

СПРАВОЧНЫЕ МАТЕРИАЛЫ
ДЛЯ ВЫПОЛНЕНИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ
"ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ"

В двух частях
Часть 2



ISBN 978-985-477-654-5



9 789854 776545

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования
«Мозырский государственный педагогический университет
имени И. П. Шамякина»

Технологического-биологического факультета

Кафедра биологии и экологии

СПРАВОЧНЫЕ МАТЕРИАЛЫ
ДЛЯ ВЫПОЛНЕНИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ»

В двух частях

Часть 2

Мозырь
МГПУ им. И. П. Шамякина
2018

УДК 581.1
ББК 28.57
С74

Составители:

В. В. Валетов, доктор биологических наук, профессор
М. Ф. Мищенко, старший преподаватель
И. А. Курлович, лаборант

Рецензенты:

доктор сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий сектором
биорегуляции выращивания лесопосадочного материала
ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»

В. В. Копытков;

кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой ботаники
и физиологии растений Гомельского государственного университета
имени Франциска Скорины

Н. М. Дайнеко

Справочные материалы для выполнения лабораторных работ
С74 по дисциплине «Физиология растений»: В 2 ч. Ч. 2. / сост.:
В. В. Валетов, М. Ф. Мищенко, И. А. Курлович. – Мозырь : МГПУ
им. И. П. Шамякина, 2018. – 73 с.
ISBN 978-985-477-654-5.

Справочные материалы для выполнения лабораторных работ по
дисциплине «Физиология растений» содержат краткие теоретические
сведения и лабораторные работы по разделам «Водный обмен»,
«Минеральное питание», «Рост и развитие», «Физиология стресса»,
позволяющие получить представления о физиологических процессах,
происходящих в растительном организме и методах их исследования.

Издание предназначено для студентов специальности 1-31 01-01-02
«Биология (научно-педагогическая деятельность)» и 1-02 04 01 «Биология и
химия».

УДК 581.1
ББК 28.57

ISBN 978-985-477- 654-5 (Ч. 2)
ISBN 978-985-477- 652-1

© Валетов В. В., Мищенко М. Ф.,
Курлович И. А., составление, 2018
© УО МГПУ им. И. П. Шамякина, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

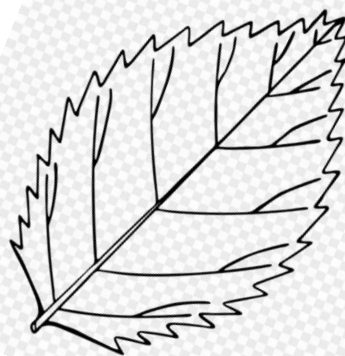
ВВЕДЕНИЕ	4
ТЕМА 4. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ	5
4.1 Теоретическая часть.....	5
4.2 Экспериментальная часть.....	8
4.2.1 Определение интенсивности транспирации весовым методом с помощью прибора Веска.....	8
4.2.2 Определение состояния устьиц при помощи отпечатков (по Г. Х. Молотковскому)	12
ТЕМА 5. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ	15
5.1 Теоретическая часть.....	15
5.2 Экспериментальная часть.....	28
5.2.1 Определение содержания золы в разных частях растений	28
5.2.2 Микрохимический анализ почвы	31
5.2.3 Определение нитратов в растениях.....	36
5.2.4 Основные запасные вещества растительной клетки	38
5.2.5 Превращение веществ при прорастании семян	42
ТЕМА 6. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ	46
6.1 Теоретическая часть.....	46
6.2 Экспериментальная часть.....	59
6.2.1 Эксперимент на тему «Рост корня в длину»	59
6.2.2 Действие света на рост растений.....	61
ТЕМА 7. ФИЗИОЛОГИЯ СТРЕССА	63
7.1 Теоретическая часть.....	63
7.2 Экспериментальная часть.....	67
7.2.1 Влияние высокой температуры на проницаемость цитоплазмы	67
7.2.2 Определение жаростойкости растений (по Ф. Ф. Мацкову).....	68
7.2.3 Определение температурного порога коагуляции цитоплазмы (по П. А. Генкелю).....	70
Список литературы	72

ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений является фундаментальной наукой, изучающей закономерности процессов жизнедеятельности растительных организмов в непосредственной связи и взаимодействии с условиями окружающей среды. С помощью эксперимента физиология растений объясняет сущность физиологических и биохимических процессов, происходящих в растительном организме. Поэтому в дополнение к теоретическому лекционному курсу большое внимание и время отводится лабораторным работам. Предлагаемые справочные материалы составлены на базе общего курса дисциплины «Физиология растений» в двух частях. Вторая часть включает разделы «Водный обмен», «Минеральное питание», «Рост и развитие», «Физиология стресса».

Издание содержит краткий теоретический материал по представленным темам курса; для каждой лабораторной работы дано краткое теоретическое пояснение, приведен перечень материалов и оборудования. Справочные материалы помогут студентам приобрести не только навыки постановки физиологических опытов, но и научат их правильно обрабатывать и оформлять экспериментальные данные. Для этого в работах даются формы таблиц для внесения результатов опыта, либо результаты отображаются графически. В конце каждой лабораторной работы предложены контрольные вопросы для активизации самостоятельной работы студентов и проверки степени усвоения ими учебного материала. Справочные материалы снабжены рисунками и схемами, облегчающими восприятие структурной организации изучаемых объектов.

Справочные материалы предназначены для студентов специальности 1-31 01-01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» и 1-02 04 01 «Биология и химия».



ТЕМА 4. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

4.1 Теоретическая часть

Все физиологические процессы в растении протекают нормально лишь при полном обеспечении его водой. Вода не только растворитель, но и активный структурный компонент клетки. Она участвует в биологических превращениях, например, облегчает взаимодействие между молекулами, служит субстратом для фотосинтеза, участвует в дыхании и в многочисленных гидролитических и синтетических процессах.

Вода обладает очень высокой теплоемкостью, поэтому способствует стабилизации температуры растения. Пронизывая все его органы, она создает в нем непрерывную фазу, обеспечивая связь органов друг с другом, а также возможность передвижения по растению питательных веществ. Вода играет существенную роль в сохранении формы травянистых растений, поддерживая их клетки в состоянии тургора.

Водный ток обеспечивает связь между отдельными органами. Насыщенность клеток водой – тургор – обеспечивает прочность тканей и транспорт питательных веществ по растению.

По растению вода передвигается из области с высоким водным потенциалом (из почвы) в область с низким водным потенциалом (атмосфера) по градиенту водного потенциала.

Непрерывный водный ток растения начинается с поглощения воды поверхностью корней, проходит через все растение и заканчивается на испаряющейся поверхности листьев.

Водный обмен растений складывается из трех этапов:

1. Поглощение воды корнем
2. Передвижение по сосудам
3. Испарение воды листьями

Поглощение воды корнями. Поглощение воды и питательных веществ осуществляется в основном корневыми волосками ризодермы. Ризодерма – это однослойная ткань, покрывающая корень снаружи. У одних видов растений каждая клетка ризодермы формирует корневой волосок, у других она состоит из двух типов клеток: трихобластов, образующих корневые волоски, и атрихобластов, не способных к образованию волосков.

Из ризодермы вода попадает в клетки коры. У травянистых растений кора корня обычно представляет собой несколько слоев живых паренхимных клеток. Между клетками имеются крупные межклетники, обеспечивающие аэрацию корня. Через клетки коры возможны два пути

транспорта воды и растворов минеральных солей: по симпласту и апопласту. Более быстрый транспорт воды происходит по апопласту.

Затем вода попадает в клетки эндодермы. Эндодерма – это внутренний слой клеток коры, граничащий с центральным цилиндром. Их клеточные стенки водонепроницаемы из-за отложения суберина и лигнина (пояски Каспари). Поэтому вода и соли проходят через клетки эндодермы по симпласту и транспорт воды в эндодерме замедляется. Это необходимо, так как диаметр стели (центрального цилиндра), куда попадает вода из эндодермы, меньше всасывающей поверхности корня.

Центральный цилиндр корня содержит перицикл, паренхимные клетки и две системы проводящих элементов: ксилему и флоэму. Клетки перицикла представляют собой одно- или многослойную обкладку проводящих сосудов. Его клетки регулируют транспорт веществ как из наружных слоев в ксилему, так и из флоэмы в кору. Кроме того, клетки перицикла выполняют функцию образовательной ткани, способной продуцировать боковые корни. Клетки перицикла и паренхимные клетки активно транспортируют ионы в проводящие элементы ксилемы. Контакт осуществляется через поры во вторичных клеточных стенках сосудов и клеток. Между ними нет плазмодесм. Затем вода и растворенные вещества диффундируют в полость сосуда через первичную клеточную стенку. Для некоторых паренхимных клеток сосудистого пучка характерны выросты – лабиринты стенок, выстланные плазмалеммой, что значительно увеличивает ее площадь. Эти клетки активно участвуют в транспорте веществ в сосуды и обратно и называются передаточными или переходными. Они могут граничить одновременно с сосудами ксилемы и ситовидными трубками флоэмы. По сосудам флоэмы транспортируются органические вещества из надземной части растения в корни.

Передвижение воды по сосудам. От корней вверх по растению вода поднимается по ксилеме. Сосуды ксилемы – это мертвые трубки с узким просветом. Согласно теории сцепления (**когезии**) подъем воды от корня обусловлен испарением воды из клеток листа. Испарение приводит к снижению водного потенциала клеток мезофилла листа, примыкающих к ксилеме. Вода входит в эти клетки из ксилемного сока и испаряется через устьица.

Сосуды ксилемы заполнены водой, и по мере того, как вода выходит из сосудов, в столбе воды от корня к листьям создается натяжение. Оно передается вниз по стеблю на всем пути от листа к корню благодаря сцеплению молекул воды – когезии. Сцепление молекул воды происходит за счет их электрических сил и удерживается за счет водородных связей.

Молекулы воды также прилипают к стенкам сосудов за счет **адгезии**. Это препятствует образованию в сосудах ксилемы полостей, заполненных воздухом и парами воды, что облегчает натяжение водного столба и транспорт воды.

В результате высокой когезии молекул воды натяжение водного столба настолько велико, что может тянуть весь столб воды вверх, создавая массовый поток.

Испарение воды листьями. По сосудам ксилемы вода поступает вверх от корня к листьям, где испаряется через устьица листа. Процесс испарения воды называется *транспирацией*.

Регулировка транспирация происходит в растении по двум механизмам:

- устьичная регуляция,
- внеустьичная регуляция.

В **устьичной транспирации** ведущими факторами являются: **количество устьиц** на единицу листовой поверхности, **форма листа** (чем более причудлива форма листа, тем больше его площадь, а, значит, и количество устьиц),

наличие ионов K^+ (чем выше концентрация, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель),

наличие абсцизовой кислоты (чем выше концентрация этого гормона старения, тем меньше раскрытие устьица) (пример – мутант томата wilty),

концентрация углекислого газа в подустьичной полости (чем ниже концентрация, т. е. меньше 0,03 %, находящихся в воздухе, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель),

наличие солнечного света (на свету крахмал превращается в простые сахара, т. е. концентрация клеточного сока выше, поэтому наблюдается больший приток воды в замыкающие клетки устьица и раскрытие устьичной щели),

наличие и скорость ветра (непосредственно к испаряющей поверхности прилегает слой воздуха, в котором водяной пар постепенно испаряется далее в атмосферу, при этом в безветренную погоду скорость испарения выражается линейной зависимостью между дефицитом насыщения воздуха и расстоянием от испаряющей поверхности. Однако, при наличии ветра, который "сдувает" испаряющиеся молекулы воды, происходит увеличение дефицита насыщения воздуха. Возле поверхности листа сохраняется лишь небольшой ламинарный слой (dS), сохраняющийся и при сильном ветре, где можно наблюдать линейную зависимость дефицита насыщения от расстояния).

Внеустьичная транспирация определяется количеством и размерами межклеточных пор в кутикуле листа. Радиус клеточных пор очень мал, составляет около 0,00001мм, однако в листе, имеющем много кутикулярных пор, скорость испарения снижается достаточно значительно, иногда почти в два раза.

Различают три вида *движения устьиц* (закрытие и открытие устьиц):

- фотоактивные (под действием солнечного света),
- гидроактивные (при потере воды),
- гидropассивные (при дожде из-за набухания клеток эпидермиса и сдавливания устьичных клеток).

Суточный ход транспирации у всех растений определяется максимальной транспирацией в утренние часы и минимальной – в полуденные. При этом весьма существенное значение имеют и такие факторы, как температура почвы и воздуха, влажность почвы и воздуха, интенсивность солнечного излучения, наличие ветра.

Сезонный ход транспирации у многолетних растений определяется фазами развития растения.

Водный баланс в растении.

Водный баланс в растении поддерживается тогда, когда скорость поглощения воды равна скорости ее испарения. Обычно водный баланс в растении меняется в течение суток, при этом он зависит от уровня агротехники при выращивании растений, т. е. от уровня орошения и удобрения. Несбалансированность поступления и испарения воды проявляется в наличии водного дефицита, который наблюдается, как правило, у растений днем и отсутствует ночью.

В практике сельского хозяйства используются приемы, снижающие водный дефицит у растений: Использование освежительных поливов, Использование антитранспирантов.

Антитранспиранты делятся на две разновидности:

- вещества, вызывающие закрытие устьиц (абсцизовая кислота, фенолмеркурацетат),
- вещества, образующие пленки на листьях (полиэтилен, латекс).

4.2 Экспериментальная часть

4.2.1 Определение интенсивности транспирации весовым методом с помощью прибора Веска

Цель работы: ознакомиться с методикой определения интенсивности транспирации весовым методом.

Объекты: проростки тыквы, огурцов, фасоли, листья комнатных растений с черешками

Материалы и оборудование: кипяченая вода; U-образные трубки, пробки каучуковые с отверстием, пластилин, бюретки на 25—50 мл или пипетки с делениями, весы с разновесом; сверла пробочные, миллиметровая бумага, скальпели или лезвия безопасной бритвы,

карандаши по стеклу, электролампа на 500 Вт, вентилятор, колпаки стеклянные или полиэтиленовые, пакеты, кристаллизаторы с водой, салфетки или фильтровальная бумага.

Краткие сведения

Транспирация – это процесс испарения воды с поверхности наземных органов растений. В отличие от испарения со свободной водной поверхности транспирация является регулируемым физиологическим процессом. Она зависит от анатомо-морфологических особенностей транспирирующего органа, физиологического состояния растения, строения и состояния устьичного аппарата.

Биологическое значение транспирации состоит, во-первых, в обеспечении постоянства внутренней температуры листа. Это достигается поглощением тепла водой при ее испарении листьями. Энергия, необходимая для перевода молекулы из жидкой фазы в газообразное состояние без изменения температуры, называется теплотой испарения. Затрата тепла на испарение воды является средством регуляции температуры листьев и предупреждения растений от перегрева.

Во-вторых, транспирация, являясь верхним концевым двигателем, обеспечивает поступление воды и элементов минерального питания в корни. Установлено наличие положительной корреляции между интенсивностью транспирации и поступлением воды и ионов. Если с растения удалить листья, то поглощение воды корнями прекращается. В присасывающем действии транспирирующих листьев можно убедиться, если поместить срезанную ветку в пипетку, заполненную водой, и опущенную в чашечку со ртутью. Через некоторое время можно наблюдать поднятие ртути в пипетке, что будет указывать на значительную присасывающую силу листьев.

Таким образом, скорость поступления воды в корни обусловлена интенсивностью транспирации.

В-третьих, транспирация предотвращает возникновение избыточного тургорного давления, что могло бы привести к разрушению клеток растений.

В-четвертых, процесс транспирации находится в тесной связи с фотосинтезом растений, что было отмечено работами К. А. Тимирязева. Усвоение CO_2 листьями растений происходит через устьица, и оно зависит от степени насыщенности листовой ткани водой. Процесс усвоения воды и углекислого газа представляет собой единое и неразрывное целое.

Для измерения транспирации используют величину, называемую интенсивностью транспирации. Интенсивность транспирации представляет собой количество воды (в г или мл), испаренной растением с единицы поверхности листьев (в дм^2) в единицу времени (час).

Большинство методов определения интенсивности транспирации основано на учете потери веса (массы) растения в результате испарения воды. Имеются также методы, с помощью которых учитывается количество водяного пара, выделенного в процессе транспирации, однако они применяются реже.

Достоинством метода, используемого в данной работе, является возможность сравнительного определения интенсивности транспирации и всасывания воды растением. Для этой цели применяется прибор Веска, который представляет собой У-образно изогнутую стеклянную трубку, состоящую из широкого и узкого колена (рисунок 4.1).

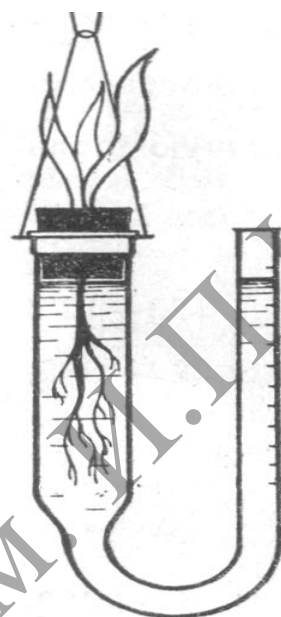


Рисунок 4.1. – Устройство для определения интенсивности транспирации

Прибор можно собрать, соединив резиновой трубочкой хроматографическую трубку (широкое колено) с градуированной пипеткой 1–2 мл (узкое колено). Для придания приборчику большей прочности широкое колено прикрепляют провололочкой или нитками к металлической или пластмассовой панельке.

Ход работы. Прибор заполнить кипяченой водой так, чтобы в нем не было пузырьков воздуха (их можно удалить через отверстие широкого колена, слегка наклоняя прибор). Широкое колено закрывают плотно пригнанной резиновой пробкой, в отверстие которой вставлен черешок листа или стебель проростка. Чтобы избежать попадания пузырьков воздуха в сосуды ксилемы, срез черешка обновить под водой. Вытереть прибор насухо и возможные щели между черешком и пробкой, пробкой и краем трубки заделать пластилином.

Довести уровень воды в узком колене примерно на 1 см ниже края, удаляя ее с помощью фитилька из фильтровальной бумаги. После этого прибор взвесить на технических весах, прикрепив его проволоочной петлей к крючку, на который подвешена чашка весов. Прибор должен висеть свободно, не задевая части весов. Отметить вес прибора (P_1).

Поместить прибор с растением в соответствующие условия, указанные в задании, и через 40 мин взвесить снова (P_2). Разница $P_2 - P_1$ соответствует количеству испарившейся воды.

Количество всосавшейся воды определяют следующим образом. В результате всасывания воды растением уровень ее в узком колене снижается. Чтобы определить количество всосавшейся воды, в узкое колено с помощью пипетки или бюретки долить воду до исходного положения и снова взвесить прибор (P_3). Разность $P_3 - P_2$ соответствует весу всосавшейся воды.

Далее произвести расчет интенсивности транспирации и всасывания воды. Для этого необходимо определить площадь листьев исследуемого растения S .

Интенсивность транспирации рассчитывают по формуле:

Интенсивность всасывания будет:

$$I_{\text{вс}} = \frac{(P_3 - P_2) \cdot 60}{40 \cdot S} \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч.}$$

Определить, совпадает ли интенсивность транспирации с интенсивностью всасывания в условиях опыта, объяснить полученный результат. Промежуточные измерения и конечные результаты записать по форме таблицы 4.1

Таблица 4.1. – Таблица записи результатов

Вариант опыта	Вес прибора, г			$P_2 - P_1$	$P_3 - P_2$	S листьев, дм ²	$I_{\text{тр}}$ г/дм ² ч	$I_{\text{вс}}$ г/дм ² ч	$\frac{I_{\text{тр}}}{I_{\text{вс}}}$
	P_1	P_2	P_3						

Задание

1. Сделать вывод о влиянии изучаемого фактора на интенсивность транспирации.
2. Объяснить причину различий по каждому исследуемому объекту в зависимости от условий, поставленных в задачах.
3. Результаты работы записать по форме таблицы 4.2

Таблица 4.2. – Определение интенсивности транспирации

Вариант опыта	Интенсивность транспирации, г/дм ² ·ч

4. Сделать вывод о зависимости транспирации от возраста листа, вида растения, внешних условий.

Контрольные вопросы

1. Что такое транспирация?
2. Чем отличается транспирация от испарения со свободной водной поверхности?
3. В каких единицах измеряется интенсивность транспирации?
4. Какова зависимость транспирации от внешних факторов и природы растения?
5. Что вы понимаете под продуктивностью транспирации?
6. Что такое транспирационный коэффициент?
7. Что вы понимаете под относительной транспирацией?

4.2.2 Определение состояния устьиц при помощи отпечатков (по Г. Х. Молотковскому)

Цель работы: определение работы устьиц в зависимости от освещенности.

Объекты: комнатные растения, некоторые листья которых за 2–3 часа до занятия закрывают светонепроницаемым чехлом.

Материалы и оборудование: прозрачный лак; тонкая стеклянная палочка; пинцет; микроскоп; окулярный микрометр; предметные стекла.

Краткие сведения

Устьичная транспирация регулируется степенью открытости устьиц. Строение и распределение их зависит от видовых и экологических особенностей растений. Устьица встречаются на всех наземных частях растений, включая репродуктивные органы и даже тычиночные нити. Наиболее характерны устьица для листьев. Чаще они располагаются на нижней стороне листьев (у мезофитных растений). Однако у ксерофитов они встречаются и на верхней стороне листа.

Среднее число устьиц на 1 мм^2 площади колеблется от 100 до 300. Размер устьиц не превышает 20 микрон в длину и 8–15 микрон в ширину. Общая площадь открытых устьиц составляет 1 % поверхности листа.

Установлено, что мелкие верхушечные листья имеют большее число устьиц, чем крупные нижние. Частота устьиц (число их на единицу площади) увеличивается при переходе от основания листа к его верхушке и от нижней части растения к верхней. У растений засушливых мест обитания их больше, но по размеру они меньше.

У большинства мезофитных растений устьица расположены на одном уровне с эпидермальными клетками, а у ксерофитных форм устьица расположены ниже уровня эпидермиса и называются погруженными. У гигрофитов иногда замыкающие клетки расположены выше эпидермиса. Такие устьица называются приподнятыми.

Тот или иной тип строения устьиц характерен для определенных групп растений, хотя в пределах одного семейства могут иногда встречаться различные типы устьиц. Несмотря на значительную площадь, занятую устьицами, диффузия водяного пара через них составляет 50–60 % испарения со свободной поверхности. Установлено, что скорость диффузии через мелкие отверстия пропорциональна их периметру, а не площади. Поэтому частичное смыкание замыкающих клеток мало влияет на их периметр, и уровень диффузии водяного пара через устьица не очень резко падает.

Ход работы. Нанести на нижнюю сторону листа стеклянной палочкой каплю лака и быстро размазать тонким слоем. После полного высыхания снять пленку пинцетом, поместить на предметное стекло и рассмотреть при большом увеличении без покровного стекла. Вставить в микроскоп окулярный микрометр и измерить ширину и длину устьичной щели не менее чем у десяти устьиц и вычислить средние величины.

Исследовать листья разных ярусов одного и того же растения, а также хорошо освещенные и затемненные листья.

Задание

1. Результаты оформите в таблицу 4.3.
2. Сделать выводы о влиянии ярусности и условий освещения на размеры устьичных отверстий.

Таблица 4.3. – Определение состояния устьиц

Название растения	Лист	Условия	Цена деления окулярного микроскопа, мкм	Размеры устьичных отверстий в мкм				Площадь устьичных отверстий, мкм ²
				ширина	длина	ширина	длина	
	верх- ний	свет						
	ниж- ний	темно- та						

Контрольные вопросы

1. Каково значение устьиц для растения?
2. Сколько устьиц располагается на единице поверхности листа и какова их площадь?
3. Что лежит в основе динамики тургора замыкающих клеток устьиц?
4. Как влияет ярусность и условия освещения на размеры устьичных отверстий?

ТЕМА 5. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

5.1 Теоретическая часть

Минеральное питание имеет большое значение для физиологии растений, поскольку для нормального роста необходимо достаточное снабжение определенными минеральными элементами. Растениям требуются кислород, вода, двуокись углерода, азот и более 10 минеральных элементов в качестве реагентов или "сырья" для различных синтетических процессов и для других целей. Люди, не знакомые с физиологией растений, часто называют минеральные питательные вещества "пищей" растений, а в лесоводстве используют термин "подкормка", когда вносят удобрения. Физиологи растений не одобряют применения термина "пища" в этих случаях, так как они обычно ограничивают содержание данного понятия углеводами, жирами и белками, которые могут быть непосредственно использованы растением в качестве источника энергии, окисляясь при дыхании, или как строительный материал при образовании новых тканей. Минеральные вещества и двуокись углерода обычно рассматриваются физиологами растений скорее как сырье, реагенты или вспомогательные вещества, необходимые для синтеза питательных веществ, чем в качестве самой пищи.

В растениях найдено более половины элементов периодической системы, и вполне вероятно, что корнями поглощается любой элемент, находящийся в окружающей их среде. По крайней мере, 27 элементов были идентифицированы в некоторых образцах древесины в небольших количествах. В некоторых растениях найдена также желтая платина, олово и серебро. В растениях имеются значительные количества алюминия, кремния и натрия.

Основные функции минеральных веществ

У минеральных веществ в растениях много важных функций. Они могут играть роль структурных компонентов растительных тканей, катализаторов различных реакций, регуляторов осмотического давления, компонентов буферных систем и регуляторов проницаемости мембран.

Примерами минеральных веществ как составных частей растительных тканей могут быть кальций в клеточных стенках, магний в молекулах хлорофилла, сера в определенных белках, фосфор в фосфолипидах и нуклеопротеидах, азот как компонент белков. Некоторые элементы, в том числе железо, медь и цинк, требуются в очень небольших количествах, но они необходимы, поскольку входят в состав простетических групп или коферментов определенных ферментных

систем. Другие элементы, такие, как марганец и магний, функционируют в качестве активаторов или ингибиторов ферментных систем. Некоторые элементы, например, бор, медь и цинк, необходимые для функционирования ферментов в незначительных количествах, в более высоких концентрациях очень ядовиты. Токсичность этих и других ионов, таких, как серебро и ртуть, вероятно, связана с их повреждающим действием на ферментные системы.

Значение достаточного снабжения растений минеральным питанием для хорошего роста уже давно оценено в полеводстве, садоводстве и лесоводстве.

Азот. Хорошо известна роль азота как составной части аминокислот – строительных блоков, из которых состоят белки. Азот входит также во множество других соединений: в пурины, алкалоиды, ферменты, регуляторы роста, хлорофилл и клеточные мембраны. При недостатке азота нарушается синтез нормального количества хлорофилла, вследствие чего при крайнем дефиците развивается хлороз и более старых листьев, и молодой листвы.

Фосфор. Этот элемент является компонентом нуклеопротеидов и фосфолипидов. Макроэргические связи между фосфатными группами служат основным посредником в переносе энергии в растениях. Фосфор встречается в органической и неорганической формах. Он легко перемещается по растению, по-видимому, в обеих формах. При недостатке фосфора часто отмечается резкое отставание в росте молодых деревьев без каких-либо видимых симптомов.

Калий. Растениям необходимо большое количество калия, но его органические формы неизвестны. По-видимому, он необходим для активности ферментов. Его недостаток затрудняет передвижение углеводов и метаболизм азота, но это действие может быть скорее опосредованным, чем прямым. Интересно отметить, что растительные клетки различают калий и натрий, и последний не может быть полностью замещен первым. Считается также, что калий играет роль осмотического агента в открывании и закрывании устьиц. Калий в растениях очень мобилен.

Сера. Этот элемент является компонентом цистина, цистеина, других аминокислот, биотина, тиамина, кофермента А и многих других соединений, чаще всего в виде сульфгидрильных групп. Недостаток серы вызывает хлороз и нарушение биосинтеза белков, вследствие чего накапливаются аминокислоты. По сравнению с азотом, фосфором и калием сера менее мобильна.

Кальций. В значительных количествах кальций обнаруживается в клеточных стенках в виде пектата кальция, влияющего, вероятно, на эластичность клеточных стенок. Он участвует также каким-то образом в метаболизме азота. Кальций активирует несколько ферментов, в том числе

амилазу. Он относительно малоподвижен. При недостатке кальция повреждаются меристематические участки, особенно кончики корней.

Излишек кальция часто накапливается в виде кристаллов оксалата кальция в листьях и одревесневших тканях.

Магний. Этот элемент входит в молекулу хлорофилла и участвует в работе ряда ферментных систем. При недостатке магния обычно наблюдается хлороз. Магний участвует также в поддержании целостности рибосом: при его отсутствии рибосомы распадаются. У большинства растений он легко передвигается.

Железо. Дефицит железа - один из наиболее распространенных и заметных видов недостаточности питания деревьев микроэлементами. Недостаток железа наблюдается преимущественно на щелочных и известковых почвах, где высокие величины рН препятствуют его поглощению. Большая часть железа листьев находится в хлоропластах, где оно участвует в синтезе пластидных белков. Железо входит также в ряд дыхательных ферментов, таких, как пероксидаза, каталаза, ферредоксин и цитохромоксидаза. Железо относительно неподвижно, поэтому в молодых тканях часто развивается дефицит из-за того, что оно не передвигается из более старых тканей.

Марганец. Этот элемент также необходим для синтеза хлорофилла. Основная его функция, очевидно, заключается в активации ферментных систем. Кроме того, он, вероятно, влияет на доступность железа. Недостаток марганца часто вызывает деформацию листьев и образование хлоротичных или мертвых участков. Марганец относительно неподвижен. Он ядовит (за исключением небольших концентраций), и в листьях деревьев его концентрации часто приближаются к токсичному уровню. У деревьев, растущих на известковых почвах, встречается дефицит марганца.

Цинк. У деревьев нескольких видов недостаток цинка приводит к деформациям листьев, как при вирусных болезнях, возможно, потому что он участвует в синтезе триптофана – предшественника индолилуксусной кислоты. Цинк входит также в состав карбоангидразы.

Медь. Этот элемент также является компонентом некоторых ферментов, в том числе аскорбинатоксидазы и тирозиназы. Растениям необходимы очень небольшие количества меди, высокие концентрации токсичны. Доказана необходимость меди для сеянцев ели и для Сосны замечательной. Недостаток меди вызывает суховершинность у цитрусовых. У лесных пород, по-видимому, не бывает заметного дефицита меди. Симптомы недостатка меди довольно неопределенны.

Бор. Это еще один элемент, требующийся в очень малых количествах. В зависимости от вида растения потребность в боре колеблется от 5 до 15 частей на миллион. К сожалению, оптимальная для роста концентрация бора у некоторых видов очень близка к токсичной

концентрации. Хвойные, по-видимому, выдерживают меньшие концентрации бора по сравнению с покрытосеменными растениями. Недостаток бора вызывает серьезные повреждения и отмирание апикальных меристем. Бор, вероятно, необходим для передвижения сахаров. Растения, которым не хватает бора, содержат больше растворимых сахаров и пентозанов, поглощение воды и транспирация у них проходят медленнее, чем у нормальных растений.

Молибден. Среди всех необходимых элементов молибден нужен растениям в самой низкой концентрации: большинству достаточно менее 1 части на миллион. Молибден входит в состав нитратредуктазной ферментной системы. Он выполняет, по-видимому, и другие функций. При его недостатке может снижаться интенсивность азотфиксации у деревьев семейства бобовых и у ольхи.

Хлор. Этот элемент, по-видимому, необходим растениям и может участвовать в расщеплении воды при фотосинтезе.

Другие элементы. В некоторых растениях в больших количествах содержатся алюминий, натрий и кремний, но, хотя эти элементы иногда и усиливают рост, их обычно не считают необходимыми. Избыток алюминия очень ядовит, и способность выдерживать высокие его концентрации очень важна для успешного роста некоторых зерновых культур на кислых почвах.

Между различными элементами существуют многочисленные и сложные взаимодействия: один элемент влияет на поглощение и утилизацию другого. Следует упомянуть, однако, что различия в росте конкурирующих видов могут частично зависеть от разной способности выдерживать ненормально высокие или низкие концентрации определенных элементов.

Концентрация и распределение минеральных элементов в различных органах растения

В общей форме соотношение концентраций минеральных веществ, выраженных в процентах от сухого веса, выглядит так: *листья* > *небольшие ветви* > *большие ветви* > *стволы*. Иногда концентрация кальция и магния в коре выше, чем в листьях.

Концентрация минеральных веществ в листьях намного выше по сравнению с таковой в одревесневших частях, но она значительно варьирует в зависимости от возраста и положения листа на дереве.

Симптомы недостаточности минеральных веществ

Недостаток минеральных веществ вызывает изменения биохимических и физиологических процессов, в результате чего часто наблюдаются морфологические изменения, или видимые симптомы.

Иногда вследствие дефицита рост подавляется до появления других симптомов.

Видимые симптомы дефицита. Наиболее существенный результат недостатка минеральных веществ – снижение роста. Однако наиболее заметный эффект – это пожелтение листьев, вызванное уменьшением биосинтеза хлорофилла. Листья, по-видимому, особенно чувствительны к дефициту. При недостатке минеральных веществ у них уменьшаются размеры, изменяется форма или структура, бледнеет окраска, а иногда даже образуются мертвые участки на кончиках, краях или между главными жилками. В некоторых случаях листья собираются в пучки или розетки, а сосновые иглы иногда не могут разделиться и образуется "слившаяся хвоя". Общий признак определенного типа недостаточности минеральных веществ в травянистых растениях – подавление роста стебля и снижение роста листовых пластинок, что приводит к образованию розеток небольших листьев, часто с сетью хлоротичных участков. Видимые симптомы дефицита различных элементов настолько характерны, что опытные наблюдатели могут идентифицировать дефицит по внешнему виду листьев.

Иногда при недостатке минеральных веществ деревья образуют избыточные количества камеди. Это явление получило название гоммоза. Выделение смолы вокруг почек характерно для страдающих от недостатка цинка деревьев сосны замечательной в Австралии. Камедь обнаруживается также на коре плодовых деревьев, страдающих от суховершинности, вызванной недостатком меди. Значительный дефицит часто вызывает гибель листьев, побегов и других частей, т. е. развиваются симптомы, описанные как суховершинность. Отмирание побегов, вызванное недостатком меди, наблюдалось у многих лесных и плодовых деревьев. При отмирании верхушечных побегов яблони, страдающие от дефицита меди, приобретают кустообразный, чахлый вид. Недостаток бора вызывает засыхание верхушечных точек, роста и в конце концов гибель камбия у цитрусовых и у сосен, отмирание флоэмы и физиологический распад плодов у других видов. Недостаток одного элемента иногда способствует появлению нескольких различных симптомов, например, дефицит бора у яблонь вызывает деформацию и хрупкость листьев, некроз флоэмы, повреждения коры и плодов.

✓ **Хлороз.** Наиболее распространенный симптом, наблюдаемый при недостатке самых различных элементов – хлороз, возникающий в результате нарушения биосинтеза хлорофилла. Характер, степень и тяжесть хлороза у молодых и старых листьев зависят от вида растения, от элемента и степени дефицита. Чаще всего хлороз бывает связан с недостатком азота, но он может быть вызван и дефицитом железа, марганца, магния, калия и других элементов. Более того, хлороз может быть вызван не только дефицитом минеральных веществ, но и множеством

других неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе избытком или недостатком воды, неблагоприятными температурами, ядовитыми веществами (например, двуокисью серы) и избытком минеральных веществ. Причиной хлороза могут быть и генетические факторы, вызывающие появление различно окрашенных растений: от альбиносов, полностью лишенных хлорофилла, до зеленоватых проростков или проростков с различной полосатостью и пятнистостью листьев.

На основе многочисленных факторов, вызывающих хлороз, можно заключить, что он происходит в результате как общего нарушения метаболизма, так и специфического влияния отдельных элементов.

Одним из самых распространенных и причиняющих наибольшие нарушения развития растений типов хлороза является тот, который обнаруживается у большого числа плодовых, декоративных и лесных деревьев, растущих на щелочных и известковых почвах. Его обычно вызывает недоступность железа при высоких значениях рН, но иногда причиной бывает дефицит марганца.

При хлорозе у покрытосеменных средняя и более мелкие жилки листьев остаются зелеными, а участки между жилками становятся бледно-зелеными, желтыми или даже белыми. Обычно самые молодые листья страдают от хлороза наиболее сильно. У хвойных деревьев молодая хвоя делается бледно-зеленой или желтой, а при большом дефиците иглы могут становиться коричневыми и опадать.

Хлороз, вызванный недостатком железа, можно частично или полностью устранить, понизив рН почвы.

Физиологическое действие недостатка минеральных веществ

Видимое морфологическое действие или симптомы дефицита минеральных веществ являются результатом изменений различных внутренних биохимических или физиологических процессов. Однако из-за сложных взаимоотношений между ними бывает трудно определить, каким образом недостаток отдельного элемента вызывает наблюдаемые эффекты. Например, недостаток азота может тормозить рост, вследствие худшего снабжения азотом процессов биосинтеза новой протоплазмы. Но одновременно снижается скорость синтеза ферментов и хлорофилла и уменьшается фотосинтезирующая поверхность. Это вызывает ослабление фотосинтеза, ухудшающее снабжение ростовых процессов углеводами. В результате возможно дальнейшее снижение скорости поглощения азота и минеральных веществ. Один элемент часто выполняет в растении несколько функций, поэтому непросто определить, нарушение какой именно функции или сочетания функций вызывает появление видимых симптомов. Марганец, например, помимо активирования определенных ферментных систем, также необходим для синтеза хлорофилла. Его недостаток вызывает некоторые функциональные

расстройства. Недостаток азота обычно приводит к заметному ослаблению фотосинтеза, но влияние недостатка других элементов не так определено.

Недостаток минеральных веществ снижает и биосинтез углеводов, и их передвижение к растущим тканям. Часто дефицит по-разному влияет на фотосинтез и дыхание. Например, существенный дефицит калия замедляет фотосинтез и усиливает дыхание, уменьшая тем самым количество углеводов, которые могут использоваться на рост. Иногда также подавляется передвижение углеводов. Этот эффект резко выражен у бордефицитных деревьев с некрозом флоэмы. В результате уменьшения количества доступных углеводов снижается скорость роста тканей в одной части дерева, но в то же время может происходить накопление углеводов в другой части. Иногда из-за низкого содержания запасных углеводов уменьшается образование семян. Обильное внесение азотного удобрения приводило к значительному усилению процесса образования семян у деревьев бука и клена сахарного, увеличивались процент здоровых семян и сухой вес семян клена. Образование шишек и семян у молодой сосны ладанной после внесения удобрения также резко усиливалось. Если же деревья не испытывают дефицита минеральных веществ, внесение больших количеств азотных удобрений может снижать образование плодов и семян вследствие стимуляции вегетативного роста.

Видовые и индивидуальные различия реакции на недостаток минеральных веществ

Вследствие различной способности к поглощению и передвижению минеральных веществ деревья разных видов и даже отдельные экземпляры одного и того же вида по-разному реагируют на их дефицит.

Избыток минеральных веществ

В лесных почвах редко наблюдается избыток минеральных питательных веществ, но обильное удобрение садов и питомников иногда приводит к концентрации солей, вполне достаточной для того, чтобы нанести вред. Встречаются также большие площади засушливых земель, где большинство видов растений не может существовать из-за высокого содержания солей. Орошение водой, содержащей много солей, также наносит ущерб. Это происходит вследствие увеличения осмотического давления, неблагоприятных для растений сдвигов pH, нарушения баланса различных ионов или в результате комбинации этих факторов.

Повышенное осмотическое давление почвенного раствора уменьшает поглощение воды, усиливает дефицит воды в листьях и в результате приводит к повреждению тканей от подсыхания в те дни, когда ветер и высокие температуры вызывают сильную транспирацию. При более продолжительном и глубоком обезвоживании наблюдается также закрывание устьиц, препятствующее фотосинтезу. Высокие концентрации

солей в почве могут вызвать повреждение корней путем плазмолиза, особенно в песчаных почвах, что мешает синтетической деятельности корней. Иногда листья повреждаются в результате нанесения на них жидких удобрений в высоких концентрациях.

Вредное действие избыточного удобрения зависит от вида растения, типа использованного удобрения и времени внесения.

Избыточное удобрение плодовых и декоративных деревьев иногда продлевает вегетационный период до такой степени, что у деревьев и кустарников не остается времени для приобретения холодостойкости до заморозков. Избыточное удобрение иногда стимулирует образование большого числа ветвей, цветков и плодов на старых деревьях. Среди других типов реакции растений на избыточное удобрение – фасциация, или уплощение стеблей, и внутренний некроз коры. На сеянцах нежелательное действие избытка удобрений проявляется в виде чрезмерного верхушечного роста, приводящего к низким величинам соотношения подземной и надземной частей, в результате чего растения часто плохо приживаются после пересадки.

Применение избыточных количеств удобрений расточительно с экономической точки зрения. Оно нежелательно также и для окружающей среды, так как избыток может вымываться и попадать в водоемы или грунтовые воды. Особенно большое значение имеет вымывание избытка азота, обычно в форме нитрата, но проблема загрязнения среды может возникнуть и при внесении в избыточных количествах любого элемента.

Круговорот минеральных веществ

Понятие круговорота (цикла) связано с тем, что большая часть поглощенных растительностью минеральных веществ возвращается в почву при разложении опавших листьев и других растительных тканей. Круговорот минеральных веществ – важное свойство любых экосистем. Круговорот минеральных веществ состоит из нескольких подциклов различной длины. Самый короткий цикл характерен для элементов, вымываемых дождем из листьев и из экскрементов насекомых, поедающих листья, поскольку эти элементы могут сразу же использоваться. Разложение листвы и ветвей освобождает минеральные вещества за время от нескольких недель или месяцев в теплом климате до нескольких лет в холодном. Входящие в состав крупных ветвей и стволов вещества не вступают в оборот в течение десятилетий или даже веков, что зависит от долговечности дерева и скорости разложения древесины.

В дополнение к минеральным веществам, освобождающимся при разложении подстилки, заметное количество их вымывается осадками из листвы и возвращается в почву. Ощутимые количества азота и минеральных веществ вводятся из атмосферы в почву с дождем. Некоторое количество азота добавляется благодаря нитрификации в почве, а

содержание минеральных веществ увеличивается в результате разложения горных пород. Происходят потери и при вымывании с дренажными водами, но в ненарушенных экосистемах эти потери невелики.

Количество некоторых элементов, особенно серы, вносимых в почву с дождем, увеличилось за последние годы из-за усиливающегося загрязнения атмосферы в результате деятельности людей. Все большее значение приобретает растущая кислотность дождевой воды в Скандинавии, Западной Европе и на северо-востоке США, вызванная превращением в воздухе двуокиси серы всерную кислоту. Образующийся при этом "кислый дождь" вызывает нежелательное изменение рН озер и, продолжаясь в течение длительного периода, может привести к снижению рН почв, имеющих слабую буферность.

Большие количества минеральных веществ и азота, накопленных в плодах и семенах, уносятся с урожаем. Сообщают, что с урожаем яблок уносится более 80 кг/га минеральных веществ. Уборка кукурузы на зерно уносит около 160 кг/га азота и минеральных веществ, а уборка зерна и стеблей – более 300 кг/га. Все более широкое использование быстрорастущих видов с короткими периодами ротации, без сомнения, создаст дополнительные проблемы с минеральным питанием.

Поглощение солей

Поглощение минеральных питательных веществ так же важно для успешного роста растений, как и поглощение воды. Однако поглощение солей изучено пока недостаточно, поскольку оно значительно сложнее. Поглощение солей целыми растениями состоит из нескольких этапов: 1) движения ионов из почвы к поверхности корней; 2) накопления ионов в клетках корней; 3) радиального перемещения ионов от поверхности корней в ксилему; 4) передвижения ионов из корней в побеги.

Поглощение солей корнями. Поглощение минеральных питательных веществ через корни включает: передвижение ионов из почвы к поверхности корней, накопление в клетках корней, движение из них в ксилему и выделение в ксилемный сок, с которым они переносятся в листья с транспирационным током.

Передвижение ионов в почве. Движение ионов в почве к корням происходит путем диффузии и массового перетекания в направлении к поверхности корней интенсивно транспирирующих растений.

Корни лесных деревьев способны образовывать плотный ковер в поверхностном слое почвы, который перехватывает минеральные вещества, выделяющиеся при разложении подстилки. Однако корни, глубже проникающие в почву, должны поставлять значительное количество минеральных веществ и большую часть воды. Объем занятой корнями почвы – важный фактор при определении количества минеральных веществ и воды, доступных для деревьев и кустарников.

Протяженность корней становится особенно важной, когда речь идет о поглощении медленно диффундирующих минеральных веществ, например, фосфатов.

Микориза. Эффективная поглощающая зона корней у многих древесных и травянистых растений видоизменена из-за наличия микоризы. Мицелий образует вокруг корней чехол (эктотрофная микориза) или врастает внутрь ткани корня (эндотрофная микориза). Тяжи гиф прорастают в почву, во много раз увеличивая поверхность соприкосновения с частицами почвы. Эксперименты с использованием радиоактивных изотопов показали, что поглощенные гифами ионы быстрее передаются растениям, на которых растут грибы. К тому же продолжительность поглотительной деятельности микоризных корней намного превышает время существования неопробковевших участков любых немикоризных корней.

Влияние транспирации. Выше уже говорилось о том, что ток воды к поверхности корней транспирирующих растений усиливает передвижение солей к корням. Транспирация может увеличивать и скорость их передвижения в корнях. Согласно классической точке зрения передвижение солей в корнях происходит путем активного транспорта и мало зависит от скорости поглощения воды. Однако быстрый ток воды через ксилему корней может увлекать с собой соли, а уменьшение концентрации должно усиливать активный транспорт. К тому же у старых корней, где чечевички, отверстия, вызванные отмиранием боковых корней, и другие щели делают возможным некоторое массовое перетекание, заметное количество солей переносится в центральный цилиндр, по-видимому, с транспирационным током. Передвижение солей вверх по ксилеме ствола, из нее в жилки листьев и, в конце концов, в стенки клеток листьев также можно считать массовым перетеканием с транспирационным током.

Факторы, влияющие на поглощение солей

Количество и состав поглощаемых деревьями ионов широко варьируют в зависимости от вида растения и условий окружающей среды. Ниже кратко рассматриваются факторы, влияющие на этот процесс.

Видовые различия. В отношении содержания солей между видами существуют некоторые четкие различия. Например, Кель (1937) установил, что в листьях цветущего дуба белого, кизила и амбрового дерева зольность примерно в 2 раза выше (7–7,2%), чем у сосен ладанной и ежовой (3–3,5%), растущих на тех же почвах. О значительных различиях между видами по содержанию минеральных веществ сообщали и другие авторы.

Во многих случаях различия в поглощении ионов определяются корнями, возможно, благодаря их способности связывать определенные ионы и предотвращать их поступление в побеги. Известно, что в некоторых случаях различия в поглощении ионов между травянистыми видами и разновидностями контролируются генетически.

Состав и концентрация почвенного раствора. Рост растений сильно зависит от концентрации необходимых минеральных питательных веществ в почве. Кроме того, рост древесной растительности, так же, как и травянистых растений, осложняют: наличие высоких концентраций ядовитых элементов, таких, как свинец, цинк и медь, рН почвы и избыток соли на засоленных почвах. Между ионами существуют сложные взаимодействия, влияющие на их доступность, причем особо важную роль играет кальций. Некоторые виды растений, известных как кальцефилы, встречаются или исключительно на известковых, щелочных почвах, а другие – кальцефобы – встречаются на бедных кальцием, кислых почвах. В некоторых случаях кальцефилы, по-видимому, нуждаются в больших количествах кальция, чем родственные виды растений, относящиеся к кальцефобам. При этом важное значение имеют и другие факторы, например, изменения величины рН. Растения можно выращивать в водных культурах при широком диапазоне рН, если принять меры для поддержания необходимых элементов в растворенном состоянии. Однако в природе рН играет важную роль, влияя на растворимость некоторых элементов. На щелочных почвах наблюдается дефицит железа и фосфора, а на кислых почвах растениям часто недостает кальция и магния, причем повышенная растворимость алюминия, марганца и других ионов на кислых почвах может привести к концентрациям, токсичным для растений.

Следует отметить, что некоторые растения успешно растут на почвах с высоким содержанием токсичных элементов, не пропуская эти элементы, другие же растения без всякого ущерба поглощают их в больших количествах. По крайней мере, некоторые растения, видимо, образуют хелатные соединения, связывающие различные элементы в клеточных стенках и делающие их безвредными. Хорошим примером растений, растущих в неблагоприятных почвенных условиях, могут служить галофиты, но и они не все выживают по одной и той же причине.

Влажность почвы. Чрезмерно низкое или высокое содержание воды в почве оказывает настолько сильное влияние на рост корней, что трудно отличить прямое воздействие на поглощение минеральных веществ от косвенного, вызванного изменениями скорости роста и дифференциации корней. В насыщенных водой почвах происходит денитрификация, а в сухих почвах активность микробов понижена. Иногда в насыщенных водой почвах концентрация восстановленных форм таких элементов, как железо и марганец, достигает токсичного для растений уровня. На сухих почвах растениям может недоставать фосфора и калия, так как эти элементы связываются почвой, и к тому же рост корней понижен, и их поглощающая поверхность уменьшается. Симптомы дефицита железа и марганца также наиболее часто проявляются у растений, растущих на сухой почве.

Обмен веществ в корнях. Поглощение минеральных веществ включает активный транспорт, зависящий от затрат метаболической энергии. Поэтому на поглощение солей влияют такие факторы окружающей среды, как аэрация и температура. Большая часть исследований по этому вопросу проведена на корнях травянистых растений, но имеющиеся немногочисленные данные свидетельствуют о том, что аналогично ведут себя и корни древесных видов. Установлено, что недостаточная аэрация часто ограничивает скорость поглощения питательных веществ как травянистыми культурами, так и большинством древесных видов.

Успешное произрастание растений высотой более нескольких сантиметров зависит от передвижения воды, минеральных веществ и некоторых органических соединений от корней к побегам и от передвижения углеводов и других органических соединений от побегов к корням. Продолжительный рост требует снабжения различных меристематических зон достаточными количествами воды, минеральными питательными веществами, органическими соединениями азота и определенными регуляторами роста. Таким образом, транспорт этих веществ к участкам, где они используются в качестве строительного материала и субстратов для дыхания, так же важен для роста, как и синтетические процессы, при которых они образуются.

У небольших, относительно недифференцированных организмов в каждой клетке могут осуществляться все необходимые процессы, так как ни одна клетка не удалена от источника сырья. У таких низкорослых растений, как мхи и печеночники, для необходимого перемещения веществ на короткие расстояния достаточно диффузии, которую возможно, облегчает движение цитоплазмы. Для существования крупных наземных растений, таких, как деревья, необходимо быстрое перемещение веществ на большие расстояния в обоих направлениях (вверх и вниз), так как рост корней зависит от поступления из листьев сахаров и, вероятно, регуляторов роста. В свою очередь, листья зависят от корней, откуда поступают вода, минеральные питательные вещества, органические соединения азота и некоторые регуляторы роста. Корни и листья часто находятся на расстоянии 30-100 м друг от друга, и большие количества веществ должны одновременно передвигаться в противоположных направлениях, поэтому проблема становится достаточно сложной.

Эволюция сосудистой системы, делающей возможным быстрый транспорт на большие расстояния, была решающим моментом для появления высоких растений. Ее механическая прочность выполняет существенную функцию поддержания большой массы листьев, благодаря чему растение получает много солнечной энергии. Таким образом, развитие современной сосудистой системы обусловлено изменением морфологии и физиологии, сделавшим возможным существование

деревьев. Для развития растений необходимо правильное распределение метаболитов по различным органам и тканям, в том числе к кончикам корней и стеблей, камбию, развивающимся плодам и семенам.

Проросткам, в которых транспорт происходит в основном от клетки к клетке, вполне достаточно диффузии, но по мере их подрастания диффузия становится недостаточной. Если при расстояниях, измеряемых в нанометрах или даже в миллиметрах, диффузия молекул происходит быстро, то при расстояниях, измеряемых метрами, – за длительный период. Например, подсчитано, что 940 дней потребовалось бы для диффузии 1 мг сахарозы на расстояние 1 м через заполненную водой трубку с поперечным сечением 1 см из 10 %-ного раствора в чистую воду. Следовательно, для ежедневного перемещения 150–200 л воды от корней к побегам или нескольких сотен граммов сахаров из листьев необходимо участие механизмов более быстрых, чем диффузия.

Рассмотрим пути и механизм транспорта наиболее важных из передвигающихся веществ, а также некоторые факторы, от которых зависит транспорт на большие расстояния.

Транспорт минеральных веществ

Минеральные вещества передвигаются из корней в побеги в ксилемном соке, перемещающемся путем массового перетекания с транспирационным током. Существует также значительное латеральное передвижение минеральных веществ между ксилемой и флоэмой. Минеральные вещества, поднимаясь вверх, диффундируют из ксилемы, предположительно вследствие того, что они используются в зонах роста вдоль пути. Клетки верхушек стеблей, камбиальные зоны и другие метаболические активные участки накапливают минеральные вещества, в результате чего возникают градиенты, вызывающие передвижение к этим участкам. Скорость транспорта минеральных веществ регулируется в основном интенсивностью транспирации, и потому в деревьях, сбросивших листья, она намного ниже, чем в облиственных.

Ксилемный сок – основной источник минеральных веществ и азота для зон роста побегов, но важную роль в минеральном питании играет также циркуляция по флоэме. Так, растущие листья могут получать минеральные вещества как через ксилему, так и через флоэму. Постоянное передвижение минеральных веществ в листья с транспирационным током в течение вегетационного периода вызывает накопление солей, которое иногда причиняет вред листьям растений, растущих на солонцах или слишком обильно удобренных. Такие элементы, как кальций и магний, а на засоленных почвах и натрий, обычно накапливаются в течение вегетационного периода. Концентрации таких мобильных элементов, как азот, фосфор и калий, часто уменьшаются при пересчете на сухой вес. Для мобильных элементов общим является их передвижение из старых,

метаболически менее активных тканей, в молодые листья, развивающиеся плоды и другие метаболически активные зоны. Кроме того, осенью в больших масштабах происходит переход минеральных веществ из стареющих листьев в ветви.

Заметное количество солей теряется из свободного пространства или апопласта листьев вследствие вымывающего действия дождя. Некоторые виды деревьев теряют соли, выделяя их через особые железы.

Концентрация неподвижных элементов может быть достаточной в старых листьях, в то время как у молодых листьев того же растения наблюдаются симптомы дефицита. Наоборот, высокоподвижные элементы, такие, как N, P и K, часто отводятся из более старых листьев, вызывая у них симптомы дефицита, тогда как у молодых листьев никаких признаков недостаточности не наблюдается.

5.2 Экспериментальная часть

5.2.1 Определение содержания золы в разных частях растений

Цель работы: ознакомиться и изучить методику определения содержания золы в разных частях растения.

Объекты: хорошо высушенные на воздухе части сосны и березы или других древесных растений – древесина, наколотая лучинками, листья (желательно собранные в конце лета, когда в них накапливается много зольных элементов), семена.

Материалы и оборудование: тигли с крышками, прокаленные и охлажденные в эксикаторе (перед прокаливанием написать на тиглях номера концентрированным раствором FeCl_3); тигельные щипцы; спиртовка или газовая горелка; чугунный штатив с кольцом; фарфоровый треугольник; ступка; весы с разновесом; муфельная печь; эксикатор; скальпель; препаровальные иглы (2 шт.); этиловый спирт; 10 %-ный раствор NH_4NO_3 в капельнице; электроплитка; глянцевая бумага; спички.

Краткие сведения

При сжигании растительного материала углерод, азот и водород улетучиваются в виде CO_2 , воды и молекулярного азота. Остающийся после сжигания нелетучий остаток (зола) содержит элементы, называемые зольными. Содержание зольных элементов в разных растениях и в разных частях одного и того же растения неодинаково и зависит от состава почвы, физиологических особенностей и возраста растения.

На количество золы, образующейся при сжигании разных частей растения, влияет также соотношение между живыми и мертвыми

клетками: мертвые клетки состоят из одних клеточных стенок, в которых находится небольшое количество кальция или кремния, тогда как в цитоплазме и органоидах живых клеток содержится много зольных элементов как в составе органических веществ (сера – в белках, фосфор – в нуклеиновых кислотах и фосфолипидах, магний – в хлорофилле и т. п.), так и в форме минеральных ионов.

Зола в растении составляет приблизительно 5 % от массы сухого вещества. Однако отдельные органы растений сильно различаются по содержанию золы. Ее больше там, где преобладают живые клетки. Так, в среднем в древесине – около 1 % золы, в семенах – около 3 %, в стеблях и корнях – 5 %, а в листьях – 15 %.

Ход работы

1. **Озоление древесины.** Взвесить с точностью до 0,01 г предварительно прокаленный и охлажденный в эксикаторе тигель (тигель рекомендуется взвешивать без крышки, которая может во время работы разбиться, что сделает невозможным определение массы золы). Отдельно взвесить 3 г тонко наколотых лучинок. В конец лучины воткнуть препаровальную иглу, зажечь другой конец и держать горящим концом несколько вверх над открытым тиглем, поставленным на лист глянцевого бумаги (для собирания золы, падающей мимо тигля). Остатки сгоревшей лучины собрать в тигель. Закрывать тигель крышкой и нагревать в течение 5–6 мин на электроплитке, а затем прокалить в муфельной печи до полного выжигания остатков угля. Муфельную печь следует довести до темно-красного каления, не допуская более сильного нагревания (чтобы кремниевая кислота не плавилась).

2. **Озоление листьев и семян.** Измельчить материал, растереть в ступке, поместить в предварительно прокаленный и взвешенный тигель и взвесить с точностью до 0,01 г (без крышки). Навеска должна составлять 0,5–1 г. Открытый тигель поместить на фарфоровый треугольник на штатив, добавить 1–2 мл спирта и поджечь. После прекращения горения повторить эту операцию еще раз. При отсутствии спирта материал можно обугливать, медленно нагревая закрытый крышкой тигель на пламени спиртовки: сначала держать тигель на расстоянии 2–3 см от верхнего края пламени, а после прекращения выделения дыма нагревать на сильном огне, следя за тем, чтобы вместе с газами не выбрасывались частицы озоляемого материала. Закончить озоление в муфельной печи.

Выставить тигли на металлическую полочку муфельной печи и проверить полноту сжигания, о которой судят по отсутствию в золе несгоревших частиц и угля. Перемешивать золу можно двумя тонкими препаровальными иглами или кусочками проволоки. Если после продолжительного прокаливания не происходит полного сгорания (остаются кусочки спекшегося угля), тигель следует охладить, добавить

несколько капель спирта и перемешать препаровальными иглами; после испарения спирта внести несколько капель 10 %-ного раствора NH_4NO_3 , осторожно нагреть до выпаривания воды (на слабо нагретой электроплитке или на спиртовке), закрыть тигель крышечкой и продолжать прокаливание при высокой температуре (нитрат аммония при нагревании полностью разлагается до газообразных продуктов, причем освобождающийся при этом кислород резко усиливает озоление).

Во избежание угорания работающих все операции по сжиганию растительного материала проводят под вытяжкой.

После того, как озоление закончено, перенести тигли в эксикатор, закрыв их крышками (чтобы движение воздуха не вызвало выдувания золы). После полного охлаждения тигли взвесить и найти содержание золы в исследуемом материале.

Задание

1. Результаты оформить в таблицу 5.1.
2. Сделать выводы, объяснив причины неодинакового содержания зольных элементов: 1) в различных частях одного и того же растения, 2) в одноименных частях разных растений.

Таблица 5.1. – Определение содержания золы в разных частях растений

Вид растения	Часть растения	Номер тигля	Масса тигля, г			Абсолютная сухая масса, г		Содержание золы, %
			пустого тигля	тигля с материалом	тигля с золой	материала	золы	

Контрольные вопросы

1. Почему некоторые элементы минерального питания называют зольными?
2. Какие элементы входят в состав золы растений?
3. Какие факторы влияют на содержание зольных элементов в различных растениях и их частях?

5.2.2 Микрохимический анализ почвы

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения калия, кальция, фосфора, магния и железа в золе растений.

Объекты: зола, полученная при сжигании листьев, семян, древесины.

Материалы и оборудование: 10% раствор HCl и NH₃; 1 % растворы следующих солей в капельнице: Na₂HPO₄, NaHC₄H₄O₆, K₄[Fe(CN)₆], (NH₄)₂MoO₄ в 1% растворе HNO₃, 1 % раствор H₂SO₄; пробирки, стеклянные воронки диаметром 4–5 см, шпатели металлические или глазные лопаточки, предметные стекла, стеклянные палочки, фильтровальная бумага, спиртовка, колбы с дистиллированной водой, стаканчики для смывной воды.

Краткие сведения

О минеральном составе растений обычно судят по анализу золы, остающейся после сжигания растительных тканей. При сжигании ткани органогенные элементы (С; Н; О; N) улетучиваются в виде газообразных соединений и остается несгораемая часть – зола.

Содержание ее в разных органах различно: в листе – до 10–15 %, в семенах – около 3 %. Меньше всего золы содержится в древесине (около 1 %), состоящей почти из одних мертвых клеточных стенок. Больше всего золы содержится в живых, активно функционирующих тканях, например, в мезофилле листа. В его клетках имеется хлорофилл и множество ферментов, в состав которых входят такие элементы, как магний, железо, медь и др. В связи с высокой метаболической активностью живых тканей в них обнаруживается также значительное количество калия, фосфора и других элементов.

Органы растений отличаются не только по количественному, но и по качественному составу золы. Семена богаче фосфором и калием, стебли и листья – кальцием и магнием, клубни и корни – калием. В старых органах накапливается кальций, в то время как калий сосредоточен в молодых растущих тканях.

Содержание золы зависит и от состава почвы, на которой произрастает растение, от его возраста и генетических особенностей, обуславливающих потребность в элементах минерального питания. Вследствие этого растения разных видов, растущие на одинаковой почве, накапливают различное количество зольных элементов. Например, вегетативные органы злаков накапливают большое количество кремния, клевера и гречихи – калия и кальция.

Микрохимический метод позволяет обнаружить в золе растений целый ряд элементов. В основе метода лежит способность некоторых

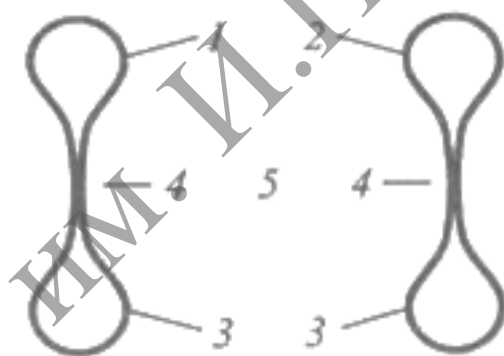
реактивов при взаимодействии с зольными элементами давать соединения, отличающиеся специфической окраской или формой кристаллов.

Ход работы. Порцию высушенного материала (древесные щепки, листья и размельченные семена) поместить в тигель, добавив немного спирта и поджечь. Процедуру повторить 2–3 раза. Затем тигель перенести на электроплиту и прокалить, пока обугленный материал не приобретет пепельно-серый цвет. Остатки угля надо выжечь, поместив тигель в муфельную печь на 20 мин.

Для обнаружения *Ca*, *Mg*, *P* и *Fe* необходимо внести в пробирку шпателем (стеклянной глазной лопаточкой) порцию золы, залить ее 4 мл 10 % раствора HCl и несколько раз встряхнуть для лучшего растворения. Для выявления *K* такое же количество золы надо растворить в 4 мл дистиллированной воды и профильтровать в чистую пробирку через маленький бумажный фильтр.

На разные концы предметного стекла поместить по капле необходимого реактива на ион, который хотят выявить. Рядом с одной из них нанести каплю какой-либо соли, содержащей данный ион, а с другой – каплю солянокислого или водного экстракта золы. Для сохранения чистоты реактивов каждый из них берут отдельной стеклянной палочкой.

Техника проведения реакции показана на рисунке 5.1.



1 – вытяжка из золы; 2 – раствор, содержащий обнаруживаемый элемент;
3 – реактив; 4 – «мостик» между раствором и реактивом; 5 – предметное стекло

Рисунок 5.1. – Техника проведения реакции

Чистой стеклянной палочкой с заостренным концом две соседние капли соединить перемычками. В результате взаимодействия растворов образуются продукты реакции, которые при медленном подсушивании препарата будут выпадать в осадок с образованием характерных кристаллов. Следует избегать полного перемешивания капель растворов: самые крупные и правильно сформированные кристаллы образуются в тонких перемычках между каплями.

Далее подсушить препарат. Для этого его держат высоко над пламенем спиртовки и подогревают до полного испарения воды, слегка

перемещая из стороны в сторону. Подсушивание прекращают, как только исчезнет последняя капля жидкости. Кристаллы рассматривают под микроскопом на сухом препарате без покровного стекла, зарисовывают и сравнивают с контрольным вариантом.

Проделать все качественные реакции с растворами и экстрактами золы. Появление типичных кристаллов показывает наличие соответствующих элементов в золе.

1. Обнаружение ионов калия

Реактивом на ионы калия является гидротартрат натрия $\text{NaHC}_4\text{H}_4\text{O}_6$, который с нейтральным раствором солей калия дает осадок гидротартрата калия $\text{KHC}_4\text{H}_4\text{O}_6$ в виде крупных призм и пластинок (рисунок 5. 2).

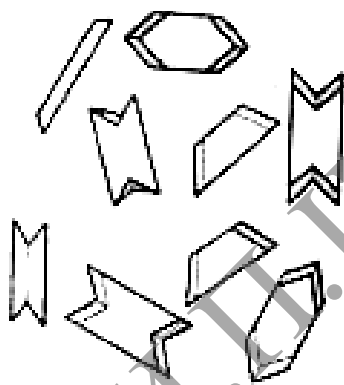
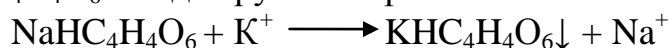


Рисунок 5.2. – Кристаллы гидротартрата калия

2. Обнаружение ионов кальция

Обнаружение кальция проводится 1 % раствором серной кислотой, реакция идет по уравнению:



В результате образуется гипс в виде отдельных или собранных в пучки кристаллов игольчатой формы (рисунок 5.3).

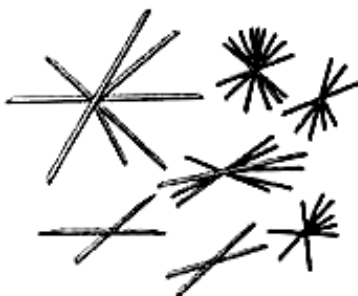


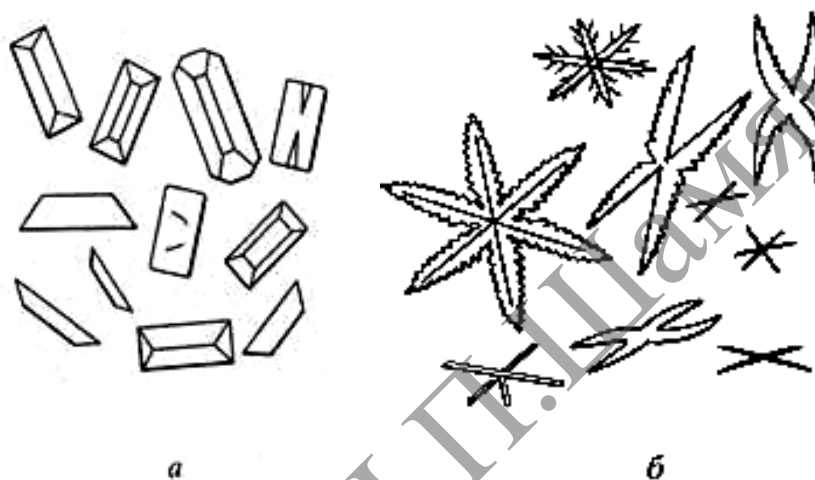
Рисунок 5.3. – Кристаллы гипса

1. Обнаружение ионов магния

При обнаружении магния к капле зольной вытяжки вначале добавляют каплю 10% раствора аммиака и соединяют ее мостиком с каплей 1% раствора фосфорнокислого натрия. Реакция идет по уравнению:



Образуется фосфорно-аммиачномагнезиальная соль в виде плоских бесцветных кристаллов в форме прямоугольников, крыльев, крышечек (рисунок 5.4).

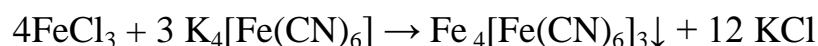


а – при медленной, б – при быстрой кристаллизации
Рисунок 5.4. – Кристаллы фосфата магния-аммония, полученные

2. Обнаружение ионов железа

Присутствие в вытяжке ионов железа Fe^{3+} обнаруживают при взаимодействии с гексацианоферратом (II) калия $\text{K}_4[\text{Fe}(\text{CN})_6]$. В результате образуется интенсивно-синий осадок гексоцианоферрата (II) железа $\text{Fe}_4[\text{Fe}(\text{CN})_6]_3$.

Железа в некоторых образцах золы мало, поэтому исходную вытяжку следует нанести на стекло несколько раз и выпарить. Наличие ионов железа выявляют по синей окраске:



3. Обнаружение фосфора

Ионы PO_4^{3-} можно обнаружить в растворе при взаимодействии с молибдатом аммония $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$. Каплю раствора фосфорной кислоты, слегка подкисленную азотной кислотой, соединяют с каплей раствора молибдата аммония. В результате выпадают зеленовато-желтые мелкие кристаллы сложной комплексной соли (рисунок 5.5):

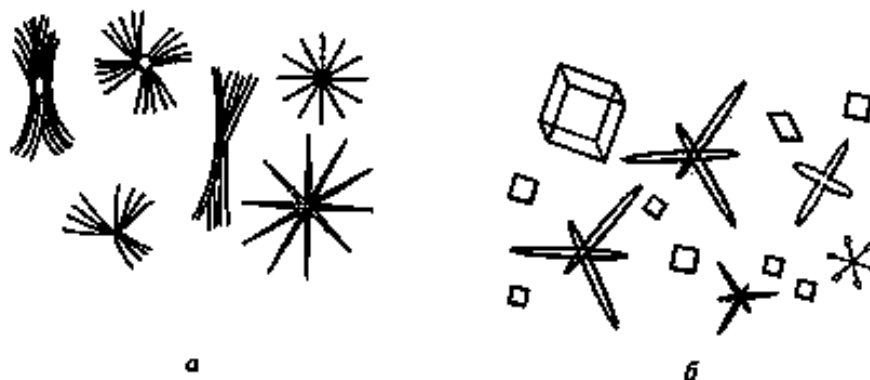
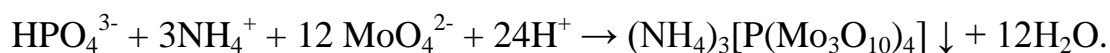


Рисунок 5.5. – Кристаллы фосфата ртути (а) и фосфат-молибдата аммония (б)

Задание

1. Записать уравнения реакций и зарисовать характерные формы кристаллов. Результаты оформить в таблицу 5.2.
2. Объяснить, на чем основано выявление указанных элементов, причину различного содержания их в органах растений.
3. Сделать вывод о наличии обнаруживаемых элементов и их количестве в золе исследуемых органов.

Таблица 5.2. – Микрохимический анализ золы

Обнаружи- ваемый элемент	Реактив (название, формула, концентрация)	Полученное вещество (название, формула)	Форма (рисунок) и количество кристаллов		
			древесина	лист	семена

Контрольные вопросы

1. Какие элементы и почему наиболее часто встречаются в золе растений?
2. Чем объяснить различное содержание зольных элементов в органах растений?
3. Почему для получения вытяжки зольных элементов используют соляную кислоту, а не другие кислоты?
4. В какой форме в живой клетке встречаются калий, фосфор, кальций, магний, железо? Какова их биологическая роль?

5.2.3 Обнаружение нитратов в растениях

Цель работы: ознакомиться с методикой определения содержания нитратов в растениях.

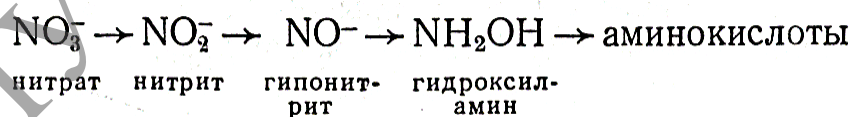
Объекты: овощные и зеленные культуры (кочан капусты, клубень картофеля, корнеплод моркови и свеклы, плоды огурца и томата, зелень петрушки, укропа, листья салат, лука); различные органы растений (корни, стебли, листья, плоды) и их части; овощи без и подвергнутые кулинарной обработке (механической очистке, вымачиванию в холодной воде в течение 1, 2 и 24 часов, варке в кожуре и в очищенном виде).

Материалы и оборудование: 1% раствор дифениламина в концентрированной серной кислоте в капельнице (хранить в темноте); чашки Петри; ножницы; стеклянная палочка; вода в химических стаканах; ножи, доска для нарезки овощей, шкала интенсивности окрашивания дифениламином, фильтровальная бумага.

Краткие сведения

Соли азотной кислоты (нитраты), поглощаемые корнями из почвы, восстанавливаются в растении до аммиака через ряд этапов, каждый из которых катализирует особый фермент (нитратредуктаза, нитритредуктаза, гипонитритредуктаза и гидросиламинредуктаза). Аммиак связывается кетокислотами (α -кетоглутаровой, щавелевоуксусной и пировиноградной), образуя в процессе восстановительного аминирования первичные аминокислоты – глутаминовую, аспарагиновую и аланин. Другие аминокислоты образуются путем трансаминирования или ферментативного превращения одних аминокислот в другие.

Сказанное можно представить в виде схемы:



При достаточном содержании растворимых углеводов и высокой активности соответствующих ферментов перечисленные биохимические процессы происходят в корнях. Однако часть нитратов (нередко весьма значительная) может пройти через паренхиму корня в неизменном виде. В этом случае нитраты попадают в сосуды ксилемы и поднимаются с восходящим током к листьям, где и происходит их восстановление. Для восстановления нитратов требуется АТФ, образующаяся в процессе окислительного или фотофосфорилирования.

Определение содержания нитратов в соке, отжатом из стеблей или черешков, позволяет судить о восстановлении нитратов в корнях: чем меньше обнаруживается ионов NO_3^- в соке, тем полнее проходит этот

процесс в клетках корня. Сопоставление содержания нитратов в черешках и листовых пластинках дает представление о нитратредуктазной активности клеток мезофилла.

Для обнаружения нитратов можно использовать реакцию с дифениламином, который в присутствии иона NO_3^- образует синюю анилиновую краску. По интенсивности посинения можно приблизительно судить о количестве нитратов в исследуемом объекте.

Ход работы. Из исследуемых объектов отрезать небольшие, одинаковые по размерам кусочки, поместить их в чашки Петри, растереть стеклянной палочкой до однородной массы (палочку после каждого варианта ополоснуть водой и промокнуть фильтровальной бумагой).

К полученной массе добавить 3–4 капли раствора дифениламина. Через 1,5 минуты определить окраску ткани, оценив ее по 4-х балльной шкале и по шкале интенсивности окрашивания дифениламина (мг/кг сырой массы).

Задание

1. Результаты записать в таблицу 5.3.
2. Проанализировать полученные результаты, объяснив разницу в накоплении нитратов различными культурами, разными органами и их частями, воздействием кулинарной обработки.
3. Сформулировать выводы о закономерностях накопления нитратов.

Таблица 5.3. – Содержание нитратов в органах растений

Объект	Орган растения	Часть органа	Повторность	Содержание нитратов	
				в баллах	мг/кг сырой массы

Контрольные вопросы

1. Зависит ли интенсивность восстановления нитратов в растении от развития его листовой поверхности? Почему? Какова эта зависимость?
2. У растения, выращенного на почве с двойной дозой нитратов, определяли содержание их в корне, стебле и листьях с помощью дифениламина. Какие выводы о превращении нитратов можно сделать, если: а) ни в одном из органов нитраты не обнаружены; б) обнаружены в корне, в большом количестве в стебле и отсутствуют в листьях; в) не обнаружены в корне, в небольшом количестве обнаружены в стебле и листьях.
3. У растений с углеводным типом обмена (ячмень) и белковым (люпин), выращенных на одинаковом нитратном фоне в почве, с помощью дифениламина обнаружено различное содержание нитратов. Более высоким оно оказалось у люпина. Почему?

5.2.4 Основные запасные вещества растительной клетки

Цель работы: познакомится с основными запасными веществами растительной клетки.

Объекты: семена злаков (ячмень, пшеница, рожь), бобовых (люпин, горох, фасоль), масличных (лен, подсолнечник, конопля), клубни картофеля, корнеплоды моркови (предварительно высушенные и размельченные на кофейной мельнице).

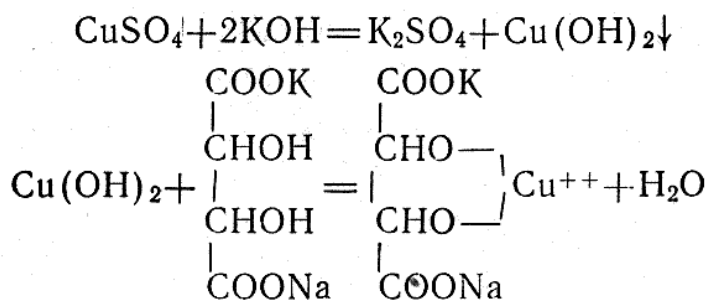
Материалы и оборудование: глюкоза и сахароза в порошке (в бюксах), 20 % раствор HCl в капельнице, реактив Фелинга, вода в колбах на 250 мл; раствор иода в йодистом калии в капельницах, 10 % раствор $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ или Na_2SO_4 , NaCl, 20 % раствор NaOH или KOH, 1 % раствор CuSO_4 в капельницах, бензин, сода; пробирки, стаканчики или колбочки на 50 мл, воронки, цилиндры на 50 мл, стеклянные палочки, пипетки на 5 мл, фарфоровые выпарительные чашечки, штативы, скальпели, бумажные фильтры, этикетки для пробирок, резиновые колечки для прикрепления этикеток и связывания пробирок, держатели для пробирок, спиртовки, водяные бани.

Краткие сведения

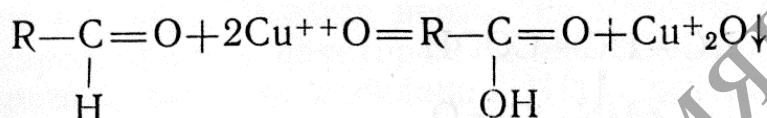
Углеводы, белки, жиры и жироподобные вещества выполняют в клетке основные функции: строительную, метаболическую, запасующую. Их легче всего обнаружить в форме запасных веществ. Наиболее удобны для этих целей семена, клубни, корнеплоды, где эти вещества накапливаются в значительных количествах.

Углеводы растительной клетки находятся в трех формах – мономерной (глюкоза, фруктоза и другие моносахара), дисахаридной (сахароза, мальтоза и др.) и полисахаридной (крахмал, инулин, целлюлоза и др.). Моносахара обладают редуцирующими (восстанавливающими) свойствами благодаря присутствию в них альдегидной или кетонной группы. Дисахара – нередуцирующие вещества, так как их молекула состоит из двух моносахаров, связанных альдегидной или кетонной группой. Полисахариды – также нередуцирующие вещества, поскольку остатки моносахаров в их молекулах сполимеризованы за счет альдегидных или кетонных групп.

Для обнаружения моносахаров используется реактив Фелинга. Его получают при последовательном сливании равных количеств растворов медного купороса, щелочи и сегнетовой соли. При взаимодействии медного купороса со щелочью образуется гидроксид меди в виде голубых хлопьев. Чтобы предотвратить выпадение его в осадок, вводится сегнетова соль. Реакции идут согласно уравнениям:



При кипячении реактива Фелинга с раствором, содержащим моносахара, медь из окисной формы восстанавливается в закисную и выпадает в осадок кирпично-красного цвета.



Обнаружить в исследуемом материале непосредственно дисахара с помощью реактива Фелинга невозможно. Их необходимо предварительно гидролизовать до моносахаров. Если в результате гидролиза получится больше осадка закиси меди, чем до него, значит, в растительной ткани имеются и дисахара. Таким образом, наличие дисахаров можно оценить и количественно (приблизительно) по разнице в содержании закиси меди до и после гидролиза растительной вытяжки.

Для выявления крахмала и оценки его количества используется раствор йода, в присутствии которого крахмал синеет.

Белки составляют основную часть протоплазмы растительных клеток. Однако значительное количество их относится к конституционным и ферментным белкам, образующим с другими соединениями сложные белки – протеиды (липо-, нуклео-, металлопротеиды и т. д.). Для обнаружения конституционных и ферментных белков клетки и ее органоидов существуют специальные методики.

Запасные белки можно довольно легко экстрагировать из растительной ткани определенными растворителями. Так, альбумины растворимы в воде, глобулины – в нейтральных солях (10 % сульфат или хлорид натрия), проламины – в 70 % спирте, глютелины – в слабых щелочах.

Для обнаружения белков используется биуретовая реакция, с помощью которой выявляются пептидные связи (–CO–NH–), присущие всем белкам. Реакция основана на том, что в щелочной среде (в присутствии гидроксида натрия или калия) при добавлении солей меди (медного купороса) полипептиды и белки образуют окрашенные комплексные соединения с ионом меди (рисунок 5.6).

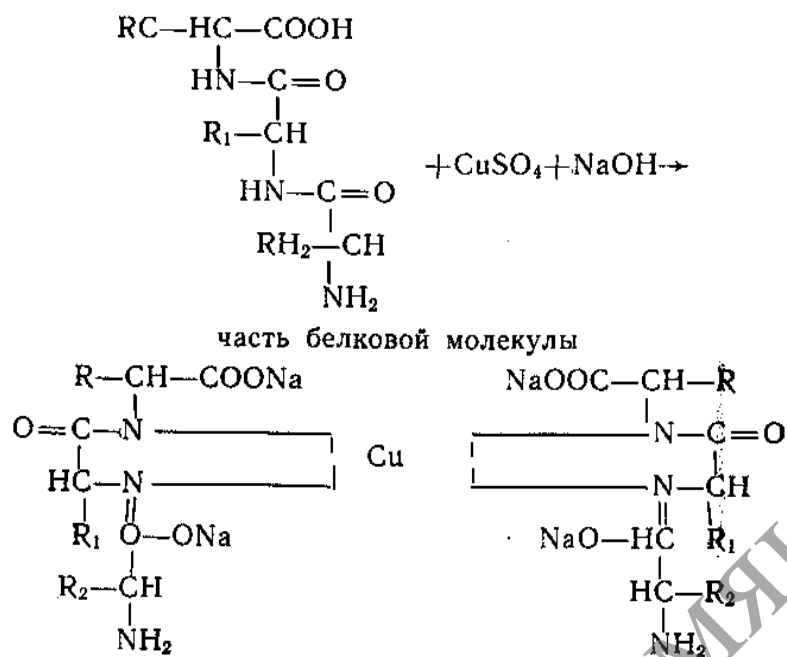


Рисунок 5.6. – Комплексное соединение белка с ионом меди

Эта реакция осуществляется при наличии не менее двух пептидных связей. Белки дают фиолетовую окраску, низкомолекулярные белки и пептиды – розовую.

Жиры и жироподобные вещества имеются в любой растительной клетке. Жироподобные вещества в связанной форме (фосфо- и гликолипиды, липопротеиды) выполняют очень важную структурную функцию, являясь, в частности, составной частью мембран клетки. Запасные жиры находятся в цитоплазме в основном в свободной форме, в виде капель. Жиры – самые высококалорийные вещества, поэтому они откладываются в семенах более чем у 80 % растений. Их много также в плодах, корневищах, почках, коре деревьев и т. д.

Жиры хорошо растворимы в органических растворителях (бензин, серный и петролейный эфир), с помощью которых их можно извлечь из ткани. Эфир наряду с жирами извлекает другие жироподобные вещества (воска, смолы и т. д.). Имеется несколько методов обнаружения жиров, однако некоторые из них малоспецифичны (например, реакция с Суданом III), другие же не очень наглядны (реакция омыления). Поэтому для выявления жиров в материале, содержащем значительное количество их, можно применить прямую экстракцию указанными выше растворителями (лучше бензином).

Ход работы. При *обнаружении углеводов* вначале следует ознакомиться с характером качественных реакций на редуцирующие и нередуцирующие сахара. Для этого необходимо провести следующие реакции. В одну пробирку внести на конце скальпеля глюкозу, во вторую и третью – равное количество сахарозы и прилить по 3 мл воды. В третью

пробирку добавить 2–3 капли 20 % HCl , прокипятить 1 мин для гидролиза и избыток HCl нейтрализовать содой до прекращения выделения пузырьков. Затем в каждую пробирку прилить по 3 мл реактива Фелинга и поместить их на кипящую водяную баню до образования осадка закиси меди (на 5 мин).

Количество осадка оценить по 4-балльной шкале. Если количество осадка максимально, а надосадочная жидкость неокрашена, то активность фермента наивысшая – 4 балла. Если надосадочная жидкость слегка голубоватого цвета, значит, глюкозы недостаточно для полного связывания реактива Фелинга. Активность фермента оценивается в соответствии с количеством осадка более низким баллом. Если осадка вообще не образуется и жидкость в пробирке интенсивно голубого цвета, активность фермента равна нулю.

Для **обнаружения моно- и дисахаров** 5 г мелко нарезанных корнеплодов или измельченных семян поместить в колбочку на 100 мл, залить 20 мл воды и нагревать на кипящей водяной бане 5 мин, периодически помешивая. В результате происходит экстракция растворимых сахаров. Полученную вытяжку следует профильтровать через увлажненный складчатый фильтр в чистую пробирку; не взмучивая осадка, и в две чистые сухие пробирки налить по 3 мл фильтрата (пробирки можно заранее откалибровать). В одной из них провести гидролиз дисахаров, как указано выше. Затем в каждую добавить равное объему фильтрата количество реактива Фелинга и прокипятить на водяной бане 5 мин. После образования осадка оценить количество его по 4-балльной системе.

При **обнаружении крахмала** к растительной ткани, оставшейся после экстракции Сахаров (мезга), добавить несколько капель иода в йодистом калии и отметить интенсивность окраски по 4-балльной шкале.

Для **обнаружения белка** в два стаканчика или колбочки поместить по 5 г растертых семян или натертых на терке корнеплодов. В один стаканчик налить 30 мл 10 % Na_2SO_4 или NaCl , в другой – столько же воды. Тщательно перемешать и дать настояться в течение 15 мин. Затем через увлажненный складчатый фильтр отфильтровать в сухую пробирку надосадочную жидкость. Если фильтрат мутный, процедуру повторить. Количество его должно быть не менее 3-4 мл. При данном способе экстракции извлекаются в первом случае глобулины, во втором – альбумины.

Для обнаружения белка к 3 мл фильтрата добавляют 2 мл 20 % NaOH или KOH и несколько капель CuSO_4 . Последний надо добавлять очень осторожно, по каплям, так как при его избытке выпадают голубые хлопья гидроксида меди. При правильно выполненной реакции образуется прозрачный раствор фиолетового цвета. По интенсивности окраски раствора следует сделать вывод о наличии и примерном количестве альбуминов и глобулинов в материале. Оценку провести по 4-балльной шкале.

Обнаружение жиров осуществляют следующим образом. Растительную ткань надо предварительно высушить в сушильном шкафу и растереть до порошкообразного состояния. Затем около 1 г ее залить в пробирке 3–4 мл бензина, встряхнуть и, закрыв пробирку кусочком ваты, настоять в течение 30 мин на горячей водяной бане при 40–50°C. Процедуру следует проводить под тягой. Полученный экстракт надо слить в фарфоровую чашечку и упарить на водяной бане досуха. При наличии жиров они будут видны в виде капель на дне чашечки.

Задание

1. Результаты оформить в таблицу 5.4.
2. Сделать вывод, в каких объектах и какие в качестве запасных веществ обнаружены белки, углеводы, жиры.

Таблица 5.4. – Основные запасные вещества растительной клетки

Запасные вещества, балл					
моносахара	дисахара	крахмал	альбумины	глобулины	жиры

Контрольные вопросы

1. Какую роль в растительной клетке играют белки, углеводы, жиры и жироподобные вещества?
2. В какой форме запасаются углеводы, белки, жиры?
3. Почему у большинства растений преобладающими запасными веществами семени являются жиры?
4. На чем основана реакция обнаружения моносахаров с помощью реактива Фелинга? Почему дисахара непосредственно нельзя выявить с помощью этого реактива?
5. На чем основано обнаружение белков в биуретовой реакции?

5.2.5 Превращение веществ при прорастании семян

Цель работы: познакомится с особенностями превращения веществ при прорастании семян.

Объекты: семена пшеницы и клеверины; проростки этих растений, выросшие в полной темноте на влажном песке;

Материалы и оборудование: фелингова жидкость; раствор I в KI в капельнице (концентрированный раствор, разбавленный в 3 раза); раствор краски судан III в капельнице; ступки с пестиками (4 шт.); электроплитка, водяная баня; пробирки с резиновыми колечками (8 шт.); скальпели (4 шт.) или лезвия бритвы; стакан с водой; препаровальная игла; стеклянная палочка; спиртовка; держалка для пробирок; предметные и покровные стекла; микроскоп; фильтровальная бумага; секундомер.

Краткие сведения

Основными формами запасных веществ в семенах являются крахмал, жиры и белки. Все семена по преобладающей форме запасных веществ делят на крахмалистые и маслянистые семена. К крахмалистым семенам относят семена большинства хлебных злаков и зернобобовых, Семена с преобладанием жиров формируются у клещевины, конопли, льна, мака, подсолнечника, хлопчатника. Семена обеих групп накапливают значительные количества запасных белков, причем маслянистые семена содержат, как правило, больше белков, чем крахмалистые.

В семенах масличных культур основными запасными веществами являются липиды (жиры, или триглицериды), содержание которых в семенах льна, горчицы, конопли и подсолнечника достигает 30–50 %, в маке и клещевине – 50–60 %. Липиды локализуются в различных частях семени (эндосперме, осевой части зародыша, семядолях). В клетке запасные липиды откладываются в сферосомах (олеосомах, или жировых каплях), которые представляют собой одномембранные органоиды диаметром 0,5 мкм.

Основные запасные вещества злаков – это углеводы, в частности – крахмал, молекула которого состоит из двух полисахаридов – амилозы и амилопектина. Соотношение между амилозой и амилопектином изменяется в зависимости от условий внешней среды, в которых происходило формирование семени, но в среднем содержание амилозы составляет 15–25 %, а амилопектина – 75–85 % от общего количества крахмала в зерне. Запасной крахмал откладывается в мучнистой части эндосперма семени: сначала крахмал синтезируется и накапливается вне пигментированных пластидах амилопластах, затем мембранная структура амилопластов разрушается, и они превращаются в крахмальные зерна. Размер крахмальных зерен может составлять 5–50 мкм.

Под действием внешних факторов (вода, температура, свет и др.) покой семян снимается, начинается их прорастание. При поглощении воды из субстрата и воздуха семена достигают критической влажности, выше которой жизнедеятельность клеток резко усиливается, ферментативные системы переходят в активное состояние, запускается гидролиз сложных органических веществ до более простых.

Уже через двое-трое суток значительная часть крахмала под действием ферментов амилаз последовательно расщепляется до полисахаридов декстринов, олигосахарида мальтозы и конечного продукта – моносахарида глюкозы. Липиды под действием ферментов липаз и фосфорилз гидролизуются до глицерина и жирных кислот, которые подвергаются дальнейшему окислению с образованием молекул ацетил-коэнзима А, вовлекаемого в ключевой этап дыхания клеток – цикл трикарбоновых кислот. Поэтому в прорастающих семенах липиды очень быстро превращаются в углеводы.

На этапе прорастания подвергаются гидролизу и другие основные запасные вещества семени – белки. Под действием ферментов протеазони расщепляются до аминокислот, которые служат источником углерода и азота для синтеза белков и других азотистых соединений в клетках развивающегося проростка. Помимо этого, в тканях проростка имеются все необходимые ферменты, при участии которых происходит взаимопревращение одних аминокислот в другие путем переаминирования и дезаминирования, что позволяет создать фонд аминокислот, необходимых для растения на данном этапе его развития.

Для того чтобы установить, что происходит с запасными питательными веществами семени при прорастании, необходимо сравнить химический состав покоящихся и проросших семян.

Ход работы. Растереть в четырех ступках непроросшие и проросшие семена пшеницы (по 10 штук) и клещевины (3–4 штуки). Маслянистые семена (клещевина) перед измельчением желательнее очистить от кожуры. Поместить материал в разные пробирки, снабженные этикетками, залить небольшим количеством воды (5–7 мл), нагреть в кипящей водяной бане в течение 10 минут для экстрагирования веществ. После кипячения надосадочную жидкость из каждой пробирки аккуратно слить в чистые подписанные пробирки, куда прилить равный объем фелинговой жидкости. Полученную в пробирках смесь доводят до кипения на водяной бане. При взаимодействии моносахариды восстанавливают фелингову жидкость до оксида меди (I) – Cu_2O , который выпадает на дно пробирки в виде кирпично-красного осадка. По количеству образовавшегося осадка Cu_2O судят о примерном содержании в семенах моносахаридов.

Задание.

1. Содержание моносахаридов оценивают по 3-балльной шкале: 1 – низкое содержание; 2 – среднее содержание; 3 – высокое содержание. Результаты заносят в таблицу 5.5.

К мезге, оставшейся в исходных пробирках, прилить небольшое количество раствора йода. По интенсивности синего окрашивания мезги судят о примерном содержании крахмала в семенах.

2. Содержание крахмала оценивают по 3-балльной шкале. Полученные результаты заносят в таблицу 5.5.

Для определения содержания липидов в покоящихся и проросших семенах клещевины приготовить тонкие срезы семян. Срезы поместить на предметное стекло, обработать раствором краски судан III и накрыть покровным стеклом. Через 5 минут срезы промыть дистиллированной водой и микроскопировать.

3. Содержание липидов оценивают по 3-балльной шкале по количеству и размерам сферосом, окрашенных в красный или оранжевый цвет. Результаты заносят в таблицу 5.5.

Таблица 5.5. – Превращение веществ при прорастании семян

Семена	Крахмал	Редуцирующие сахара	Жиры
Крахмалистые сухие			1
Крахмалистые проросшие			0
Маслянистые проросшие			
Маслянистые сухие			

Примечание. В связи с тем, что количество жиров в крахмалистых семенах очень невелико и в данной работе не определяется, в таблице дана оценка содержания этих веществ.

4. В заключении делают вывод о характере превращения углеводов и липидов при прорастании крахмалистых (пшеница) и маслянистых (клещевина) семян.

Контрольные вопросы

1. Каково физиологическое значение запаса питательных веществ семени, и в каких морфологических частях семени он сосредоточен?

2. Какие вещества запасаются в семенах масличных культур? Где они локализованы и как синтезируются?

3. Какие углеводы запасаются в зерновках злаков? Из каких компонентов и при участии каких ферментов синтезируется крахмал в семенах?

4. Что происходит с запасными питательными веществами семени при его прорастании?

ТЕМА 6. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

6.1 Теоретическая часть

Процессы роста и развития растений имеют ряд отличительных особенностей по сравнению с животными организмами. Во-первых, растения способны размножаться вегетативным путем. Во-вторых, наличие меристематических тканей у растений обеспечивает высокую скорость и способность к регенерации. В-третьих, для обеспечения питательными веществами растения поддерживают рост на протяжении всей жизни.

Каждый живой организм подвергается количественным и качественным изменениям, которые прекращаются при известных условиях периодами покоя.

Рост – это количественные изменения в ходе развития, которые заключаются в необратимом увеличении размеров клетки, органа или целого организма.

Развитие – это качественные изменения компонентов организма, при которых имеющиеся функции преобразуются в другие. Развитие – это изменения, происходящие в растительном организме в процессе его жизненного цикла. Если этот процесс рассматривать как установление формы, то он называется морфогенезом.

Пример роста – разрастание ветвей благодаря размножению и увеличению клеток; образование проростков из семян, образование цветка и т. д.

Процесс развития включает в себя целый ряд сложных и очень строго скоординированных химических превращений.

Кривая, характерная для роста всех органов, растений, популяций и т.д. (от сообщества до молекулярного уровня) имеет S-образный, или сигмоидный, вид.

Эту кривую можно разделить на ряд участков:

- начальная лаг-фаза, протяжение которой зависит от внутренних изменений, служащих для подготовки к росту;
- логарифмическая фаза, или период, когда зависимость логарифма скорости роста от времени описывается прямой;
- фаза постепенного снижения скорости роста;
- фаза, на протяжении которой организм достигает стационарного состояния.

Протяженность каждой из слагающих S-кривую фаз и ее характер зависят от ряда внутренних и внешних факторов.

На длительность лаг-фазы прорастания семян влияют отсутствие или избыток гормонов, ингибиторы роста, физиологическая неспелость

зародыша, недостаток воды и кислорода, отсутствие оптимальной температуры, световой индукции и др.

Протяженность логарифмической фазы связана с рядом специфических факторов и зависит от особенностей генетической программы развития, закодированной в ядре, градиента фитогормонов, интенсивности транспорта питательных элементов и т.д.

Торможение роста может быть результатом изменения факторов окружающей среды, оно определяется сдвигами, связанными с накоплением ингибиторов и своеобразных белков старения.

Полное торможение роста обычно связывают со старением организма, т.е. с тем периодом, когда скорость синтетических процессов идет на убыль.

Во время завершения роста происходит процесс накопления ингибирующих веществ, растительные органы начинают активно стареть. На последней стадии все растения или отдельные его части прекращают рост и могут впасть в состояние покоя. Эта конечная стадия растения и срок прихода стационарной фазы часто заданы наследственностью, но эти характеристики могут изменяться под воздействием окружающей среды.

Кривые роста свидетельствуют о существовании разных типов физиологической регуляции роста. В период лаг-фазы функционируют механизмы, связанные с образованием ДНК и РНК, синтезом новых ферментов, белков, а также биосинтезом гормонов. В период логарифмической фазы наблюдается активное растяжение клеток, появление новых тканей и органов, увеличение их размеров, т.е. происходят этапы видимого роста. По наклону кривой можно судить о генетическом фонде, который определяет ростовой потенциал данного растения, а также насколько хорошо соответствуют условия потребностям растения.

В качестве критериев роста используют увеличение размеров, количества, объема клеток, сырой и сухой массы, содержание белков или ДНК. Но для измерения роста целого растения трудно найти подходящий масштаб. При измерении длины не обращают внимания на ветвление; вряд ли можно точно измерить объем. При определении количества клеток и ДНК не обращают внимания на размеры клетки, определение белка включает и запасные белки, определение массы – запасные вещества, а определение сырой массы, кроме всего, включает и транспирационные потери и т.д. Поэтому в каждом случае масштаб, который можно использовать для измерения роста целого растения – это специфическая проблема.

Скорость роста побегов составляет в среднем 0,01 мм/мин (1,5 см/день), в тропиках – до 0,07 мм/мин (около 10 см/день), а у побегов бамбука – 0,2 мм/мин (30 см/день).

Этапы онтогенеза высших растений

Онтогенез можно рассматривать как процесс реализации наследственной информации, сложившейся в ходе исторического развития данного вида, а филогенез происходит на основе тех изменений генотипа, которые возникают в течение индивидуальной жизни организма в виде мутаций или в результате рекомбинаций генов при размножении и закрепляются в потомстве в результате естественного или искусственного отбора.

Онтогенез включает в себя все жизненные процессы и продолжается у разных растений от 10–14 дней до 3–5 тыс. лет. По продолжительности жизни растения делят на **эфемеры, однолетние, двулетние и многолетние**. Эфемеры – растения очень быстро проходящие свое развитие от прорастания до плодоношения. Однолетние – это растения, живущие одно лето или один год; двулетние (морковь, свекла) – два года; многолетние – много лет. Самыми долгожителями являются секвойи – до 5 тыс. лет.

Независимо от продолжительности жизни все растения можно разделить на две группы: **моно- и поликарпические**.

Монокарпическими называются растения, цветущие и плодоносящие один раз в своей жизни. Монокарпическими являются эфемеры, однолетние растения, двулетние растения (морковь, свекла) и некоторые многолетние, например, мексиканские агавы, бамбук. Таким образом, у монокарпических растений продолжительность онтогенеза разная, но наступление плодоношения приводит к их быстрому старению и отмиранию.

Поликарпические растения – это растения, плодоносящие много раз в жизни. Поликарпические растения после плодоношения не умирают, но образование цветков и плодов тормозит рост их вегетативных органов.

Онтогенез дискретен, т. е. его можно разделить на отдельные этапы, проходящие последовательно один за другим. В онтогенезе цветковых растений выделяют 5 этапов: эмбриональный, ювенильный (молодости), зрелости, размножения и старости. Эти этапы свойственны всем растениям и характеризуются образованием определенных структур и физиологическими изменениями, подготавливающими **Эмбриональный этап** – это период образования зародыша и семени. Он начинается на материнском растении с образования зиготы. Зародыш состоит из меристематических тканей. Формирующийся зародыш питается гетеротрофно, т. е. за счет питательных веществ, поступающих из материнского растения. На этом этапе происходит формирование и созревание семян. Созревшее семя переходит в состояние покоя. В процессе эмбриогенеза питающие ткани как вне зародыша (эндосперм, перисперм), так и в самом зародыше (семядоли) синтезируют и запасают большое количество питательных веществ.

Ювенильный этап (или молодость) – это период от прорастания семени до начала заложения первых цветков. Прорастание семени происходит при наступлении благоприятных условий после периода покоя. Оно является возобновлением роста в результате поступления в семя воды и его набухания. Содержащиеся в семени ферменты активизируются, а также синтезируются новые ферменты. При прорастании семени тип клеточного метаболизма изменяется на противоположный: теперь происходит гидролиз питательных веществ. В процессе своего формирования проросток постепенно переходит с гетеротрофного на автотрофное питание.

Продолжительность ювенильного этапа у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние травы) до десятков лет (у древесных). Для ювенильных растений характерна максимальная активность всех физиологических функций, поэтому растения в это время обладают минимальной устойчивостью. У молодых растений большая способность к корнеобразованию: черенки, срезанные в этот период онтогенеза, легко укореняются, что с давних пор используется в садоводстве и лесоводстве. На этом этапе у растения образуются только вегетативные органы: листья, стебли, корни. В это время молодые растения не могут зацвести даже в благоприятных условиях.

В соответствующее время, определяемое отчасти эндогенными факторами, а отчасти внешними условиями и, прежде всего, температурой и светом, апикальная меристема начинает формировать зачатки цветков или соцветий. Растение переходит в следующий этап своего жизненного цикла – зрелость.

Зрелость – период формирования репродуктивных органов растения от заложения первого цветка до первого оплодотворения. Заложение цветков тормозит рост вегетативных органов. Физиологические процессы при переходе в зрелое состояние пока мало изучены. Периоду постепенного формирования цветков соответствует длительный период сексуализации: 1) увеличение количества воды в генеративных тканях с одновременным понижением в вегетативных; 2) уменьшение интенсивности фотосинтеза, переполнение клеток ассимилятами; 3) накопление в репродуктивных органах фосфора, бора, аскорбиновой кислоты, ауксинов, нуклеиновых кислот, флавопротеидов, каротиноидов. У растений одного вида состав белков в клетках цветков и в клетках вегетативных органов качественно отличается. Кроме того, в цветке синтезируются пигменты околоцветника и специфические вещества клеточных стенок пыльцы. Следовательно, в цветочных органах активируются гены, неактивные в вегетативных органах.

Этап размножения – период от первого оплодотворения до полного созревания плодов. Значение полового процесса в филогенезе состоит в том, что при оплодотворении образуются организмы с двойной

наследственностью (материнской и отцовской), а это обеспечивает им большую устойчивость и приспособляемость к постоянно изменяющимся условиям. На этом этапе происходят образование, рост и созревание плодов и семян; продолжается торможение роста вегетативных органов. Поскольку на этом этапе в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (эмбриогенез), то этот последний становится главным, доминирующим над всеми другими процессами. Этапы зрелости и размножения растянуты во времени, особенно у многолетних поликарпических растений.

Старость – период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти всего организма. Этот этап характеризуется прогрессирующим старением организма. Старение – это усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию. Старение выражается в прогрессирующем нарушении синтеза белков, ослаблении регуляции, уменьшении скорости физиологических процессов, увеличении количества мертвых клеток; распад веществ идет быстрее их синтеза. У монокарпических растений образование цветков и плодов вызывает усиление старения, у поликарпических образование этих органов не ускоряет старения. Однолетние растения после плодоношения отмирают целиком, у многолетних – отмирают отдельные органы ежегодно. Процесс старения органа завершается его опадением. Старение приводит в конце концов к отмиранию тканей, органов и целых растений.

Фитогормоны как факторы регуляции роста и развития растений

Кроме поступающих из почвы воды и минеральных веществ, углеводов, образующихся в процессе фотосинтеза, необходимых в качестве источника энергии и строительных белков протоплазмы, растительная клетка для оптимального роста требует еще и некоторые другие химические соединения. К ним, в частности, относятся органические соединения – гормоны. Потребность в количестве гормонов обычно очень мала, и в большинстве случаев гормоны синтезируются в достаточных количествах самим растением.

Более того, между клетками в организме должен происходить обмен информацией. Одна группа клеток «отправляет» сигнал, другая – воспринимает его. Молекулу химической природы, обладающую сигнальной функцией, называют первичным мессенджером. Среди обширного спектра первичных мессенджеров выделяют и гормоны растений.

Признаки отнесения вещества к гормонам:

– вещество вызывает специфический физиологический ответ; особенность растительных гормонов в том, что они запускают крупные программы развития не только клеток, но и на уровне тканей, органов, целого растения;

– синтезируется в растении одной группой клеток, а отвечает за него другая группа (разобщено место синтеза и место действия, т.е. сигнальное вещество транспортируется). К синтезу гормонов потенциально способна любая клетка растений; как правило, фитогормоны являются низкомолекулярными соединениями;

– практически не играет роли в основном метаболизме клетки, а используется лишь для сигнальных целей.

– действует в низкой концентрации.

Первичные мессенджеры, воспринимаемые клеткой, специфически взаимодействуют со многими молекулами-мишенями, в частности с рецепторами. Чтобы клетка ответила на стимул, нужно включить внутриклеточную систему вторичных мессенджеров, усиливающих сигнал в десятки и сотни раз. Например, одна молекула ауксина активирует до 10^4 протонов.

Критерии обнаружения рецепторов:

– высокая избирательность и структурная специфичность в отношении гормона; чем больше физиологический ответ, тем выше аффинность;

– эффект проявляется при низких концентрациях гормона;

– кинетика связывания с агонистом описывается кривой с насыщением;

– при взаимодействии с рецептором не должна меняться химическая структура гормона;

– взаимодействие гормона с рецептором приводит к включению системы вторичных посредников.

Большинство систем вторичных мессенджеров, изученных у животных, обнаружены и у растений. Это фосфатидилинозитольная и аденилат-гуанилатциклазные системы.

Рецепторы обычно локализованы в плазмалемме, но могут находиться и в других компартментах клетки. Рецептор связан с вторичными мессенджерами. Передача сигнала с помощью вторичных посредников активизирует процессы фосфорилирования /дефосфорилирования, что приводит к изменению метаболизма и работы цитоскелета.

Итак, любой гормон представляет собой вещество, образуемое в малых количествах в одной части организма и транспортируемое затем в другую часть растения, где он оказывает соответствующее действие. Расстояние, на которое транспортируется гормон, может быть относительно большим, например, от корня до листа, от последнего к почке, может быть и меньшим – от апикальной меристемы до находящихся ниже клеток, или совсем малым – в пределах одной клетки.

У высших растений содержатся важные классы регулирующих рост гормонов, основные из которых: ауксин, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.

Ауксин синтезируется растущими апикальными зонами стеблей, в том числе молодыми листьями. От апекса ауксин мигрирует в зону растяжения, где он специфически влияет на рост растяжением. Природный ауксин представляет собой простое соединение – индолил-3-уксусную кислоту (ИУК):

Транспорт ИУК происходит полярно со скоростью 10–15 см/ч от вершины побегов к корням. Механизм полярного транспорта следующий: в апикальный конец клетки ИУК проникает пассивно совместно с H^+ , а в базальном конце – активно секретруется через клеточную мембрану.

Физиологическое действие ауксина сложное. Разные ткани отвечают на действие ауксина увеличением роста, которое обусловлено стимуляцией растяжения клеток.

Аттрагирующее действие заключается в том, что клетки и ткани, обогащенные ауксином, становятся центрами притяжения веществ. Роль ауксина в стимуляции опадания листьев и цветов связана с заметным понижением его содержания в листьях. Это приводит к старению листьев. Стареющие ткани продуцируют этилен, который действует на отделительную зону (зона опадания).

Сам же ауксин задерживает опадание листа и цветов. Есть доказательства, что ауксин, кроме участия в растяжении клеток и опадании листьев, стимулирует процессы клеточного деления. Вероятно, ауксины повышают камбиальную активность. Считают, что ауксины участвуют в дифференциации сосудистой ткани в период начала ростового процесса и в образовании боковых корней. Превращение завязи в плод – еще один контролируемый ауксином процесс. Первостепенную роль играет ауксин в ростовых движениях – тропизмах и настигах.

В основе действия ауксинов существует два механизма: а) быстрое влияние ауксинов на мембранную систему, где за счет энергии АТФ увеличивается транспорт водородных ионов из цитоплазмы в клеточную оболочку и ускоряется размягчение клеточной оболочки; б) медленное влияние ауксинов через геномную систему на синтез белков, определяющих рост клеток.

Наличие обоих механизмов весьма вероятно, поскольку ауксин не только вызывает выход протонов, но и изменяет микроструктуру цитоплазмы (микротрубочки).

Гиббереллины – фитогормоны, преимущественно класса тетрациклических дитерпеноидов. Все гиббереллины – карбоновые кислоты, поэтому их называют гибберелловыми кислотами. Известно

более 110 разных гиббереллинов (ГК), многие из которых не обладают физиологической активностью в растениях.

ГК синтезируются главным образом в корнях и листьях. Транспорт их осуществляется пассивно с ксилемным и флоэмным потоками. ГК при нанесении на некоторые растения вызывают сильное удлинение стебля, а в ряде случаев и уменьшение листовой поверхности. Самое яркое проявление их действия – быстрая стимуляция удлинения цветоножки (стрелкование) и во многих случаях стимуляция цветения длиннодневных растений. У короткодневных растений ГК, вероятно, оказывают обратный эффект на цветение. Место действия ГК – апикальная и интеркалярная меристемы.

Обработка ГК выводит семена и клубни некоторых растений из состояния покоя. Экзогенно введенный ГК снимает у двухгодичных растений необходимость в яровизации, стратификации у тех семян, для которых стратификация необходима. ГК вызывают партенокарпию: для этого цветки необходимо опрыскивать раствором ГК. Ауксин тоже может вызывать партенокарпию, но ГК более активны. В тканях, обработанных ГК, увеличивается содержание ИУК. Считают, что физиологической основой карликовости большинства растений является нарушение гиббереллового обмена, который приводит к недостатку эндогенных гиббереллинов.

Ауксины и гиббереллины представляют два сильнодействующих класса регуляторов. Однако они не способны регулировать ход ростового процесса в онтогенезе.

Цитокинины. Ни один из предыдущих гормонов не может повлиять на процесс зеленения изолированных листьев, закладку почек в культуре тканей. Этими свойствами обладают цитокинины, получившие свое название из-за способности стимулировать цитокинез (клеточное деление). Цитокинин обнаружен в некоторых бактериях, водорослях, грибах и насекомых. Основное место синтеза цитокининов – корни; однако в последнее время получены данные о том, что синтез цитокининов может происходить и в семенах. Из корней цитокинины пассивно транспортируются в наземные органы по ксилеме.

Роль цитокининов в процессах клеточных делений связана со стимуляцией репликации ДНК и регуляцией переходов из предшествующих фаз в фазу митоза. Есть данные о действии цитокинина на транспорт K^+ , H^+ , Ca^{2+} .

Этилен ($CH_2 = CH_2$) – гормон старения (гормональный фактор газоподобного типа). Давно известно, что одно гнилое яблоко в бочке вызывает порчу всех остальных. Как оказалось, в гнилом яблоке вырабатывается летучее вещество – этилен, производящий разрушительное действие в здоровых плодах. Тот факт, что действие этилена можно снять повышенной концентрацией CO_2 в окружающей среде, лежит в основе

практического приема хранения яблок и других плодов. Этилен вызывает образование апикального изгиба во многих этиолированных проростках; действие света на выпрямление изгиба связано с тем, что свет ингибирует образование этилена. Этилен может влиять на геотропизм и другие опосредованные ауксином реакции (например, подавление роста боковых почек). Этилен тормозит полярный транспорт ауксина, усиливает процессы старения, опадения листьев и плодов, устраняет апикальное доминирование, а также ускоряет созревание плодов.

Абсцизовая кислота (АБК) – природный гормональный ингибитор роста терпеноидной природы:

АБК синтезируется главным образом в листьях, а также в корневом чехлике. Перемещение АБК в растениях происходит как в базипетальном, так и в акропетальном направлениях в составе ксилемного и флоэмного соков.

Как мы уже отметили, в большинстве случаев АБК тормозит рост растений. Этот гормон чаще выступает как антагонист ИУК, цитокинина и гиббереллинов. АБК ингибирует прорастание семян и рост почек, содействует опадению листьев, связанному с их старением. АБК ускоряет распад нуклеиновых кислот, белков и хлорофилла. В некоторых случаях АБК – активатор: стимулирует развитие партенокарпии у розы, удлинение гипокотилия огурца, образование корней у черенков фасоли. В высоких количествах АБК образуется при стрессах (при действии разных неблагоприятных факторов внешней среды). Особенно много ее образуется при водном стрессе в листьях. Действие АБК в этом случае обусловлено ее влиянием на функционирование H^+ -помпы, вызывающим отток ионов K^+ из замыкающих клеток, в результате чего устьица закрываются и тем самым предотвращается опасность высыхания. АБК может выполнять и сигнальную роль при водном дефиците.

Таким образом, АБК – ингибитор широкого действия, который влияет на процессы покоя, роста, движения устьиц, геотропизма, поступления веществ в клетку.

Фузикоцин был открыт как токсин, выделяемый патогенным грибом *Phusicoccum amygdale*. Широко распространен в природе. Сейчас известно более 15 соединений этой группы. Кроме грибов они содержатся в клетках водорослей, высших растений (моховидные, папоротникообразные, цветковые) и даже животных.

По химической природе фузикоцин относится к терпеноидам и у цветковых растений представляет собой дитерпен – $C_{36}H_{56}O_{12}$. По своему действию фузикоцин похож на ауксин. Он стимулирует растяжение клеток корней, стеблей, coleoptилей, листьев, причем даже активнее, чем ИУК, а также прорастание семян (например, пшеницы). Фузикоцин вызывает открывание устьиц в присутствии и отсутствии света (антагонист АБК). Это связано с активацией протонной АТФазы и калиевых каналов.

Кроме того, фузикоцин стимулирует транспорт кальция, хлора, глюкозы, аминокислот в клетку, а также дыхание и корнеобразование.

Фузикоцин обладает антистрессовыми функциями. Он повышает всхожесть семян при повышенных и пониженных температурах, избыточном увлажнении, при засолении. Замачивание семян в растворе фузикоцина, а также опрыскивание им в фазе кущения озимых пшеницы, ржи и ячменя повышает их морозоустойчивость благодаря лучшему развитию фотосинтетического аппарата у обработанных растений и накоплению ими большего количества в клетках сахаров. Фузикоцин защищает растения риса при засолении, повышает устойчивость клубней картофеля к некоторым заболеваниям.

К группе фитогормонов относят также **жасминовую и салициловую кислоты**, а также обнаруженные в растениях в последние годы другие гормональные соединения. ЖК и ее метиловый эфир могут контролировать процессы созревания плодов, роста корня, изгиб усиков, производство жизнеспособной пыльцы, устойчивость растений к насекомым и патогенам. Жасминовая кислота и ее метиловый эфир могут синтезироваться при механическом повреждении из линоленовой кислоты, образующейся при распаде фосфолипидов клеточных мембран. Жасминовая кислота транспортируется в неповрежденные участки по флоэме, а ее этиловый эфир как летучее соединение через воздух действует на соседние растения, «информируя» их о нападении патогенов. Содержание ЖК в тканях растений возрастает при механических раздражениях: изменении тургорного давления при водном дефиците, движении усиков, взаимодействии корневых волосков с частицами почвы. Активация синтеза ЖК в ответ на ряд механических раздражений происходит с участием Са-кальмодулинового пути сигнальной трансдукции. Концентрация ЖК наиболее высока в зонах клеточного деления, молодых почках, цветках, тканях околоплодника, в гипокотильном крючке бобовых растений. ЖК снижает содержание хлорофилла и приводит к хлорозу.

Концентрация жасминовой кислоты в растительных тканях резко возрастает при механическом повреждении или воздействии элиситоров, способных индуцировать реакцию сверхчувствительности (СВЧ). Последняя – один из самых эффективных способов защиты растительных организмов от повреждения, поскольку происходит быстрая локальная гибель инфицированных растительных клеток вместе с патогеном, что и обеспечивает устойчивость всего растения. Синтез жасмонатов запускается при ранении растения, например, в процессе поедания фитофагами.

Жасминовая кислота активирует экспрессию ряда генов, продукты которых вырабатываются в ответ на такие стрессовые воздействия, как механическое повреждение тканей и заражение патогенами. К их числу

относятся, например, тионины, экстенсины, ферменты, участвующие в синтезе ряда фенольных соединений и фитоалексинов. Поэтому обработка растений жасминовой кислотой резко повышает их устойчивость к повреждениям. Жасминовая кислота – один из факторов индукции иммунитета растений к повторным заражениям.

Салициловая кислота также обеспечивает растению устойчивость к повреждениям, вызываемым различными патогенами. Синтез СК играет определяющую роль в реакции сверхчувствительности, а также в пролонгированной системной устойчивости растений к широкому кругу инфекций.

Образование больших количеств пероксида водорода – также причина активации синтеза фитогормонов – салициловой и жасминовой кислот. Повышение содержания салициловой кислоты усиливает реакцию СВЧ, поскольку салицилат – ингибитор каталазы – фермента, расщепляющего пероксид водорода. То есть пероксид водорода, активируя синтез салициловой кислоты, способствует еще большему накоплению активных форм кислорода и вызывает усиление СВЧ-реакции. По мере затухания реакции СВЧ салициловая кислота переводится в связанную форму, взаимодействуя с глюкозой и образуя гликозиды. Именно салициловая кислота и образование ее конъюгатов – ключевые элементы не только в СВЧ-реакции, но и в формировании системного приобретенного иммунитета растения. Таким образом, в ходе СВЧ-реакции в растении происходит также формирование иммунитета к повторным заражениям.

Системин – полипептидный гормон, обнаруженный в растениях в 1991 г., состоит из 18 аминокислот. В отличие от ранее известных гормонов он запускает системы, защищающие растения от патогенов, повышает устойчивость к заболеваниям.

Важный компонент защитных реакций растений – ингибиторы ферментов, участвующие в процессах переваривания пищи насекомыми. Наиболее изучены из них ингибиторы протеолитических ферментов (протеазы), которые расщепляют белки в процессе пищеварения. У насекомых, которые питаются растениями, содержащими ингибиторы протеаз, резко падают темпы роста и развития, поскольку в их меню отсутствуют свободные аминокислоты. Ингибиторы протеаз обычно появляются в растениях в ответ на повреждение. Экспрессия генов, кодирующих ингибиторы протеаз, индуцируется механическим повреждением растений и непосредственно контролируется двумя фитогормонами: небольшим пептидом из 18 аминокислот, системинном и жасминовой кислотой.

Показано, что синтез ингибиторов протеаз является результатом целого ряда событий.

На первом этапе повреждения растения насекомыми синтезируется системин – первый гормон пептидной природы, обнаруженный в растениях. Затем системин транспортируется по флоэме в неповрежденные участки растения, где взаимодействует с рецепторами и инициирует синтез еще одного гормона – жасминовой кислоты, которая в свою очередь активирует экспрессию генов, кодирующих синтез ингибиторов протеаз. При этом регуляция экспрессии некоторых «защитных» генов системинном может осуществляться вместе с другими гормонами, например, такими, как АБК, этилен, жасминовая кислота.

В растениях выявлены и другие гормоны, в частности фитосульфокины, участвующие в регуляции клеточных делений и других ростовых процессов у растений. Это небольшие пептиды, состоящие из 4–5 аминокислот.

В последние годы к регуляторам роста, проявляющим гормональную активность в растениях, стали относить brassinosteroids (БС) и простагландины (ПГ).

Негормональные регуляторы роста. Функции основных типов фитогормонов-стимуляторов (ауксины, гиббереллины, цитокинины) и их антагонистов – фитогормонов-ингибиторов (АБК и этилен) – реализуются в растительной клетке при непосредственном влиянии негормональных факторов. К последним относятся вещества, усиливающие действие фитогормонов (витамины, фенольные соединения (протекторы и синергисты), имитаторы фитогормонов).

Открытие фитогормонов предопределило предпосылки для создания химических основ ростовых веществ. Вообще, все природные и синтетические соединения, участвующие в регуляции роста и развития, объединяют под общим названием регуляторы роста и развития. К ним относятся органические соединения, отличные от питательных веществ, но вызывающие стимуляцию или ингибирование процессов роста и развития.

Природные стимуляторы роста. *Витамины* – негормональные регуляторы, синтезирующиеся в растениях в микроколичествах. Выполняют каталитические функции, усиливают ростовые процессы, активируемые фитогормонами. *Фенольные протекторы фитогормонов* – эндогенные соединения, предотвращающие разрушение или иммобилизацию регуляторных соединений. К ним относятся такие фенольные соединения, как фенолкарбоновые кислоты (кофейная, феруловая, синаповая), которые защищают ауксины типа ИУК от разрушения. Таким образом, протекторы являются непосредственными регуляторами метаболитов фитогормонов, т. е. регуляторами обмена фитогормонов. *Фенольные синергисты* – вещества, самостоятельно не участвующие в регуляции роста, но активирующие функцию фитогормонов. Как уже отмечалось, ни протекторам, ни синергистам

самостоятельный гормональный эффект не свойственен. Этим они отличаются от *имитаторов гормонов*, т. е. органических соединений бактериального, грибного или растительного происхождения, которые проявляют на биотестах эффект одного или нескольких гормонов растений.

Природные ингибиторы роста. Соединения негормональной природы представляют собой самостоятельный класс регуляторов в растениях. Сюда относят ряд фенольных производных (паракумаровая кислота, флоридзин и др.), а также терпеноидные соединения (портулал, кукурбитацин, бататазины и др.).

Синтетические регуляторы роста. За последние годы был получен ряд синтетических регуляторов, в частности синтетических ингибиторов. Последние соединения составляют несколько групп, владеющих специфичными функциями. К ним относятся:

1. **Реторданты**, подавляющие рост стебля (хлорхолинхлорид, фосфон и др.);

2. **Антиауксины**, тормозящие перемещение ИУК и ее аналогов по растению.

3. **Гербициды** – синтетические препараты, убивающие растения. Рассматривают гербициды общего действия, которые уничтожают всю растительность, селективные – для борьбы с сорняками в монокультурах. При действии гербицидов сначала нарушается полярность, утолщаются побеги, появляются эпинастии, опадают листья, наступают паталогические морфозы, что и приводит к гибели растения.

Химические аналоги природных ингибиторов. Это синтетические соединения, аналоги этилена, фенольных ингибиторов, кумаринов и АБК, владеющие мощным гербицидным или дефолирующим действием.

В последние годы большое распространение получили препараты, усиливающие цветение плодовых культур (алар), вызывающие дефолиацию и задержку роста стебля (этрел, гидрел).

Химические аналоги природных стимуляторов роста. Это регуляторы, активирующие особые фазы роста и онтогенеза растений. К ним, например, относятся синтетические аналоги ауксинов (а-нафтилуксусная, идолилмасляная, 2, 4-дихлорфеноксиксусная кислоты). Стимуляторы роста применяют для активации корнеобразования, роста культуры тканей, предотвращения опадения плодов.

6.2 Экспериментальная часть

6.2.1 Эксперимент на тему «Рост корня в длину»

Цель работы: выяснить, как, какой частью корень растет в длину.

Объекты: проросшие семена гороха или фасоли с корнем около 2 см.

Материалы и оборудование: небольшая баночка (из-под майонеза, сока); кусок картона; плотная ткань или фильтровальная бумага, полиэтиленовая пленка или крышка для банки; черная тушь, предварительно налитая в крышечку и слегка загустевшая в результате частичного высыхания; линейка; заостренная спичка; канцелярские булавки.

Краткие сведения

Ход опыта. Для опыта приготовить влажную камеру: на дно банки налить воду слоем 0,5–1 см, установить картонную стенку, лучше всего двухслойную. Стенка должна быть чуть ниже банки, ширина - по диаметру отверстия банки.

Нижний край картонки вырезать в форме выпуклого дна банки. На обе стороны картонной стенки наложить фильтровальную бумагу или плотную ткань. По ней будет подниматься вода со дна банки.

Отобрать 2–3 проросших семени с более или менее прямыми корнями, без признаков повреждения и начала образования боковых корней.

Тонко заостренной спичкой нанести по всей длине корня (по одной стороне) тушью метки в виде небольших, но хорошо заметных точек или коротких черточек на расстоянии 1,5–2 мм одна от другой. Можно делать метки фломастером темного цвета (кроме красного). Семя при этом надо держать за семядоли, прикосновение к корню концом спички должно быть очень легким, особенно у его кончика. Начинать разметку лучше с основания корня.

Затем семена с размеченными корнями прикрепите к картонной стенке с помощью булавок (на картон булавками прикалываются обе семядоли) так, чтобы корни касались влажного картона на высоте 3–4 см над уровнем воды (рисунок 6.1)



Рисунок 6.1. – Влажная камера, изготовленная из банки

Банку закрыть крышкой или полиэтиленовой пленкой и поставить в светлое и теплое место. Чтобы стенки банки не запотевали, можно протереть их ватным тампоном, пропитанным смесью глицерина с водой в пропорции 1: 1.

Убедительный результат опыта получается через 1–2 дня (в зависимости от температуры в помещении): метки заметно расходятся только у кончика корня. В дальнейшем корни значительно вырастают в длину, при этом метки становятся плохо заметными. Поблекшие метки можно обновить тушью.

Задание

1. Ежедневно наблюдать за изменениями положения меток и замерять расстояние между ними. Данные заносить в таблицу 6.1.

2. Определить, на каком расстоянии от кончика корня наиболее увеличилось расстояние между метками, какова протяженность этого участка (зоны роста).

3. Сделать вывод о наличии зоны роста в корне растения.

Таблица 6.1. – Рост корня в длину

Проростки	Расстояние между метками				Выводы
	3-й день	6-й день	9-й день	12-й день	

Контрольные вопросы

1. Почему метки надо наносить по всему корню, а не на какую-то его часть?

2. Почему расстояния между метками должны быть одинаковыми и небольшими?

3. В какой части корня метки стали бледнее и почему?

4. Что доказывает опыт с метками?

6.2.2 Действие света на рост растений

Цель работы: ознакомиться с особенностями действия света на рост растения.

Объекты: наклюнувшиеся семена гороха, бобов или других двудольных растений.

Материалы и оборудование: вазоны или фаянсовые стаканы с влажным песком или опилками (3 шт.); стеклянная палочка; миллиметровая линейка; цветные карандаши.

Краткие сведения

Свет оказывает как прямое, так и косвенное действие на рост растений. Прямое действие света связано с его влиянием на фазы роста клеток, в частности, свет задерживает фазу растяжения и стимулирует фазы деления и дифференциации. Игнорирующее действие света на рост создает суточную периодичность роста – в ночные часы растения, как правило, растут значительно быстрее, чем в дневные. По этой же причине растения, произрастающие в условиях затенения (в загущенных посевах) или темноте, более вытянуты, чем растущие на свету.

Косвенное влияние света на рост растений связано с фотосинтезом, в ходе которого синтезируются органические вещества, необходимые для ростовых процессов. Поэтому растения могут расти в темноте только за счет органических веществ, образованных в дневные часы при фотосинтезе или за счет запаса органических веществ семян при прорастании. Без света невозможно нормальное новообразование структур клетки и увеличение массы растительного организма.

На рост растений влияет и качество света. Наиболее сильное действие оказывает коротковолновые лучи (синие и фиолетовые). Растения, выросшие без света, называются этиолированными. Они лишены хлорофилла. Они резко отличаются от растений, выросших на свету по внешнему и внутреннему строению, а также по содержанию пигментов. Поскольку предотвратить этиоляцию могут несколько минут ежедневного освещения, то можно сделать вывод, что этиоляция не связана с отсутствием фотосинтеза.

Ход работы. Высадить в три сосуда с влажным песком жилками вниз по 5–6 наклюнувшихся семян гороха или двудольного растения (перед посадкой сделать углубления палочкой).

Поместить два сосуда в полную темноту, третий – на свет и ежедневно поливать. Через 7 дней выставить один из сосудов, находившихся в темноте, на свет. Через две недели осмотреть и зарисовать растения, обратив внимание на их окраску, измерить высоту стеблей, длину и ширину листьев определенного яруса у нескольких растений и вычислить средние величины.

Задание. Результаты испытаний записать в таблицу 6.2.

Таблица 6.2. – Действие света на рост растений

Вариант опыта	Длина стебля, см	Размеры листьев, см	
		длина	ширина
Темнота 7 дней Темнота, затем свет Свет			

Контрольные вопросы

1. Чем отличаются этиолированные растения от нормальных?
2. Как влияет свет на отдельные фазы роста клеток?
3. Устраняется ли этиоляция после выставления на свет растения, выросшего в темноте?

ТЕМА 7. ФИЗИОЛОГИЯ СТРЕССА

7.1 Теоретическая часть

Термин стресс (от англ. «stress» – напряжение) был предложен выдающимся канадским ученым-физиологом Гансом Селье в 1936 г. для описания реакции организма на любое сильное неблагоприятное воздействие.

Для растений характерны три фазы стресса: 1) первичная стрессовая реакция (по Селье: тревоги), 2) адаптация (по Селье: резистентности), 3) истощение (по Селье: повреждения).

В первую фазу стресса наблюдаются значительные отклонения в физиолого-биохимических процессах, проявляются как симптомы повреждения, так и защитная реакция. Значение защитных реакций состоит в том, что они направлены на устранение (нейтрализацию) возникающих повреждений. Если воздействие слишком велико, организм погибает еще в стадии тревоги в течение первых часов. Если этого не случилось, реакция переходит во вторую фазу.

Во второй фазе организм либо адаптируется к новым условиям существования, либо повреждения усиливаются. При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним. После окончания фазы адаптации растения нормально вегетируют в неблагоприятных условиях уже в адаптированном состоянии при общем пониженном уровне процессов.

В фазе повреждения (истощения, гибели) усиливаются гидролитические процессы, подавляются энергообразующие и синтетические реакции, нарушается гомеостаз. При сильной напряженности стресса, превышающей пороговое для организма значение, растение гибнет.

При прекращении действия стресс-фактора и нормализации условий среды включаются процессы репарации, т. е. восстановления или ликвидации повреждений. Адаптационный процесс протекает постоянно и осуществляет «настройку» организма изменениям внешней среды в пределах естественных колебаний факторов. При значительных или внезапных отклонениях условий среды возникает необходимость срочной мобилизации приспособительных реакций. Можно полагать, что стресс-реакция играет существенную роль в адаптации организма.

В целом реакция растения на изменившиеся условия является комплексной, включающей изменения биохимических и физиологических процессов. Эти изменения могут носить как неспецифический, так и специфический характер. Неспецифическими являются однотипные реакции организма на действие разнородных стрессоров или разных организмов на один и тот же стресс-фактор. К специфическим относят

ответные реакции, качественно отличающиеся в зависимости от фактора и генотипа.

Важнейшей неспецифической реакцией клеток на действие стрессоров является синтез особых белков. Стрессовые белки синтезируются в растениях в ответ на различные воздействия: анаэробноз, повышенные и пониженные температуры, обезвоживание, высокие концентрации соли, действие тяжелых металлов, вредителей, а также при раневых эффектах и ультрафиолетовой радиации. Стрессовые белки разнообразны и образуют группы высокомолекулярных и низкомолекулярных белков.

Важнейшей неспецифической реакцией на неблагоприятные воздействия является изменение свойств мембран, что связано с перестройками в их структуре. Это в значительной мере касается липидов. Наблюдаются сдвиги в соотношении различных групп жирных кислот, изменяется степень их ненасыщенности, снижается их подвижность. Все это влияет на функции мембранных белков. Структурные изменения в мембранах приводят к освобождению из связанного состояния ионов Ca^{2+} . Нарушение структуры мембран приводит к многочисленным изменениям в метаболизме. Увеличивается вязкость цитоплазмы, наблюдается торможение деления и роста клеток.

Важной особенностью реакции растений на стресс-факторы является изменение напряженности энергетического обмена. В состоянии стресса цитохромный путь дыхания падает и возрастает альтернативный путь с его терминальной оксидазой АО, не сопровождаемой образованием АТФ. Возникает недостаток энергетических ресурсов. Между тем при стрессе необходимы дополнительные энергетические эквиваленты. Возрастают затраты АТФ на поддержание структуры и обмена веществ, что сопровождается временной активацией дыхания. В дальнейшем при усилении действия стрессора дыхание снижается, и соотношение синтеза и расхода АТФ еще больше нарушается.

Из других стрессовых метаболитов необходимо отметить образование редуцирующих сахаров, полиаминов, бетаинов. Полиамины способны предотвращать повреждения, вызванные морозом, засухой, действием солей. Это вещества основной природы, легко связываются с отрицательно заряженными группами полимеров. Увеличивают стабильность РНК, ДНК, рибосом, стабилизируют мембраны, тормозят лизис клеточных стенок. Бетаины как метилированные производные аминокислот и аминов являются главными донорами метильных групп. Метилирование изменяет функциональную активность ДНК и других внутриклеточных полимеров и повышает их устойчивость к различным стрессовым воздействиям.

Существенную роль в ответе растений на стрессоры играет гормональная система. Показано, что при неблагоприятных условиях

возрастает количество абсцизовой кислоты, этилена, жасминовой кислоты, изменяется соотношение фитогормонов.

Действие стрессора зависит от величины повреждающего фактора, длительности его воздействия и сопротивляемости растения. Из неблагоприятных условий, которые вызывают стресс у растительных организмов, наиболее часто встречающимися стрессорами являются недостаток воды, высокая температура, низкая температура, высокая концентрация солей.

Недостаток воды в тканях растений создается, когда расход воды при транспирации превышает ее поступление. Водный дефицит может возникнуть в жаркую солнечную погоду к середине дня, при этом увеличивается сосущая сила листьев, что активизирует поступление воды из почвы. Растения регулируют уровень водного дефицита, меняя отверстие устьиц. Обычно при завядании листьев водный дефицит их восстанавливается в вечерние и ночные часы (временное завядание). Глубокое завядание наблюдается при отсутствии в почве доступной для растения воды. Это завядание чаще всего приводит растения к гибели.

Характерный признак устойчивого водного дефицита - сохранение его в тканях утром, а также прекращение выделения пасоки из срезанного стебля. Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов.

Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Распад белков идет с образованием аммиака, который может оказывать отравляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений.

Неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. У растений засушливых местообитаний – ксерофитов – выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи.

Растения используют три основных способа защиты;

1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания), 2) перенесение высыхания, 3) избегание периода засухи. Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках.

Группа ксерофитов очень разнородна. По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П. А. Генкелю):

1. Суккуленты (по Н. А. Максиму – ложные ксерофиты) – растения, запасующие влагу (кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай). Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых толстой кутикулой, волосками. Транспирация, фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

2. Несуккулентные виды по уровню транспирации делятся на несколько групп.

а) Настоящие ксерофиты (эвксерофиты – полынь, вероника беловойлочная и др.). Растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине.

б) Полуксерофиты (гемиксерофиты – шалфей, резак и др.). Обладают интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод. Плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху. Вязкость цитоплазмы у них невелика.

с) Стипаксерофиты – степные злаки (ковыль и др.). Приспособлены к перенесению перегрева, быстро используют влагу идущих дождей, но переносят лишь кратковременный недостаток воды в почве.

д) Пойкилоксерофиты (лишайники и др.) не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (анабиоз). Способны переносить высыхание.

3. Эфемеры – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях).

Изучая физиологическую природу засухоустойчивости ксерофитов, Н. А. Максимов (1953) показал, что эти растения не являются сухолюбивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды. Растения-мезофиты также могут приспосабливаться к засухе.

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров.

7.2 Экспериментальная часть

7.2.1 Влияние высокой температуры на проницаемость цитоплазмы

Цель работы: ознакомиться с особенностями влияния температуры на проницаемость мембран.

Объекты: корнеплод красной свеклы.

Материалы и оборудование: скальпель; пинцет; термометр; фотоэлектроколориметр; электроплитка; песочные часы на 1 мин; штатив с пробирками (7 шт.); фарфоровая чашка; стаканы химические (2 шт.); колба с дистиллированной водой; пипетка на 10 мл; карандаш по стеклу; салфетка.

Краткие сведения

Избирательная проницаемость – это свойство живой цитоплазмы сохранять постоянство внутренней среды. При повреждении клетки цитоплазма утрачивает это свойство, и вещества, которые содержатся в клеточном соке, свободно выходят наружу. Степень повреждения коррелирует с количеством веществ, которые поступают в окружающую среду. Таким образом, интенсивность выхода веществ из клетки является критерием ее повреждения. Количество пигмента беталаина, который высвобождается из поврежденных клеток, легко определяется с помощью колориметрического метода.

При нагревании растительной ткани до температур выше оптимальной в клетках нарушается обмен веществ: происходит разобщение дыхания и фосфорилирования, прекращается синтез белков и усиливается их распад, накапливаются ядовитые вещества. При более высоких температурах резко повышается проницаемость цитоплазматических мембран, а затем наступает коагуляция белков и отмирание клеток.

Ход работы. Вырезать из очищенного корнеплода красной свеклы 7 прямоугольных кусочков размером 3 x 10 x 40 мм, поместить их в фарфоровую чашку, многократно промыть водопроводной водой до полного обесцвечивания промывных вод и оставить в чашке под слоем воды.

Нагреть в стакане воду до 75°C, захватить пинцетом один кусочек свеклы и погрузить его ровно на 1 мин в нагретую воду, а затем перенести в пробирку с 10 мл холодной дистиллированной воды, сделав на ней надпись карандашом по стеклу. Те же действия произвести с другими кусочками, но при температурах 70, 65, 60, 55, 50, 45°C. Охлаждение воды до этих температур осуществляется добавлением холодной воды.

Затем встряхивать содержимое пробирок в течение 15 мин и определять интенсивность окраски жидкости на КФК-2, используя зеленый светофильтр ($\lambda = 540$ нм), против дистиллированной воды.

Задание

1. Результаты опыта записать в таблицу 7.1.
2. На основании полученных данных постройте график зависимости оптической плотности (ось ординат) от температуры (ось абсцисс).
3. Найти летальную температуру – наименьшую температуру, вызывающую наибольший выход пигмента из клеток.

Таблица 7.1. – Влияние высокой температуры на проницаемость цитоплазмы

Номер пробирки	Температура, °С	Оптическая плотность
1	75	
2	70	
3	65	
4	60	
5	55	
6	50	
7	45	

Контрольные вопросы

1. Каким образом можно охарактеризовать проницаемость мембран протопласта?
2. Как связана проницаемость мембран протопласта с засухоустойчивостью растений?

7.2.2 Определение жаростойкости растений (по Ф. Ф. Мацкову)

Цель работы: выявить влияние температуры на степень повреждения листьев растений.

Объекты: свежие листья различных растений.

Материалы и оборудование: 0,2 Н раствор соляной кислоты HCl; водяная баня; термометр; пинцет; чашки Петри (5 шт.); стакан с водой; карандаш по стеклу.

Краткие сведения

При повышении температуры выше оптимальной в растениях нарушается обмен веществ и, как следствие этого, накапливаются ядовитые вещества. При более высоких температурах резко повышается

проницаемость цитоплазматических мембран, а затем наступает коагуляция белков и отмирание клеток.

Если подвергнуть лист действию высокой температуры, а затем погрузить в слабый раствор соляной кислоты, то поврежденные и мертвые клетки побуреют вследствие свободного проникновения в них кислоты, которая вызовет превращение хлорофилла в феофитин, тогда как неповрежденные клетки останутся зелеными. У растений, имеющих кислый клеточный сок, феофитинизация может произойти и без обработки соляной кислотой, так как при нарушении полупроницаемости тонопласта органические кислоты проникают из клеточного сока в цитоплазму и вытесняют магний из молекулы хлорофилла.

Ход работы. Нагреть водяную баню до 40°C, погрузить в нее по 5 листьев исследуемых растений и выдержать листья в воде в течение 30 минут, поддерживая температуру на уровне 40°C.

Затем взять первую пробу: вынуть по одному листу каждого вида растения и поместить их в чашку Петри с холодной водой (на чашке сделать соответствующую надпись).

Поднять температуру в водяной бане до 50°C и через 10 мин. после этого извлечь из бани еще по одному листу и перенести их в новую чашку с холодной водой. Постепенно довести температуру до 80°C, беря пробы через каждые 10 минут при повышении температуры на 10°C.

Заменить воду в чашках 0,2 Н соляной кислотой и через 20 минут учесть степень повреждения листа по количеству появившихся бурых пятен.

Задание

1. Результаты записать в таблицу 7.2, обозначив отсутствие побурения знаком «-», слабое побурение знаком «+», побурение более 50 % площади листа знаком «++», и сплошное побурение «+++».

2. Сделать выводы о степени жаростойкости исследованных растений.

3. Сделать выводы о критической температуре, выше которой исследуемый вид растений не может противостоять действию высоких температур.

Таблица 7.2. – Влияние температуры на степень повреждения листьев

Объект	Степень повреждения листьев при температуре, °С				
	40	50	60	70	80

Контрольные вопросы

1. О чем свидетельствует степень повреждения хлорофиллоносных тканей растений?
2. Как можно определить степень жаростойкости разных видов растений?
3. Объясните, что такое фефитинизация?
4. Дайте определение понятию «жаростойкость».

7.2.3 Определение температурного порога коагуляции цитоплазмы (по П. А. Генкелю)

Цель работы: изучить особенности температурного порога коагуляции цитоплазмы (по П. А. Генкелю).

Объекты: свежие листья различных растений.

Материалы и оборудование: 1 М раствор сахарозы в капельнице; 0,02 %-ный раствор нейтрального красного; стаканы химические большие (6 шт.); пробирки (5 шт.); большая колба; электроплитка; термометр; лезвие бритвы; препаровальная игла; кисточка; микроскоп; предметные и покровные стекла; кусочки фильтровальной бумаги; карандаш по стеклу.

Краткие сведения

Клетки разных растений имеют не одинаковую жаростойкость. Температура, при которой в течение 10 минут полностью коагулируют белки цитоплазмы, считается условной границей жаростойкости растений. Гибель клеток устанавливается по потере ими способности плазмолизироваться.

Ход работы. Приготовить 12 срезов эпидермиса листа исследуемого растения и поместить по два среза в пробирки, в которые налито небольшое количество водопроводной воды.

Нагреть в большой колбе воду. Смешивая горячую воду с холодной, приготовить в шести химических стаканах водяные бани с температурой 48, 50, 52, 54, 56 и 58°C (сделать на стаканах надписи карандашом по стеклу). Одновременно погрузить в водяные бани пробирки со срезами, поддерживая установленную температуру путем осторожного подливания в стаканы горячей воды.

Через 10 мин извлечь срезы кисточкой из пробирок и перенести на предметные стекла, снабженные соответствующими надписями. Если клетки не содержат пигментов, следует окрасить их, выдержав в растворе нейтрального красного в течение 5–10 мин, затем отсосать раствор краски фильтровальной бумагой, нанести на срезы по капле 1 М раствора сахарозы, закрыть покровными стеклами и через 15–20 мин рассмотреть в микроскоп.

Задание.

1. Записать результаты в таблицу 7.3, обозначая знаком «+» плазмолиз и знаком «-» отсутствие плазмолиза (Каждый студент исследует один объект, а затем данные, полученные всей группой, записывают в таблицу).

2. Сделать выводы, сопоставляя температурный порог коагуляции белков цитоплазмы разных растений.

Таблица 7.3. – Определение температурного порога коагуляции цитоплазмы

Растение	Плазмолиз при температуре, °С					
	48	50	52	54	56	58

Контрольные вопросы

1. Что такое температурный порог коагуляции цитоплазмы?
2. Что лежит в основе методики определения температурного порога коагуляции цитоплазмы?
3. Дайте оценку жаростойкости исследуемых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Викторов, Д. П. Практикум по физиологии растений / Д. П. Викторов. – Воронеж : Изд-во ВГУ, 1991. – 160 с.
2. Кузнецов, В. В. Физиология растений : учеб. для вузов / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Высш. шк., 2005. – 736 с.
3. Мазец, Ж. Э. Практикум по физиологии растений / Ж. Э. Мазец, И. И. Жукова, А. А. Деревинская. – Минск : БГПУ, 2017. – 176 с.
4. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 465 с.
5. Практикум по физиологии растений : учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / И. В. Плотников [и др.] / под ред. В. Б. Иванова. – М. : Академия, 2001. – 144 с.
6. Физиология растений: метод. указания к лаб. работам по теме “Минеральное питание растений” / В. В. Валетов. – Мозырь : МГПУ, 2005. – 31 с.
7. Физиология растений краткий словарь терминов / пособие / В. В. Валетов. – Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина. – 2013. – 100 с.
8. Храмченкова, О. М. Практикум по физиологии растений: практическое руководство / О. М. Храмченкова ; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель : ГГУ, 2017. – Ч. 1. – 44 с.
9. Якушкина, Н. И. Физиология растений : учеб. для студ. вузов, обуч. по спец. «Биология» / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : ВЛАДОС. – 2005. – 463 с.

Справочное издание

СПРАВОЧНЫЕ МАТЕРИАЛЫ
ДЛЯ ВЫПОЛНЕНИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ»

В двух частях

Часть 2

Составители:

Валетов Валентин Васильевич

Мищенко Марина Фёдоровна

Курлович Ирина Алексеевна

Корректор *В. В. Кузьмич*

Оригинал-макет *Л. И. Федула*

Подписано в печать 24.09.2018. Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная.

Ризография. Усл. печ. 4,24 л. Уч.-изд. л. 4,45.

Тираж 143 экз. Заказ 20.

Издатель и полиграфическое исполнение:

учреждение образования «Мозырский государственный
педагогический университет имени И. П. Шамякина».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий N 1/306 от 22 апреля 2014 г.

Ул. Студенческая, 28, 247777, Мозырь, Гомельская обл. Тел. (0236) 32-46-29