

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»**

**Методические рекомендации для
самостоятельной работы обучающихся по дисциплине**

Б1.Б.11 Физиология растений

**Направление подготовки 35.03.07 Технология производства и
переработки сельскохозяйственной продукции**

**Профиль образовательной программы Технология производства и
переработки продукции животноводства**

Форма обучения очная

СОДЕРЖАНИЕ

1. Организация самостоятельной работы

1.1 Организационно-методические данные дисциплины

2. Методические рекомендации по самостоятельному изучению вопросов.

3. Методические рекомендации по подготовке к занятиям

ЛР-1 1.Изучение свойства полупроницаемости цитоплазмы растительных клеток.

Плазмолиз. Влияние ионов калия и кальция на проницаемость цитоплазмы.

2.Односторонняя и двухсторонняя проницаемость мембран. Накопление красителей в вакуолях живой растительной клетки. Изменение проницаемости мембран при повреждении.

ЛР-2 1. Определение осмотического давления и водного потенциала растительных клеток методом плазмолиза.

2. Определение интенсивности транспирации весовым методом. Определение состояния устьиц у растений.

ЛР-3 1. Изучение химических свойств хлорофилла.

2. Изучение оптических свойств хлорофилла, каротина и ксантофилла.

ЛР-4 1 Определение интенсивности дыхания по Бойсен-Иенсену.

2. Определение активности фермента каталазы по Баху и Опарину.

ЛР-5 Микрохимический анализ золы растений.

ЛР-6 1. Определение всхожести семян методом проращивания.

2. Определение жизнеспособности семян биохимическим методом (методом окрашивания).

ЛР-7 Определение засухоустойчивости по водоудерживающей способности тканей.

ЛР-8 Обнаружение запасных и других веществ в растениях гистохимическим методом.

Определение амилазы в прорастающих семенах.

П-1 Применение методов листовой диагностики минерального питания

П-2 Физиологические основы устойчивости растений

1. ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

1.1. Организационно-методические данные дисциплины

№ п.п.	Наименование темы	Общий объем часов по видам самостоятельной работы				
		подготов ка курсовог о проекта (работы)	подготовка реферата/эс се	индивидуальн ые домашние задания (ИДЗ)	самостоятель ное изучение вопросов (СИБ)	подготов ка к занятиям (ПкЗ)
1	2	3	4	5	6	7
1					1	3
1.	Раздел 1. Структурная организация клетки и водный обмен.				4,5	6
1.1	Тема 1.				3	2

.	Введение. Физиология и биохимия растительной клетки.					
1.2	Тема 2. Водный обмен растений.				1,5	2
1.3	Тема 3. Значение воды для формирования урожая с.-х. культур					2
2.	Раздел 2. Энергетика растений (фотосинтез и дыхание)				4,5	4
2.1	Тема1. Фотосинтез как основа биоэнергетики биосферы				1,5	1
2.2	Тема 2. Фотосинтез как основа продуктивности и растений				1,5	1
2.3	Тема. 3. Дыхание растений				1,5	2
3.	Раздел 3 Минеральное питание, рост и развитие растений.				3	6
3.1	Тема1. Минеральное питание растений.				1,5	2
3.2	Тема 2. Рост и развитие растений				1,5	2
3.3	Тема 3. Применение методов листовой диагностики					2

	минерального питания					
4.	Раздел 4. Адаптация к условиям среды и формирование качества урожая				5	6
4.1	Тема 1. Физиология и биохимия формирования качества урожая				2	2
4.2	Тема 2. Приспособление и устойчивость растений				3	2
4.3	Тема 3. Физиологические основы устойчивости растений					2
	ИТОГО				17	22

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО САМОСТОЯТЕЛЬНОМУ ИЗУЧЕНИЮ ВОПРОСОВ

Основные направления современной физиологии и уровни исследования.

Белки и их функции в клетке

Термодинамические основы водообмена растений.

Организация и функционирование пигментных систем

Эндогенные механизмы регуляции фотосинтеза

Экологические аспекты дыхания

Обеспечение растений питательными веществами в полевых условиях

Циклическое старение и омоложение растений и их органов в процессе онтогенеза

Действие радиации на растения

Аллелопатические взаимодействия в ценозе

Формирование качества урожая у плодово-ягодных культур

2.1 В современной физиологии растений различают шесть направлений исследований: биохимическое, биофизическое, онтогенетическое, эволюционное, экологическое, синтетическое (кибернетическое).

Биохимическое направление исследует функциональную роль различных органических веществ, образующихся в растениях, закономерности минерального питания, и биосинтеза органических соединений, роль минеральных веществ как регуляторов

состояния клеточных коллоидов, биокатализаторов процессов метаболизма, центров электрических явлений в клетке.

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

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

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

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

Синтетическое (кибернетическое) направление исследует общие закономерности роста растений, энергетики и кинетики взаимосвязанных физиологических процессов в системе целого растения, разрабатывает способы регуляции и управления процессами в биологических системах. В дополнение к названным целесообразно выделить прикладное (частная физиология) направление. Оно исследует физиологию конкретных видов и сортов сельскохозяйственных культур с целью совершенствования их агротехники, получения максимально возможных и устойчивых урожаев, разрабатывает физиологические паспорта и модели сортов основных сельскохозяйственных культур применительно к региональным почвенно-климатическим условиям страны, разрабатывает методы и приборы диагностики физиологического состояния и оценки устойчивости растений.

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

Для фундаментальных исследований процессов жизнедеятельности растений все направления физиологии и биохимии растений важны и взаимосвязаны.

2.2 Функции белков

Структурная. Белки образуют основу протоплазмы любой живой клетки, в комплексе с липидами они являются основой всех клеточных мембран, элементов цитоскелета (микротрубочек, микрофиламентов); входят в состав клеточных стенок (структурный белок экстенсин).

Ферментативная (каталитическая). Все ферменты являются белками, простыми или сложными;

Транспортная. Белки участвуют в переносе веществ через мембраны (белки-переносчики челночного типа и энергозависимые, ионные каналы; аквапорины «водяные поры»).

Запасная (запасные отложения белков семян).

Защитная. Иммунные белки: а) белки-ингибиторы, подавляющие ферменты патогенов, б) ферменты, вызывающие разрушение клеточных стенок мицелия грибов-паразитов (глюконазы, хитиназы); в) белки-лектины, специфически связывают (склеивают) патогенные бактерии и грибы, предотвращают дальнейшее распространение бактерий (или гиф гриба); *Стрессорные белки* – синтезируются под влиянием экстремальных факторов (низкие или сверхоптимальные температуры, водный дефицит, засоление и др.) (БТШ, криопротекторы).

Рецепторная. Входят в состав рецепторов, избирательно воспринимающих сигналы внешней и внутренней среды.

Классификация белков

Различают *белки простые*, состоящие только из аминокислот (протеины) и *сложные*, которые включают небелковую часть.

Простые белки (протеины) разделяют по растворимости их в определенных растворителях:

Альбумины - растворяются в воде.

Глобулины – белки, растворимые в слабых растворах нейтральных солей.

Проламины - хорошо растворимы в 60-80%-ном этаноле, характерны исключительно для семян злаков, они бедны незаменимыми аминокислотами, но содержат много пролина и глутаминовой кислоты.

Глютелины - хорошо растворимы в щелочных растворах (0,2-2,0%). Запасные белки растений, содержатся в семенах злаков; совместно с проламинами составляют клейковину – комплекс запасных белков злаковых культур. Клейковина сообщает муке способность превращаться в тягучее тесто и качествами ее определяется достоинство муки.

Гистоны - белки щелочного характера, играют важную роль в формировании структуры хроматина (до 40-50% от массы хромосом, содержат много основных аминокислот - арг, лиз).

Сложные белки (устаревшее название протеиды) классифицируют по химизму небелковой

(простетической) части молекулы.

Липопротеины – простетической (небелковой) группой являются различные жироподобные вещества; входят в состав клеточных мембран.

Металлопротеины – комплексы ионов металлов с белками; в составе металлопротеинов часто встречаются: Cu, Fe, Zn, Mo, Mn, Ni, Se, Ca и др.

Гликопротеины - содержат углеводный компонент. Входят в БМ (рецепторная функция, защитная – лектины реакция агглютинации).

Нуклеопротеины - соединение белков с нуклеиновыми кислотами (рибосомы, хромосомы).

2.3 Математически описать и объяснить причины, вызывающие как водообмен клеток, так и транспорт воды в (системе почва - растение - атмосфера можно на основании законов термодинамики.

Важнейшим термодинамическим показателем состояния воды в системе является водный потенциал. Это производная величина от двух других термодинамических показателей - активности и химического потенциала воды.

Активность воды (a_w). Характеризует ту эффективную (реальную) концентрацию, соответственно которой вода участвует в различных процессах. Всякие межмолекулярные и иные взаимодействия, уменьшающие подвижность и рассеиваемость молекул (прежде всего гидратация) снижают активность воды. Активность чистой воды равна единице. В растворе и в клетке активность воды всегда меньше единицы.

Химический потенциал воды (μ_w). Величина производная от активности. Она выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, имеет размерность Дж/моль и рассчитывается по уравнению

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w,$$

где μ_w^0 - химический потенциал чистой воды (принят равным нулю); R - газовая постоянная; T - абсолютная температура; a_w - активность воды в системе.

Водный потенциал (Ψ). Выражает способность воды в данной системе совершить работу по сравнению с той работой, которую при тех же условиях совершила бы чистая вода. Рассчитывается по уравнению

$$\Psi = \mu_w - \mu_w^0 / V_w$$

где μ_w и μ_w^0 - химические потенциалы воды в системе и чистой воды; V_w парциальный мольный объем воды (для чистой воды и разбавленных растворов принимают равным $18 \text{ см}^3/\text{моль}$).

Водный потенциал, являясь фактически мерой активности воды, определяет термодинамически возможное направление ее транспорта. Молекулы воды всегда перемещаются от более высокого водного потенциала к более низкому, подобно тому как вода течет вниз, переходя на все более низкий энергетический уровень. Когда система находится в равновесии с чистой водой, $\Psi = 0$. В почве, растении, атмосфере активность воды и способность совершать работу ниже, чем у чистой воды, поэтому у обычной воды он отрицателен. Водный потенциал имеет размерность энергии, деленной на объем, что позволяет выражать его в атмосферах, барах или Паскалях ($1 \text{ атм.} = 1,013 \text{ бар} = 101,3 \text{ КПа}$; $1000 \text{ Па} = 1 \text{ кПа}$; $1000 \text{ КПа} = 1 \text{ МПа}$).

Водный потенциал растения является алгебраической суммой следующих четырех составляющих:

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g,$$

где Ψ_{π} - осмотический, Ψ_m - матричный, Ψ_p - гидростатический, Ψ_g - гравитационный потенциалы.

Соотношение между ними и вклад в водный потенциал сильно различаются в зависимости от объекта и окружающих условий.

Гравитационный потенциал (Ψ_g). Отражает влияние на активность воды силы тяжести и заметно сказывается только при поднятии воды на относительно большую высоту. Он составляет примерно $0,01 \text{ МПа/м}$, т. е. при перемещении воды вертикально вверх на 10 м гравитационный вклад в водный потенциал составляет $0,1 \text{ МПа}$. Это незначительная величина для сельскохозяйственных растений, в том числе и плодовых культур, поэтому обычно она не учитывается.

Рассмотрим более подробно, как складываются соотношения водного потенциала и его основных составляющих.

Осмотический потенциал (Ψ_{π}). Компонент водного потенциала, характеризующий снижение активности воды частицами растворенного вещества. Поэтому осмотический потенциал всегда остается величиной отрицательной:

$$\Psi_{\pi} = R T c_i,$$

где R - газовая постоянная; T - абсолютная температура, C - концентрация раствора в молях; i - изотонический коэффициент, равный $1 + \alpha(n-1)$, где α - степень электролитической диссоциации; n - количество ионов, на которое распадается молекула электролита.

Для веществ, не диссоциирующих на ионы, $\alpha = 0$ и $i = 1$. Степень диссоциации электролита, как известно, зависит от концентрации раствора, физиологическое значение имеют $0,1$ - $0,5 \text{ М}$ растворы солей, для которых i составляет $0,7$ - $0,8$.

С увеличением количества частиц растворенного вещества как за счет повышения концентрации раствора, так и за счет диссоциации веществ уменьшается активность воды и снижается осмотический потенциал. При температуре 20°C величина * равна $2,44 \text{ МПа}$. Для 1 М раствора любого недиссоциирующего вещества осмотический потенциал равен $-2,44 \text{ МПа}$, для $0,5$ и 2 М растворов соответственно $-1,22$ и $-4,88 \text{ МПа}$. Диссоциация растворенных веществ на ионы усиливает депрессию осмотического потенциала. Осмотический потенциал $0,5 \text{ М}$ раствора KNO_3 составляет $-2,1 \text{ МПа}$ ($i=1,7$), для $0,5 \text{ М}$ раствора $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ он равен $-2,9 \text{ МПа}$ ($i=2,4$). Когда раствор отделен от воды полупроницаемой мембраной, которая пропускает только растворитель и непроницаема для растворенных веществ, возникает односторонний ток воды по градиенту ее активности в направлении раствора. Этот процесс называется ОСМОСОМ, а ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ, КОТОРОЕ ДОЛЖНО БЫТЬ ПРИЛОЖЕНО К РАСТВОРУ, ЧТОБЫ ВОСПРЕЯТСТВОВАТЬ ОДНОСТОРОННЕЙ ДИФФУЗИИ

МОЛЕКУЛ РАСТВОРИТЕЛЯ И УРАВНИВАЮЩЕЕ СКОРОСТИ ИХ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ НАЗЫВАЕТСЯ ОСМОТИЧЕСКИМ ДАВЛЕНИЕМ (π).

Таким образом, осмотический потенциал раствора, отделенного полупроницаемой мембраной от чистого растворителя, реализуется в равном по величине и обратном по знаку осмотическом давлении. Растворы с одинаковым давлением называются *изотоническими*, между ними нет направленного водообмена. Раствор, имеющий большее осмотическое давление, называется *гипертоническим*, меньшее - *гипотоническим*. При разделении полупроницаемой мембраной транспорт воды идет по направлению к гипертоническому раствору. Клетка, а также все органеллы, окруженные мембранами, (хлоропласты, митохондрии и др.), представляют собой осмотические системы. Поскольку мембраны обладают избирательной проницаемостью и вода проходит через них значительно легче, чем растворенные вещества, допускают, что мембраны полупроницаемы, т. е. проницаемы только для воды. Всю цитоплазму обычно рассматривают как единый полупроницаемый барьер.

В зрелых растительных клетках главным «осмотическим пространством» является вакуоль. Именно клеточный сок, содержащий растворенные в воде различные соли, сахара, органические кислоты, аминокислоты и другие соединения, представляют собой осмотически активный раствор клетки. Суммарная концентрация растворенных веществ в клетке варьирует от 0,2 до 0,8 М. Осмотический потенциал клеточного сока измеряется сотнями и достигает тысяч кПа.

Растительные клетки отличаются от идеальных осмотических систем тем, что мембраны в некоторой степени проницаемы для растворенных веществ. Это снижает осмотический градиент и возможность поступления воды. Отличие от идеального поведения можно выразить с помощью коэффициента селективности, или отражения (σ). В случае абсолютной селективности растворенное вещество «отражается» от мембраны, т. е. совершенно не проникает через нее ($\sigma=1$). Если мембрана в одинаковой степени проницаема и для воды и для растворенного вещества σ становится равной 0, осмотического поступления воды нет. Коэффициент отражения зависит от свойств мембран и природы веществ. Так, для корней кукурузы получены следующие значения: этанол - 0,27, маннитол - 0,74, сахароза - 0,54, полиэтиленгликоль - 0,82, NaCl - 0,64, KNO₃ - 0,6, которые фактически характеризуют эффективность мембранного барьера в поддержании осмотического градиента. В качестве осмотически активных веществ при определении термодинамических параметров растительных тканей необходимо использовать соединения со значением σ , близким к 1, например полиэтиленгликоль.

Матричный потенциал (Ψ_m). Характеризует снижение активности воды за счет гидратации коллоидных веществ и адсорбции на границе раздела фаз. Матричное связывание воды сопровождается увеличением объема и называется набуханием. В протоплазме преобладает набухание за счет гидротации белков, нуклеиновых кислот, углеводов; в клеточной стенке наблюдается капиллярный эффект (вода между фибриллами и в межмембранных пространствах) и гидратация полисахаридов, среди которых по способности к набуханию выделяются пектиновые вещества, содержащие диссоциированные карбоксильные группы.

Состояние набухания протоплазмы имеет решающее значение для интенсивности и направленности обмена веществ. В некоторых частях растений поглощение воды происходит исключительно путем набухания, например у семян, меристематических тканей, клетки которых еще не вакуолизированы. При набухании семян может развиваться давление, измеряемое десятками кПа. Особенно сильной способностью к набуханию отличаются семена бобовых культур с высоким содержанием белков.

Между осмосом и набуханием существует аналогия. Осмотическое и матричное связывание снижает активность воды, поэтому Ψ_π и Ψ_m всегда меньше нуля. Чем более отрицательное значение они имеют, тем выше способность клеток или тканей поглощать воду. Осмотическому давлению π соответствует давление набухания τ . Сухое набухающее

тело обладает потенциальным давлением набухания, которое так же, как и потенциальное осмотическое давление характеризует максимальную способность поглощать воду.

Гидростатический потенциал, или потенциал давления (Ψ_p). Компонент водного потенциала, обусловленный внутриклеточным давлением. При погружении растительной ткани, имеющей зрелые сильно вакуолизированные клетки, в гипотонический раствор наблюдается эндоосмос. При отсутствии противодействия клеточной стенки поступление воды в клетку определяется ее водным потенциалом (Ψ), в начальный момент времени равны осмотическому потенциалу (Ψ_π) раствора, заполняющего вакуоль, вклад матричных сил очень незначительный и им можно пренебречь. Однако по мере поступления воды в вакуоль ее объем увеличивается, цитоплазма прижимается к клеточной стенке и возникает тургорное давление, а вместе с ним и равное ему по величине противодействие стенки на клеточное содержимое.

Таким образом, осмотическое поглощение воды ведет к созданию гидростатического давления. Под давлением активность воды возрастает, поэтому гидростатический потенциал имеет положительное значение. При полном насыщении клетки водой (достижении максимального тургора) положительный потенциал давления полностью уравнивает отрицательный осмотический потенциал и клетка перестает поглощать воду. В таком состоянии ее водный потенциал равен нулю.

В любой момент времени водный потенциал вакуолизированной клетки определяется соотношением осмотического потенциала и потенциала давления: $\Psi = \Psi_\pi + \Psi_p$. При завядании растений гидростатическое давление равно нулю, $\Psi = \Psi_\pi$.

Восстановление тургесцентности сопровождается возникновением и возрастанием гидростатического давления. Водный потенциал имеет отрицательную величину, когда осмотический потенциал еще не полностью реализован в гидростатическом давлении и клетка способна поглощать воду (См. рисунок!). Водный потенциал равен нулю, когда потенциал давления полностью компенсирует осмотические силы (См. рисунок!). Величина будет положительной, если гидростатическое давление превосходит эти силы (См. рисунок!). Такая ситуация наблюдается в клетках, прилегающих к сосудам ксилемы и подающих туда воду.

Необходимо также обратить внимание на то, что в соседних клетках соотношения осмотического и гидростатического потенциалов могут быть разными. У клеток с более низким осмотическим потенциалом возможен более высокий потенциал давления в результате большей насыщенности водой. Поэтому ее водный потенциал окажется выше, чем в соседней клетке, и транспорт воды осуществляется против осмотического градиента. Этим растительные клетки существенно отличаются от классического осмометра, где в результате неограниченного увеличения объема нет гидростатического потенциала и поступление воды идет только по осмотическому градиенту.

2.4 Фотосинтез связан с избирательным поглощением пигментами света в видимой части солнечного спектра. Фотосинтетические пигменты составляют 10-15 % сухой массы хлоропластов. Они характеризуются большим разнообразием и по химической природе делятся на две группы - хлорофиллы и каротиноиды.

1. Хлорофиллы

Состав и структура. В настоящее время известно несколько различных форм хлорофилла, которые обозначают латинскими буквами. хлоропласты высших растений содержат хлорофилл а и хлорофилл b. Они были идентифицированы русским ученым М. С. Цветом (1906) с помощью разработанного им метода хроматографии. Структурная формула хлорофилла, предложенная Г. Фишером (1939), получила окончательное подтверждение в 1960 г. в результате двух независимо проведенных работ в США и ФРГ по искусственному синтезу хлорофилла а.

Хлорофилл - сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина. у которой одна карбоксильная группа этерифицирована спиртом фитолом, а вторая - спиртом метанолом.

1. Каротиноиды

2. Световая фаза фотосинтеза

Сущность световой фазы фотосинтеза состоит в поглощении лучистой энергии и ее трансформации в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФ Н), необходимую для восстановления углерода в темновых реакциях. Сложность процессов преобразования световой энергии в химическую требует их строгой мембранной организации. Световая фаза фотосинтеза происходит в гранах хлоропласта.

В состав фотохимически активных мембран хлоропластов входят 5 согласованно функционирующих многокомпонентных белковых комплексов:

1. светособирающий комплекс (ССК),
2. ФС 1,
3. ФС 2,
4. цитохромный комплекс (цитохромы b_6 и f), участвующий в транспорте электронов, и
5. АТФ-азный комплекс, обеспечивающий синтез АТФ.

1. Организация и функционирование пигментных систем

Пигменты хлоропластов объединены в функциональные комплексы - пигментные системы, в которых реакционный центр (РЦ) хлорофилл a , осуществляющий фотосенсибилизацию, связан процессами переноса энергии с антенной, состоящей из светособирающих пигментов.

Современная схема фотосинтеза высших растений включает 2 фотохимические реакции, осуществляемые с участием 2 различных ФС. Предположение об их существовании было высказано Р. Эмерсоном в 1957 г. на основании обнаруженного им эффекта усиления действия длинноволнового (ДВ) красного света (700 нм) совместным освещением более коротковолновыми лучами (650 нм).

Впоследствии с помощью обработки ультразвуком и поверхностно-активными веществами и использования дифференциального центрифугирования в градиенте плотности сахарозы удалось получить легкие фрагменты хлоропластов, обогащенные фракцией ФС1, и более тяжелые фрагменты, содержащие фракцию ФС2.

Установлено, что ФС II поглощает более коротковолновые лучи по сравнению с ФС I. Фотосинтез идет эффективно только при их совместном функционировании, что объясняет эффект усиления Эмерсона.

ФС I: в качестве РЦ выступает димер хлорофилла a с максимумом поглощения света 700 нм (P_{700}), роль антенного компонента играют также хлорофиллы $a_{675-695}$. Первичным акцептором электронов в этой системе является мономерная форма хлорофилла a_{695} , вторичными акцепторами - железосерные белки (-FeS).

Комплекс ФС I под действием света восстанавливает железосодержащий белок - ферредоксин (Фд) и окисляет медьсодержащий белок- пластоцианин (Пц).

ФС II: включает РЦ, содержащий хлорофилл a (P_{680}) и антенные пигменты - хлорофиллы $a_{670-683}$. Первичным акцептором электронов является феофитин (ϕ_f), передающий электроны на пластохинон. В состав ФС II входит также белковый комплекс S-системы, окисляющий воду, и переносчик электронов Z. Этот комплекс функционирует с участием Mn, Cl и Mg.

ФС II восстанавливает пластохинон (PQ) и окисляет воду с выделением O_2 и протонов.

Связующим звеном между ФС II и ФС I служат фонд пластохинонов, белковый цитохромный комплекс (b_6, f) и пластоцианин.

На один РЦ приходится примерно 300 молекул пигментов, которые входят в состав антенных или светособирающих комплексов (ССК). Светособирающий белковый комплекс ламелл связан с ФСII и содержит хлорофиллы a, b и каротиноиды. В каждом ССК содержится от 120 до 240 молекул хлорофилла. Антенные комплексы входят в состав ФСI и ФСII (фокусирующие антенные компоненты ФС).

Антенный белковый комплекс ФС I содержит 110 молекул хлорофиллов $a_{680-695}$ на один P_{700} , из них 60 молекул - компоненты антенного комплекса, который можно рассматривать как ССК ФС I. Антенный комплекс ФС I также содержит β -каротин.

Антенный белковый комплекс ФС II содержит 40 молекул хлорофиллов $a_{670-683}$ на один P_{680} и β -каротин.

Хромопротеины антенных комплексов не обладают фотохимической активностью. Их роль состоит в поглощении и передаче энергии квантов на небольшое количество молекул РЦ P_{700} и P_{680} , каждая из которых связана с цепью транспорта электронов и осуществляет фотохимическую реакцию. Организация электронно-транспортных цепей (ЭТЦ) при всех молекулах хлорофилла нерациональна, так как даже на прямом солнечном свете на молекулу пигмента кванты света попадают не чаще одного раза за 0,1 с.

2.5 Регуляция фотосинтеза осуществляется на уровне фотохимически активных мембран, хлоропластов, клеток, тканей, органов и целого организма. Все системы регуляции принимают участие в этом процессе.

Процессы в хлоропластах при переходе к фотосинтезу. При освещении листьев хлоропласты уже через несколько минут начинают уменьшаться в объеме, становясь более плоскими (дисковидными). Тилакоиды и граны сдвигаются и уплотняются. Фотоиндуцируемое сокращение хлоропластов объясняется возникновением трансмембранных протонных градиентов и изменением электрического потенциала мембран хлоропластов. Определенная степень сжатия хлоропласта необходима для эффективной работы электронтранспортной цепи и для ее сопряжения с образованием АТФ. Транспорт протонов внутрь тилакоидов приводит к подкислению их внутренней полости до pH 5,0--5,5 и одновременному подщелачиванию стромы хлоропласта от pH 7,0 в темноте и до pH 8,0 на свету. Вход ионов H^+ в тилакоиды сопровождается выходом из них в строму ионов Mg^{2+} .

Появление NADPH, АТФ, O_2 , Mg^{2+} и изменение pH оказывают прямое и опосредованное влияние на реакции фотосинтетического усвоения CO_2 в строме. Экспериментально показано, что фиксация CO_2 изолированными хлоропластами практически не обнаруживается при pH ниже 7,2, но достигает максимальных значений при pH 8,0. Причина этого заключается в изменении активности ряда ферментов, имеющих оптимум pH в слабощелочной среде: рибулозофосфаткиназы (pH 7,9), дегидрогеназы фосfogлицеринового альдегида (pH 7,8), рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы (pH от 7,5 до 8,0), фруктозодифосфатазы (pH 7,5 -- 8,5). Повышение pH стромы при освещении хлоропласта приводит к значительному связыванию CO_2 в виде H_2CO_3 и накоплению HCO_3^- , из которого CO_2 освобождается с помощью карбоангидразы перед карбоксилированием рибулозо-1,5-дифосфата.

АТФ участвует в фосфорилировании рибулозо-5-фосфата и ФГК, а также в реакциях, связанных с синтезом сахарозы и крахмала. NADPH необходим для восстановления ФГК до ФГА и для образования малата из щавелевоуксусной кислоты. Mg^{2+} нужен для функциональной активности РДФ-карбоксилазы, он также принимает участие в синтезе хлорофилла и белков.

Процесс фиксации CO_2 регулируется прежде всего светом.

Он активирует ряд ферментов цикла Кальвина: РДФ-карбоксилазу, дегидрогеназу 1,3-дифосfogлицериновой кислоты, фруктозо-1,6-дифосфатфосфатазу, седогептулозо-1,7-дифосфатфосфатазу и рибулозо-5-фосфаткиназу. Наиболее многообразна регуляция функционирования ключевого фермента цикла Кальвина -- РДФ-карбоксилазы. Помимо света, фермент активируется фруктозо-6-фосфатом, а ингибируется 6-фосfogлюконатом и фруктозо-1,6-дифосфатом. 6-Фосfogлюко-нат подавляет также активность завершающего цикл фермента -- рибулозо-5-фосфаткиназы. Наконец, продукт цикла фиксации CO_2 -- 3-фосfogлицериновая кислота -- положительно влияет на синтез крахмала. Повышение

концентрации O_2 в строме может привести к снижению интенсивности фиксации CO_2 за счет усиления фотодыхания.

2.6 Зависимость дыхания от факторов внешней и внутренней среды

Дыхание -- процесс универсальный. Оно является неотъемлемым свойством всех организмов, населяющих нашу планету, и присуще любому органу, любой ткани, каждой клетке, которые дышат на протяжении всей своей жизнедеятельности. Дыхание всегда связано с жизнью, тогда как прекращение дыхания -- с гибелью живого. В связи с этим проблеме дыхания уделяется большое внимание в исследованиях биологов всех специальностей и профилей.

Как и фотосинтез, дыхание зависит от различных внутренних и внешних факторов.

Внутренние факторы, влияющие на дыхание

1. Содержание углеводов

Углеводы являются основными субстратами для дыхания. Если углеводов мало и энергии не хватает, то интенсивность дыхания падает, а когда содержание углеводов увеличивается - сразу возрастает интенсивность дыхания. Постепенно растение полностью удовлетворяет свою потребность в энергии, и в дальнейшем при увеличении содержания углеводов интенсивность дыхания не увеличивается.

2. Орган растения и его возраст

У сухих семян интенсивность дыхания очень мала. Когда семя набухает и начинает прорастать, то интенсивность дыхания резко возрастает, т.к. необходимо обеспечивать энергией различные процессы при прорастании семени.

У корней и листьев интенсивность дыхания очень велика в молодом возрасте, когда нужно обеспечивать энергией процессы роста органа. У зрелых корней и листьев интенсивность дыхания намного ниже, т.к. энергия требуется только для поддержания основных структур этих органов. У стареющих корней и листьев интенсивность дыхания вновь немного возрастает, т.к. питательные элементы из стареющих органов начинают оттекать в молодые, и этот процесс идет с затратами энергии.

У сочных плодов интенсивность дыхания тоже велика в молодом возрасте и снижается у более зрелых плодов; при созревании плодов интенсивность дыхания опять увеличивается, но не немного, как у корней и плодов, а резко - климактерическая активация дыхания. Это необходимо для того, чтобы обеспечивать энергией процессы преобразования питательных веществ в плоде (образование сахаров из органических кислот, разрушение пектиновых веществ и т.д.).

3. Видовая принадлежность растений

У разных видов растений интенсивность дыхания разная. Например, у бобовых интенсивность дыхания значительно выше, чем у остальных растений, потому что у бобовых очень много энергии уходит на фиксацию азота.

Внешние факторы, влияющие на дыхание

1. Обеспеченность растения водой

При недостатке воды в растении интенсивность дыхания падает, т.к. растению нужна энергия для приспособления своего обмена веществ к условиям недостатка воды. Если недостаток воды очень сильный, то интенсивность дыхания снижается, т.к. уменьшается общая активность всех жизненных процессов в растении. Однако интенсивность дыхания при недостатке воды (так же как и при действии других неблагоприятных факторов) тормозится значительно позже, чем фотосинтез и тем более чем ростовые процессы.

2. Температура

Т.к. дыхание - это ферментативный процесс, то с увеличением температуры до определенного предела (ок. 35°C) интенсивность дыхания возрастает, т.к. снижается энергия активации химических реакций. После 35°C дыхательные ферменты начинают денатурировать, поэтому интенсивность дыхания уменьшается.

3. Концентрация O_2 и CO_2

Увеличение концентрации CO_2 или уменьшение концентрации O_2 снижают интенсивность дыхания.

4. Азотное питание растений

Как известно, многие белки для поддержания своей структуры требуют определенной энергии. Поэтому чем лучше азотное питание растений и чем больше содержание белка в растениях, тем больше интенсивность дыхания.

5. Пораженность растения патогенами

При поражении патогенами интенсивность дыхания резко возрастает, т.к. растению требуется энергия для активации различных защитных систем (нейтрализация токсинов патогена, образование белков, разрушающих патоген, и т.д.)

Физиологические основы регулирования дыхания при хранении с/х продукции

Одной из задач при хранении с/х продукции является уменьшение интенсивности дыхания. В процессе дыхания расходуется часть пластических веществ урожая, а также возникает ряд дополнительных проблем (с/х продукция может погибнуть от избытка CO_2 , возможны взрывы из-за самосогревания с/х продукции и т.д.). Поэтому интенсивность дыхания при хранении с/х продукции уменьшают различными способами. Зерно хранят при низкой влажности (12-14%), когда подавлены все жизненные процессы и в том числе дыхание. Сочные плоды, овощи и т.д. высушивать нельзя, поэтому их приходится хранить при низкой (но обязательно выше 0°C) температуре. Также нередко поддерживают в хранилище специальную газовую среду, в которой содержится мало кислорода, но много CO_2 и азота. Например, яблоки и груши хранят в газовой среде 3% O_2 , 5% CO_2 и 92% N_2 . Рост растения представляет собой интегральную функцию, на которую откладывает отпечаток вся совокупность процессов жизнедеятельности организма. В основе роста лежит непрерывное новообразование различных элементов структуры и, следовательно, синтез самых разнообразных клеточных компонентов. Тесная связь дыхания с биосинтетическими функциями клетки позволяет уже априори предполагать, что дыхание должно также оказывать большое влияние и на ростовые процессы у растений.

Однако данные непосредственных наблюдений не всегда укладываются в эту, казалось бы, бесспорную схему. Они свидетельствуют о том, что взаимосвязь процессов роста с окислительно-восстановительными превращениями является сложной и до настоящего времени природа этой связи в общем недостаточно изучена. Нередки случаи, когда более активный рост вегетативных органов коррелирует с низкой величиной pH , пониженной активностью ряда окислительных ферментов, высокой восстановительной активностью тканей.

Для обсуждаемой проблемы в особенности интересны данные по дыхательной активности клеток, находящихся на различных стадиях роста. Взаимосвязь дыхания и роста можно проследить на быстрорастущих органах различных тканей корней. Согласно исследованиям ряда лабораторий, клетки меристемы характеризуются минимальной интенсивностью кислородного дыхания. Зона деления отличается, кроме того, высоким дыхательным коэффициентом, достигающим нередко величины 2 и больше. Это указывает на то, что в дыхательном метаболизме клеток меристемы существенное место занимают анаэробные процессы.

2.7 Между организмами фитоценоза и почвой существует круговорот минеральных веществ. Минеральные вещества, поглощаемые растениями, прямым путем или через пищевые цепи возвращаются в почву включенными в органические вещества, где они минерализуются сапрофитами и сорбируются почвенными коллоидами.

Чем больше продуктивность растений, тем интенсивнее проходит почвообразовательный процесс и существенно улучшаются агрономические свойства почвы. Растения извлекают корнями из глубоких почвенных слоев элементы минерального питания. Их накопление в растительных остатках, поступающих в поверхностный слой, обогащает его усвояемыми соединениями и закрепляет легкоусвояемые элементы (по мере минерализации исполь-

зуются в последующем другими растениями). Кроме того, растительные остатки служат энергетическим материалом для микробиологических процессов почвы, в результате которых дополнительно фиксируется N атмосферы, происходят восполнение и обновление гумуса почвы, а также увеличивается емкость почвенно-поглощающего комплекса (ППК).

Минерализация и синтез органических веществ должны соответствовать друг другу. При высокой интенсивности минерализации первичные продукты лучше обеспечиваются нужными ионами и могут создавать большую массу (тропической растительности). Слишком интенсивная минерализация или пониженное поглощение минеральных веществ растительным покровом, например, после пожара отрицательно сказывается на обмене минеральных веществ в экосистеме (более подвижны в почве и поэтому легче вымываются). ЭМП, связанные в органических веществах биомассы и почвы, выполняет важную роль резерва, благодаря которому все компоненты экосистемы застрахованы на случай неблагоприятных внешних воздействий.

В функциональную систему растения-микроорганизмы-почва регулярно поступают минеральные вещества извне, в то же время она постоянно теряет их в результате геохимических процессов. Поэтому растения зависят не только от микробной минерализации в почве. В экосистеме геохимические процессы незначительны, но ими нельзя пренебрегать.

Источником поступления минеральных веществ (МВ) служат подстилаящая порода, вода и воздух. Благодаря химическому выветриванию подстилающих пород минеральные вещества с грунтовой и капиллярной водой перемещаются в зону корней. Вода атмосферных осадков приносит на поверхность растений и в почву неорганические вещества, содержащиеся в атмосфере в форме газов (SO_2 , оксиды N, NH_3), пыли, тумана или аэрозоля. Растения улавливают эти вещества и непосредственно из воздуха. Ежегодное поступление МВ (прежде всего Cl, Na, Ca, S, K, Mg и N) из атмосферы оценивается в 25-75 кг/га.

2.8 На протяжении онтогенеза растения происходят закономерные изменения длины междоузлий, размеров, формы и окраски листьев в зависимости от их положения на стебле и его боковых побегах, морфологии корневой системы. Это явление получило название возрастной изменчивости. В процессе развития растительного организма многие клетки, ткани и даже органы стареют и отмирают. Одновременно с этим до конца жизни растения происходят новообразование клеток, тканей и органов, процесс омоложения. Таким образом, растение составляют клетки, ткани и органы разного возраста (рис.). Н. П. Кренке (1940) сформулировал основные положения теории циклического старения и омоложения растений, которая раскрывает сущность индивидуальных возрастных изменений. Положения этой теории сводятся к следующему.

1. Растительный организм с момента возникновения непрерывно стареет вплоть до своей естественной смерти.
2. Старение растения в первой половине онтогенеза прерывается периодическим омоложением благодаря появлению новых молодых органов — побегов, листьев и др. Молодые органы замедляют темпы старения материнского растения. Однако полное омоложение наступает только при оплодотворении. Наиболее медленно стареют меристематические и покоящиеся клетки.
3. Новообразования у растения (листья, побеги; и др.) испытывают влияние стареющего материнского организма. Это проявляется в том, что их жизненный цикл сокращается и общая жизнедеятельность падает. Различают понятия «возраст» (календарный возраст) и «возрастность» (физиологический возраст). Возраст (собственный возраст) растения или его органа (лист, побег) исчисляют от момента его заложения. Возрастность определяется возрастом органа и материнского растения.

4. Чем старше возраст целого растения, тем меньше возраст вновь появляющегося органа. Листья недельного возраста на годичном или на десятилетнем сеянце имеют разный физиологический возраст. В пределах плодового дерева листья на побегах высших порядков ветвления физиологически более старые, чем листья того же возраста на побегах низших порядков ветвления. Поэтому по форме, анатомическому строению, ряду физиологических и биохимических признаков верхние листья, несмотря на свой меньший возраст, часто обнаруживают признаки большего старения, срок их жизни часто короче, чем у средних листьев на том же побеге.
5. С возрастом уменьшается и способность растений к омоложению. В начальные периоды развития растения преобладают процессы омоложения, затем процессы старения достигают уровня, на котором они уравниваются с процессами омоложения. В дальнейшем преобладает старение, которое и приводит к смерти. Развитие в онтогенезе, таким образом, характеризуется одновершинной (биологической) кривой.
6. Цикличность развития заключается в том, что дочерние клетки являются временно омоложенными в отношении материнских. В каждый момент нарастания верхушки побега или корня происходит частичное омоложение конуса нарастания. Однако в онтогенезе растения наблюдаются постепенное ослабление циклов омоложения и прогрессирующее старение меристемы апексов побегов и корней. Это проявляется в закономерном изменении формы, размеров, окраски листьев, длины междоузлий и других признаков на побегах.
7. Скорость старения, продолжительность жизни растения определяются исходным, генетически обусловленным потенциалом жизнеспособности вида. Жизнь растения сводится к постепенной реализации потенциала жизнеспособности. Имеющийся в данное конкретное время потенциал жизнеспособности какого-либо органа растения равен исходному потенциалу минус использованная его доля за истекший срок собственной жизни данного органа.

Проблемой старения и омоложения плодово-ягодных культур занимался П. Г. Шитт (1958). Он впервые установил наличие возрастных качественных изменений у корней. Теория циклического старения и омоложения Н. П. Кренке подтверждается многочисленными исследованиями и практикой. Так, размер, форма растений хлопчатники, тутового дерева, яблони, сахарной свеклы и рассеченность листовой пластинки, длина черешка и другие признаки закономерно изменяются в зависимости от яруса. По такой же одновершинной кривой в процессе онтогенеза меняются и физиолого-биохимические признаки. И. В. Мичурин обратил внимание садоводов и биологов на тесную связь между органообразовательными процессами в организмах и возрастной изменчивостью. Он указывал, что с возрастом меняются строение гибридных сеянцев, тип листьев, строение стебля, форма и вкус плодов.

2.9 Первичные реакции в сложном растительном организме начинаются с действия радиации на биологически активные молекулы, входящие в состав практически всех компонентов живой клетки. Биологические процессы, вызванные облучением растений, связаны с множеством обменных реакций в клетках. В зависимости от дозы облучения и фазы развития растений в момент воздействия излучений у вегетирующих растений наблюдается значительная вариабельность изменений обменных процессов. Реакция растительных объектов на действие гамма- и рентгеновского излучения проявляется в виде активации или подавления ростовых процессов, что вызывает изменение темпов клеточного деления.

У злаковых культур, подвергшихся облучению дозами 20-30 Гр, наблюдается торможение роста главного побега в высоту, а затем вследствие активации покоящихся центров начинается рост боковых побегов, что выражается в мощном кущении. Причем

кустистость пшеницы может повыситься в 3 раза. Хроническое облучение может привести к увеличению вегетативной массы к моменту уборки почти в 6 раз.

При действии повреждающих доз излучений в растениях возникают различные морфологические аномалии. Так, в листьях происходит увеличение или уменьшение количества и размеров, изменение формы, скручиваемость, ассиметричность, утолщение листовой пластинки, опухоли, появление некротических пятен. При поражении стеблей наблюдается угнетение или ускорение их роста, нарушается порядок расположения листьев, изменяется цвет, появляются опухоли и аэральные корни. Наблюдается также угнетение или ускорение роста корня, расщепление главного корня, отсутствие боковых корней, появление вторичного главного корня, опухолей. Происходит также изменение цветков, плодов, семян – ускорение или задержка цветения, увеличение или уменьшение количества цветков, изменение цвета, размеров и формы цветков; увеличение или уменьшение количества плодов и семян, изменение их цвета и формы и т.д.

В ряде случаев действие больших доз облучения на растения повышает темпы развития вследствие активации процессов старения – растение быстрее зацветает и созревает. Разнообразны и генетические повреждения. В результате мутаций, например, у пшеницы встречаются высокорослые, низкорослые, карликовые формы, растения с ветвящимися или стелющимися стеблями. При больших дозах возможна гибель растений.

При действии излучений в невысоких дозах (5-10 Гр для семян и 1-5 Гр для вегетирующих растений) наблюдается так называемая радиостимуляция – ускорение темпов роста и развития растений. Стимуляция наблюдается при действии гамма-, бета- и рентгеновских излучений (при действии альфа- излучений стимуляции не наблюдается). При действии больших доз уменьшается не только количество зерна в урожае, но заметно изменяется и его качество – обычно зерно оказывается щуплым.

Таким образом, реакция растений на действие излучений сложна и разнообразна. Процессы, происходящие на молекулярном и клеточном уровне, в целом сходны у всех живых организмов. На более высоких уровнях организации проявляются только характерные для растений изменения, зависящие от особенностей структуры и функций различных тканей и органов растительного организма.

2.10 Аллелопатия - это взаимное влияние растений через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ).

Иногда аллелопатия определяют только как вредное влияние одних растений на другие, но в более широком понимании аллелопатия - как отрицательное, так и положительное взаимодействие растений друг с другом путём выделения химических веществ. Ю.А.Злобин к разряду положительных взаимоотношений между растениями относит:

- влияние бобовых на другие виды, не способные к обогащению почвы азотом;
- биотическую трансформацию местообитаний (т.е. все формы проявления влияния растений в соответствии с моделью благоприятствования;
- облегчение перекрестного опыления у растений, агрегированных в группы; передачу внутри клонов ЭМП от развитых растений к молодым, расположенным у периферии.

Значимость положительных взаимоотношений между компонентами растительного сообщества тем выше, чем сильнее их нарушения, так как в процессе восстановления сообщества уровень конкуренции невысок и могут проявляться как эффекты «нянь», так и преимущества «коллективного» восстановления ризосфер.

Аллелопатическое взаимодействие растений (также их взаимное влияние) друг на друга можно подразделить на химическое и физическое.

Под физическим взаимодействием подразумевается создание определённого микроклимата, когда более высокие растения создают частичное затенение и повышенную влажность для растений нижнего яруса. В такой защите нуждаются, например, салат и шпинат, которые не любят сильного перегрева на солнце.

Химическое взаимодействие сводится к тому, что надземные части растений могут выделять пахучие вещества, отпугивающие вредителей, а корневые системы выделяют различные органические вещества, среди которых есть витамины, сахара, органические кислоты, ферменты, гормоны, фенольные соединения. Что касается фенольных соединений, то те, что связаны с аллелопатией, называются колинами. Их накопление в почве вызывает почвоутомление. Возникает оно, когда один и тот же вид растений долго выращивается на одном месте. Проблема решается при соблюдении севооборотов.

Аллелопатия, как и другие взаимоотношения растений, лежит в основе возникновения, развития и смены растит, группировок, играет важную роль в почвообразовательном процессе.

В сообществах бывают взаимно полезные или просто не мешающие друг другу виды. Однако, когда в сообщество попадает «чужое» растение, начинается борьба не на жизнь, а на смерть. Семена его с трудом всходят. Они могут много лет лежать, не прорастая, а потом, дав всходы, погибнуть, так как молодые растения не выдерживают влияния непривычных для них соседей.

Если же чужое для сообщества растение все-таки уцелеет и окрепнет, то оно начнет изменять растительность вокруг себя. Возле него появятся привычные для такого вида соседи. Вскоре здесь образуется небольшой островок нового сообщества. Все разрастаясь, оно в конце концов вытеснит старое сообщество с его собственной территории.

Итак, не только отдельные растения взаимодействуют между собой, но и целые растительные сообщества сменяют друг друга, наступают или отступают. Так степь сменяется лесом, который затем снова может стать степью, если изменится климат, и т. д. С переменным успехом побеждают то одни, то другие растения. Этот процесс идет миллионы лет, длится он и теперь среди дикой растительности.

Огромные площади давно уже заняли культурные сообщества -- посевы. Развитие их направляется человеком. Тем не менее определенные взаимоотношения растений существуют и здесь. Достаточно вспомнить вред, который приносят посевам сорняки, или, напротив, преимущества совместного выращивания растений в смешанных посевах.

Растения с высокой аллелопатической активностью (например, пырей, ясень, лох) легко внедряются в сообщества, подавляя другие виды, но вызывают при этом почвоутомление и не могут быть доминантами.

Роль аллелопатии необходимо учитывать при создании смешанных посевов и посадок при обосновании севооборотов (чтобы избежать почвоутомления).

Аллелопатические взаимодействия могут быть существенны между интродуцированными растениями и растениями местной флоры. Например, эвкалипты, завезенные на Кавказ из Австралии, аллелопатически воздействуют на травянистые растения кавказской флоры, и здесь под их кронами травы не растут; грецкий орех в садах отрицательно влияет на все прочие культуры.

Возможны аллелопатические взаимодействия между корнями растений, в результате чего корни равномерно распределяются в объеме почвы и практически не сталкиваются. Роль сигнала «занято» могут выполнять выделяемые из корней в почву органические кислоты.

Очень важно также, что растения могут поглощать выделения других растений. В опытах с мечеными атомами наблюдалось, что усвоенный кукурузой в процессе фотосинтеза углерод уже через несколько часов обнаруживался в соседних бобовых растениях. Это означает, что совместно растущие растения, переплетаясь корнями, имеют общий обмен веществ, питаются и живут как одна сложная система. Путем такого обмена растения влияют друг на друга химически и изменяют свой химический состав.

2.11 Плодово-ягодные культуры выращивают с целью получения плодов и ягод, богатых сахарами, органическими кислотами, пектиновыми и минеральными веществами, витаминами и другими полезными химическими соединениями, определяющими

питательную и биологическую ценность плодово-ягодной продукции. Накопление ценных для человека органических веществ происходит в паренхимных тканях плодов, образующих плодовую мякоть, а в семенах откладываются запасные вещества, необходимые для образования проростков. Семена и плодовые оболочки в питательном отношении не представляют ценности, поэтому в пищу и для переработки не используются. Плоды и ягоды представляют собой сочные растительные продукты, в которых повышено содержание воды, а сухое вещество составляет 10-20 %.

Плодовая мякоть образуется в результате разрастания околоплодника под воздействием фитогормонов, поступающих из семенных тканей, где происходит их синтез. Клетки околоплодника начинают усиленно делиться, вызывая интенсивный рост плодов. В дальнейшем происходит формирование зародыша и эндосперма, которое сопровождается значительными изменениями биохимических процессов во всех тканях плодов. В этот период, хотя рост плодов за счёт образования новых клеток и замедляется, продолжается интенсивное увеличение их массы вследствие усиления биосинтетических процессов и накопления сухого вещества, в связи с чем ранняя уборка плодов приводит к недобору урожая и ухудшению его качества.

Наиболее высокая активность биосинтетических процессов в созревающих плодах наблюдается в период максимальной активизации дыхания, которое называют климактерическим подъёмом дыхания. После прохождения климактерической фазы созревания начинается уже период старения плодов. В процессе созревания плодов происходит синтез веществ, необходимых для формирования полноценных в биологическом отношении репродуктивных органов, - специфических белков, липидов, различных веществ, обуславливающих вкус и аромат плодов, структурных элементов покровных тканей, витаминов и некоторых других веществ.

Важную роль в процессах созревания плодов играют фитогормоны, и особенно этилен, образующийся в тканях околоплодника. На первых этапах созревания плодов и ягод действие этилена подавляется ауксином, в дальнейшем после завершения формирования семенных тканей концентрация ауксина снижается и усиливается синтез этилена. Под влиянием этилена повышается дыхание и проницаемость клеточных мембран, а также ускоряются превращения запасных веществ, которые вначале подвергаются окислению, а на завершающих этапах созревания плодов - декарбоксилированию.

Динамика углеводов. На ранних стадиях образования плодов и ягод в них много синтезируется структурных углеводов - пектиновых веществ, гемицеллюлоз, клетчатки, а у некоторых культур образуется крахмал. При переходе плодово-ягодных культур к стадии созревания плодов в них активизируются процессы превращения полисахаридов в сахара (рис. 63,64), причём состав этой фракции определяется спецификой обмена веществ данной культуры. В ягодах очень мало синтезируется сахарозы и фракция сахаров в них представлена в основном глюкозой и фруктозой. В других плодах, кроме глюкозы и фруктозы, образуется много сахарозы. Из моносахаридов в семечковых плодах обычно преобладает фруктоза, а в косточковых - глюкоза.

Общее количество сахаров в плодах и ягодах в среднем составляет 6-12% сырой массы, в лимоне - 1-3%, персиках, хурме некоторых сортах яблок - 12-20%, а в винограде - до 26%. Накопление в плодах углеводов зависит от сроков вегетации растений, вследствие чего поздние сорта характеризуются более высоким содержанием сахара. В некоторых плодах и ягодах накапливаются восстановленные производные моносахаридов - спирты, например, в рябине - сорбит, в ананасах и оливках - маннит.

У ряда плодовых культур на первых этапах формирования плодов синтезируется довольно много крахмала (бананы, яблоки, груши), который на последующих этапах созревания превращается в сахара и другие углеводы, что очень хорошо видно из данных, представленных на рисунках 63 и 64. При хранении плодов увеличение концентрации сахаров происходит также в результате распада сахарозы, а также частичного гидролиза пектиновых веществ, гемицеллюлоз и даже целлюлозы.

В косточковых плодах при созревании снижается концентрация пектиновых веществ, однако это происходит не в результате их распада, а вследствие усиления синтеза сахаров и органических кислот.

В семечковых плодах в процессе созревания довольно активно происходит превращение протопектинов в пектины. В зрелых плодах и ягодах содержание пектиновых веществ колеблется в пределах 0.3-1.5% сырой массы и они способны образовывать желе. При созревании плодов и ягод снижается содержание клетчатки (в 2-3 раза) и гемицеллюлоз, в связи с чем они приобретают мягкую консистенцию. В зрелых плодах содержится 0,3-1% клетчатки, в землянике и айве – 1-1,7 %, особенно много в шиповнике - до 20 %. Массовая доля гемицеллюлоз в плодах и ягодах может составлять до 4-8 %.

Органические кислоты. Важную роль при созревании плодов и ягод играют органические кислоты, которые используются как субстраты дыхания, кроме того, они определяют вкусовые свойства плодово-ягодной продукции. Если в плодах содержится много кислот и мало сахаров, то они имеют кислый вкус. Увеличение количества сахаров повышает степень сладости плодов и при отношении сахаров к органическим кислотам, равном 25-30, кислый вкус не ощущается.

В зрелых плодах органические кислоты в основном локализованы в плодовой мякоти, а в плодовых оболочках и семенных тканях их очень мало. В яблоках, грушах, винограде, мандаринах содержится сравнительно немного органических кислот (0.2-1% сырой массы), существенно больше в землянике, апельсинах, вишне, сливах - 1-2% и особенно много в грейпфрутах, смородине (2-3%) и лимонах (5-7%). Свыше 90% всех органических кислот в плодах и ягодах представлены яблочной, лимонной и янтарной кислотами, то есть метаболитами цикла ди- и трикарбоновых кислот, на долю других кислот обычно приходится не более 3-5% (α-глутаровая, щавелевоуксусная, пировиноградная, хлорогеновая, хинная, шикимовая и др). Однако, несмотря на их низкое содержание, эти кислоты играют очень важную роль в определении вкусовых качеств и аромата плодов.

В семечковых и косточковых плодах, а также в большинстве ягод преобладает яблочная кислота, а в citrusовых плодах и некоторых ягодах (малина, смородина, земляника) много накапливается лимонной кислоты. Количество янтарной кислоты заметно возрастает при неблагоприятных условиях хранения (пониженная температура, высокая концентрация CO₂ и др.). В винограде много содержится винной кислоты. Некоторые ягоды характеризуются наличием в них бензойной кислоты (брусника, клюква), которая является антисептиком, поэтому такие ягоды могут длительное время храниться, не подвергаясь воздействию микроорганизмов. В отличие от листьев, где органические кислоты находятся в связанном состоянии, в плодах они содержатся преимущественно в виде свободных форм, локализованных в вакуолях, где образуется фонд запасных веществ.

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ЗАНЯТИЯМ

3.1 Лабораторная работа ЛР-1;

1. Изучение свойства полупроницаемости цитоплазмы растительных клеток. Плазмолиз. Влияние ионов калия и кальция на проницаемость цитоплазмы.

2.Односторонняя и двухсторонняя проницаемость мембран. Накопление красителей в вакуолях живой растительной клетки. Изменение проницаемости мембран при повреждении.

3.1.1 При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Что называется полупроницаемостью?
2. Какие изменения наблюдаются в клетке при помещении ее в гипотонический раствор?
3. Что происходит с клеткой в гипертоническом растворе?
4. Объясните поведение клетки в изотоническом растворе?
5. Что такое плазмолиз и каковы его причины?
6. Как происходит деплазмолиз?
7. Способны ли плазмолизироваться мертвые клетки?
8. В чем проявляется действие ионов солей на цитоплазму?
9. Как изменяется проницаемость протоплазмы под действием одновалентных и двухвалентных катионов?

3.2Лабораторная работа ЛР-2;

1. Определение осмотического давления и водного потенциала растительных клеток методом плазмолиза.
2. Определение интенсивности транспирации весовым методом. Определение состояния устьиц у растений.

3.2.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. На чем основан плазмолитический метод определения осмотического давления?
2. Как рассчитать осмотическое давление?
3. Какие параметры вызывают изменения осмотического давления в клетках?
4. Что такое транспирация и каково ее значение для растения?
5. В чем состоит принцип весового метода определения интенсивности транспирации?
6. Какие показатели используются для характеристики транспирации?

3.3Лабораторная работа ЛР-3;

1. Изучение химических свойств хлорофилла.
2. Изучение оптических свойств хлорофилла, каротина и ксантофилла.

3.3.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Какими пигментами представлена пигментная система хлоропластов и какова их химическая природа?
2. Какие растворители используются для извлечения пигментов из растительного материала и почему?
3. Какими методами можно разделить пигменты зеленого листа?
4. Как воздействуют кислоты и щелочи на хлорофилл?
5. Чем можно объяснить, что растения усваивают из широкого диапазона длин волн солнечной радиации лишь очень небольшую часть энергии?
6. Какую роль в поглощении и превращении энергии света играют разные пигменты? Какие пигменты являются основными, а какие вспомогательными?
7. Как структура молекулы хлорофиллов связана с физическими свойствами и функцией этих пигментов?

8. Какие различия в составе и количестве пигментов у светолюбивых и теневыносливых растений?
9. В чем состоит явление флуоресценции и как оно может использоваться?

3.4 Лабораторная работа ЛР-4;

1. Определение интенсивности дыхания по Бойсен-Иенсену.
2. Определение активности фермента каталазы по Баху и Опарину.

3.4.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Что называют интенсивностью дыхания и какие факторы влияют на нее?
2. Что лежит в основе метода определения интенсивности дыхания по количеству выделенной углекислоты?
3. От чего зависит время экспозиции в опыте?
4. Почему колбы с объектами содержащими хлорофилл необходимо на время опыта помещать в темноту?

3.5 Лабораторная работа ЛР-5;

Микрохимический анализ золы растений.

3.5.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Назовите основные макро- и микроэлементы, содержащиеся в растении.
2. Какой принцип положен в основу микрохимического анализа золы растений?
3. Почему некоторые элементы минерального питания называют зольными?
4. Какие элементы входят в состав золы растений?
5. Какие факторы влияют на содержание зольных элементов в различных растениях и их частях?

3.6 Лабораторная работа ЛР-6;

1. Определение всхожести семян методом проращивания.
2. Определение жизнеспособности семян биохимическим методом (методом окрашивания).

3.6.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Что обуславливает разнокачественность семян?
2. Какие категории разнокачественности семян выделяют?
3. В чем практическое значение определения жизнеспособности семян?

3.7 Лабораторная работа ЛР-7;

Определение засухоустойчивости по водоудерживающей способности тканей.

3.7.1 При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Каково среднее содержание воды в растительных организмах?
2. В чем значение свойств воды для биологических процессов?
3. В чем заключается связь между интенсивностью и направленностью физиологических процессов и оводненностью растительных тканей?
4. Чем отличается связанная вода от свободной?
5. Как связана засухоустойчивость с содержанием различных форм воды в растениях?

3.8 Лабораторная работа ЛР-8;

- 1.Обнаружение запасных и других веществ в растениях гистохимическим методом.
- 2.Определение амилазы в прорастающих семенах.

3.8.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Какой принцип положен в основу обнаружения запасных веществ?
2. Какие растительные объекты используют для обнаружения запасных веществ?
3. Какую роль играют протеины и протеиды в растительном организме?
4. Какие белки относят к глобулинам?
5. Какие вещества относят к моносахаридам?
6. Какие вещества относят к дисахаридам?
7. Какие вещества относят к полисахаридам?

П-1 Применение методов листовой диагностики минерального питания

П-2 Физиологические основы устойчивости растений

3.9 Практическое занятие П-1;

Применение методов листовой диагностики минерального питания

3.9.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Физиологическая роль азота для растений
2. Физиологическая роль фосфора для растений
3. А чём основан метод листовой диагностики
4. Нитратные удобрения
5. Физиологическая роль калия для растений.

3.10 Практическое занятие П-2;

Физиологические основы устойчивости растений

3.10.1. При подготовке к занятию необходимо обратить внимание на следующие моменты:

1. Как связана водоудерживающая способность листьев с засухоустойчивостью растений?
2. Почему для характеристики засухоустойчивости растений используют показатели водного режима?
3. В каких случаях водоудерживающую способность листьев характеризуют по относительному количеству потерянной воды, а в каких случаях по относительному содержанию оставшейся после завядания воды?
4. Что происходит с клетками растений при действии на них высокой температурой?