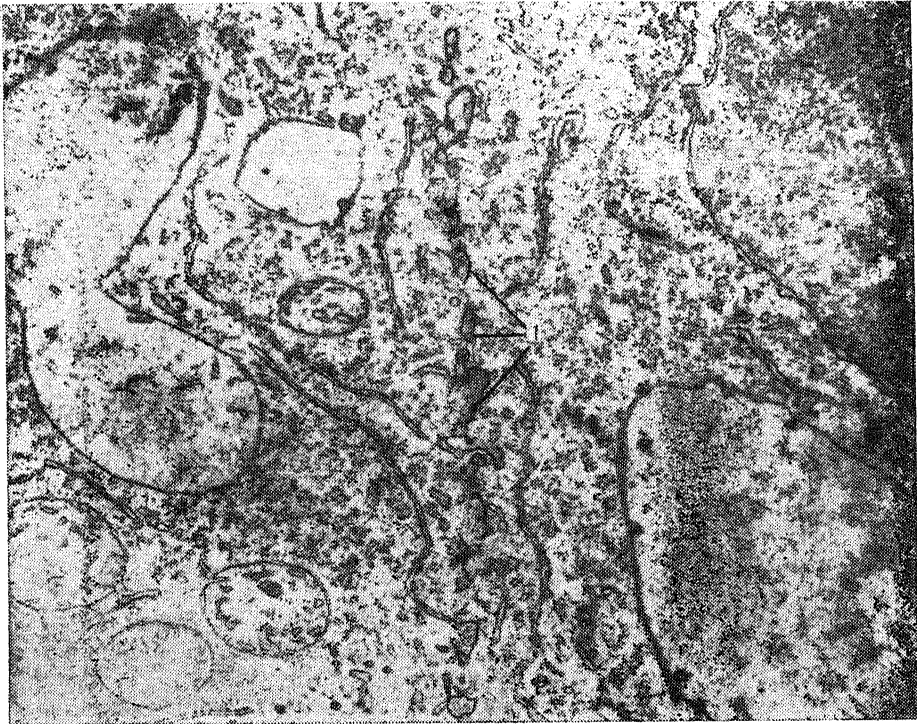


Рис. 60. Электронно-микроскопическая фотография клеточной пластинки, состоящей из слившихся пузырьков аппарата Гольджи (увел. 41 000) (по Н. В. Парамоновой).

риальной области клетки формируется клеточная стенка. Начало образования клеточной стенки происходит в телофазе, когда хромосомы отошли к полюсам клетки и началась их деспирализация. На границе раздела двух клеток скопляются пузырьки, отделяющиеся от аппарата Гольджи и эндоплазматической сети. Эти пузырьки сливаются и образуют капельки (рис. 60), впоследствии преобразующиеся в плазмодесмы. В результате образуется сплошной слой — *межклеточная пластинка*. Она удлиняется и смыкается с продольными оболочками клетки. Затем начинается нарастание межклеточной пластинки в толщину путем присоединения с обеих сторон новых пузырьков, отщепляющихся от аппарата Гольджи. Возникает трехслойное образование, состоящее в основном из пектиновых веществ и гемицеллюлозы. Затем в него включаются фибриллы целлюлозы. В результате в каждой из дочерних клеток возникает первичная оболочка, состоящая из переплетенных фибрилл целлюлозы и сильно гидротированного матрикса. В связи с большой гидротированностью клеточная оболочка в этот период отличается высокой эластичностью. После образования в каждой из клеток первичной оболочки межклеточная пластинка сохраняется в виде межклеточного вещества. Из мембран аппарата Гольджи формируется плазмалемма.

Таким образом, в первой фазе роста увеличение объема клетки происходит за счет деления и возрастания массы протоплазмы. Одновременно идет формирование структурных компонентов клетки. Следовательно, рост уже в этой фазе сопровождается формообразовательными процессами. Образовавшаяся в результате деления клетка вновь увеличивается в объеме и снова делится. После того как клетка разделится 3—5 раз, она переходит во вторую фазу роста. Исключение составляют лишь инициальные клетки, которые продолжают делиться в течение всего периода роста растительного организма.

Фаза растяжения. Переход к фазе растяжения сопровождается значительными структурными и физиологическими изменениями. Цитоплазма становится менее вязкой, более оводненной. Каналы эндоплазматической сети расширяются, в ряде мест они переходят в цистерны. Мембраны этой сети становятся шероховатыми, поскольку к ним прикрепляются рибосомы. Система внутренних мембран митохондрий (крист) хорошо развита. От аппарата Гольджи отщипываются многочисленные пузырьки. Ядро принимает неправильную форму, что увеличивает поверхность его соприкосновения с цитоплазмой. Размер ядрышка уменьшается. Мелкие вакуоли сливаются, и образуется одна центральная вакуоль. Относительное содержание цитоплазмы на единицу массы клетки падает, однако абсолютное ее содержание на клетку растет. При переходе к растяжению продолжается синтез ДНК, что приводит к образованию тетраплоидных клеток. В фазу растяжения скорость синтеза белка возрастает, усиливаются все процессы метаболизма в клетке. При переходе к растяжению клетки не теряют способности делиться. Наиболее характерным процессом для фазы растяжения является значительное увеличение объема клетки. Скорость роста (в смысле увеличения объема) в эту фазу роста чрезвычайно велика. В течение всей фазы объем

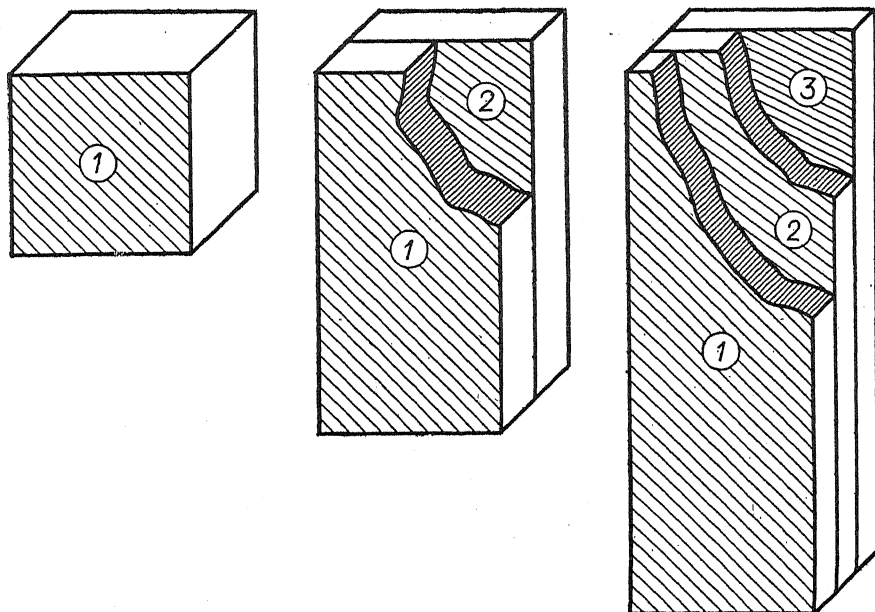


Рис. 61. Схематическое изображение многосеточного роста:
1, 2, 3 — последовательно накладываемые слои микрофибрил целлюлозы.

клетки возрастает в 20—50 раз. Это необратимое увеличение объема, идущее главным образом за счет усиленного поступления воды. *Сосущая сила* (S) клеток возрастает во много раз. Усиленное поступление воды вызывает, естественно, уменьшение концентрации клеточного сока и, как следствие, падение осмотического давления. Некоторое увеличение сосущей силы может происходить за счет неосмотического (активного) поступления воды. Однако главным образом увеличение сосущей силы связано с уменьшением сопротивления клеточной оболочки. Клеточная оболочка растет, и, естественно, ее сопротивление уменьшается. В эту фазу роста в клетках появляется гормон роста — ауксин, который увеличивает растяжимость клеточной оболочки. В процессе роста растяжением толщина клеточной оболочки не меняется. Согласно теории «сетчатого» роста, новые микрофибриллы целлюлозы синтезируются из веществ цитоплазмы и откладываются с внутренней стороны оболочки в виде сетки. В результате поверхность оболочки растет, а толщина ее остается прежней (рис. 61). В фазе растяжения усиливаются процессы физиологической дифференциации клеток.

Фаза дифференциации. На этой фазе процесс дифференцировки уже проявляется в определенных внешних признаках, т. е. меняются форма и внешняя структура клетки. Протоплазма почти целиком расходуется на утолщение клеточной оболочки. Вновь образовавшиеся слои фибрилл целлюлозы накладываются на старые (*аппозиция*).

При этом ориентация фибрилл целлюлозы в каждом новом слое другая. В результате образуется вторичная клеточная оболочка. Клетки теряют способность к делению и растяжению.

Процесс функциональной дифференциации клеток, или накопление физиологических различий между ними, происходит на всех фазах роста. Уже между появившимися в период деления дочерними клетками, из которых в дальнейшем будут образовываться различные ткани, имеются определенные различия, проявляющиеся в их химическом составе, морфологических особенностях ядер и оргanelл.

2. ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Рост семенного растения начинается с прорастания семени. Семена у покрытосеменных растений образуются из семяпочки в результате двойного оплодотворения. В пыльце сосредоточено большое количество физиологически активных веществ — фитогормонов (ауксинов), ферментов, много аминокислоты пролина. Все это приводит к тому, что уже сразу после опыления интенсивность обмена веществ в системе пыльца — пестик резко усиливается. Пыльцевая трубка несет два спермия. В результате слияния первого спермия с яйцеклеткой образуется зигота, дающая при последующем развитии зародыш семени. Анатомически ткани зародыша целиком состоят из первичной меристемы. При слиянии второго спермия со вторичным ядром зародышевого мешка образуется триплоидное ядро. Оно начинает делиться и вместе с цитоплазмой образует множество клеток, составляющих эндосперм. После опыления и особенно оплодотворения завязь начинает разрастаться. Вместе с пыльцой в зародышевый мешок привносятся как сами фитогормоны (ауксины), так и ферменты, катализирующие синтез гормонов. Дыхание развивающегося после оплодотворения семени идет очень интенсивно. Семя становится центром притяжения питательных веществ. В процессе развития и роста зародыша ткань эндосперма потребляется и к моменту созревания семян может частично или полностью исчезнуть. Некоторые семена лишены эндосперма, питательные вещества сосредоточены у них в тканях самого зародыша (в семядолях).

Процесс прорастания семян включает в себя и те процессы, которые происходят в семени до того, как появляются признаки видимого роста. Для прорастания необходимы определенные условия. Прежде всего нужна *вода*. Воздушно-сухие семена содержат от 5 до 20% воды. На первой фазе прорастания сухие семена быстро поглощают воду и набухают. Находящиеся в семени запасные питательные вещества (белки, углеводы) содержат большое количество гидрофильных группировок, таких, как OH , COOH , NH_2 , которые притягивают к себе молекулы воды. Набухание обратимо. Если еще не началось деление и растяжение клеток зародыша, то семена можно подсушить и они не потеряют жизнеспособности. Кроме воды, для процесса прорастания необходимы *кислород*, поддерживающий процесс дыхания, и определенная *температура*. Плохая проницаемость оболочки семени в отношении кислорода может быть причиной за-

держки прорастания семян. Интенсивность дыхания в процессе прорастания быстро возрастает. Это естественно, поскольку процессы, происходящие на первых этапах прорастания, идут с затратой энергии. Оптимальные температуры для прорастания семян обычно соответствуют тем, которые характерны для ареала распространения данного вида растений. Семена некоторых растений лучше прорастают при сменной температуре. Есть растения, для прорастания семян которых необходим свет.

Уже в процессе набухания семян начинается мобилизация питательных веществ — жиров, белков и полисахаридов. Это все нерастворимые, плохо передвигающиеся сложные органические вещества. В процессе прорастания происходит перевод их в растворимые соединения, легко используемые для питания зародыша, поэтому необходимы соответствующие ферменты. Частично ферменты находятся в эндосперме или зародыше в связанном неактивном состоянии и под влиянием набухания переходят в активное состояние. Однако все же ферменты образуются и *de novo*. Показано, что уже через 3 ч после замачивания в клетках семени наблюдается образование и-РНК. Таким образом, становится возможным *новообразование* белков-ферментов. Крахмал распадается до сахаров в основном под влиянием двух ферментов — α - и β -амилазы. Еще работами А. И. Опарина показано, что β -амилаза находится в сухих семенах в связанном (неактивном) состоянии, вместе с тем α -амилаза вновь образуется в процессе прорастания. Одновременно происходит *новообразование* ферментов, катализирующих распад белков, протеаз. Оказалось, что если удалить зародыши, то α -амилаза и протеазы не образуются. Если эндосперм, лишенный зародыша, обработать гормоном гиббереллином, то в алейроновом слое появляются α -амилаза и протеазы. При этом установлено, что если эндосперм замачивать в тяжелой воде $^{18}\text{H}_2\text{O}$, то белок α -амилаза содержит ^{18}O . Следовательно, под влиянием гиббереллина он синтезируется заново. Источником гиббереллина в семени является зародыш.

Под воздействием соответствующих ферментов крахмал семени распадается на сахара, белки расщепляются до аминокислот, а последние до органических кислот и аммиака. Образовавшийся аммиак обезвреживается в виде амидов. Более сложные превращения претерпевают жиры. При участии ферментов жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин. Жирные кислоты окисляются, и образуется ацетил-КоА, который накапливается в специальных оргanelлах — глиоксисомах. Ацетил-КоА может использоваться для синтеза углеводов (глиоксилатный цикл). Так, две молекулы ацетил-КоА образуют янтарную кислоту, которая превращается в щавелевоуксусную и в присутствии АТФ в фосфоенолпирироградную (ФЕП) и далее в сахара. В эндосперме образуются также нуклеазы — ферменты, катализирующие распад нуклеиновых кислот до нуклеотидов.

Все образовавшиеся растворимые соединения либо используются как дыхательный материал, либо транспортируются в зародыш. Таким образом, при прорастании семян идут многочисленные взаимосвязанные процессы — распад питательных веществ, их превращение,

транспорт и образование из них новых веществ, идущих на построение клеток и органов. Энергия для всех этих процессов поставляется окислительными реакциями (дыханием).

Отдельные этапы процесса прорастания регулируются фитогормонами. Так, синтез белков-ферментов, катализирующих распад сложных соединений на более простые, регулируется гормоном *гиббереллином*, который поступает из зародыша в алейроновый слой. Благодаря действию образовавшихся ферментов нуклеаз и протеаз происходит распад нуклеиновых кислот и белка. В результате в семенах появляются нуклеотиды, из которых образуются гормоны, относящиеся к группе *цитокининов*, и аминокислоты, в частности триптофан, из которого образуются *ауксины* (ИУК). Под влиянием цитокининов и ауксинов начинается деление и растяжение клеток зародыша. Зародыш прорывает семенную оболочку.

Зародыш состоит из зародышевого корешка, стебля и почечки. Обычно прежде всего начинается быстрый рост зародышевого корешка, который дает начало корневой системе. Дальнейший рост проростков несколько различается в зависимости от типа растений. У однодольных растений после роста корня начинает расти *колеоптиль* (первый свернутый лист). Затем, когда колеоптиль достигает поверхности почвы, его рост прекращается, из почечки начинает расти первый настоящий лист, который прорывает колеоптиль. В этот период корень начинает ветвиться. У многих однодольных растений из нижней части стебля образуются придаточные корни.

У двудольных растений, если семядоли выносятся на поверхность, после вытягивания корешка вытягивается *гипокотиль* — подсемядольное колено. Семядоли выносятся на поверхность и зеленеют. После этого трогается в рост почечка, которая дает начало главному стеблю, и формируются надземные побеги. Если семядоли на поверхность не выносятся, то сначала вытягивается *эпикотиль* — надсемядольное колено. Такая последовательность роста частей зародыша выработалась в процессе эволюции, это позволяет в первый период прорастания обеспечить прикрепление растения к субстрату и снабжение его водой.

Для нормального роста и формообразовательных процессов проростка необходим свет.

В течение первых фаз прорастания проросток питается за счет готовых органических веществ, находящихся в эндосперме или семядолях. Как только появляются первые зеленые листья, начинается фотосинтез. На этом фаза проростка заканчивается и растение переходит в ювенильную фазу. На свету в клетках листьев из пропластид развиваются пластиды. Еще до завершения роста пластид с развитой гранулярно-ламеллярной структурой начинается образование ферментов, участвующих в процессе фотосинтеза. Так, один из основных специфических ферментов, катализирующий первую реакцию темновой фазы фотосинтеза, — РДФ-карбоксилаза — присутствует в проростках еще до того, как листья приобретают зеленую окраску. Однако на свету происходит новообразование этого фермента. Для начала фотосинтеза необходимо также наличие акцептора

углекислоты рибулёзодифосфата (РДФ). Это соединение образуется как промежуточный продукт апотомического пути дыхательного распада. Еще до прорастания в зародыше присутствует ключевой фермент апотомического пути дыхания — глюкозофосфат дегидрогеназа. В процессе прорастания активность этого фермента резко возрастает, что приводит к первичному накоплению акцептора углекислоты — РДФ. Затем начинает работать цикл Кальвина и активность глюкозофосфатдегидрогеназы падает.

3. ТИПЫ РОСТА ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ

Характерной чертой ростовых процессов растительных организмов является их локализация в определенных тканях — меристемах. Клетки меристемы делятся, дочерние клетки достигают размеров материнской и снова делятся. Однако размер и объем меристем остаются постоянными. Это связано с тем, что большинство меристематических клеток через несколько делений (4—5) переходят к росту растяжением. Однако есть клетки, которые делятся в течение всей жизни органа. Таким образом, меристемы корня и стебля состоят из двух типов клеток, резко отличающихся по функциям и по способности к делению. Меристематические клетки, расположенные на самом верху стебля или корня, не прекращают деления в течение всего периода роста. Эту зону меристематических клеток называют покоящимся центром (для корня) или меристемой ожидания (для стебля). Более длительная способность к делению является следствием меньшей частоты делений и большей длительности интерфазы. Одновременно данные клетки характеризуются и большей длительностью митотического цикла. Вместе с тем эти клетки более устойчивы к неблагоприятным воздействиям. Так, в них реже возникают хромосомные aberrации, что очень важно для сохранения жизнеспособности организма (В. Б. Иванов). Клетки меристемы ожидания стебля менее дифференцированы, что облегчает их последующую дифференциацию и имеет значение при переходе к образованию генеративных органов.

Меристемы различны по расположению в отдельных органах. *Апикальные, или верхушечные, меристемы* расположены в окончаниях (верхушках) стебля, растущих побегов и корня и обеспечивают верхушечный тип роста. *Вставочные, или интеркалярные, меристемы*, расположенные между двумя закончившими рост тканями, характерны для стебля (рост междоузлий у злака) и для некоторых листьев. Этим меристемам соответствует интеркалярный тип роста. *Базальные меристемы* расположены у основания органа и характерны для листьев, которые растут основанием. Наконец, существуют меристемы, обеспечивающие рост стебля в толщину, расположенные в стебле между ксилемой и флоэмой (камбий).

Уже на первой фазе роста — фазе деления — клетки, находящиеся в нижней части меристемы, начинают дифференцироваться. В них постепенно накапливаются физиологические, а затем и морфологические различия. Эти различия обусловлены местоположением