



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени М. В. ЛОМОНОСОВА

РОССИЙСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
ДРУЖБЫ НАРОДОВ



Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Том 2

УЧЕБНИК ДЛЯ АКАДЕМИЧЕСКОГО БАКАЛАВРИАТА

4–е издание, переработанное и дополненное

*Рекомендовано Учебно–методическим отделом высшего образования
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по естественнонаучным направлениям и специальностям*

*Допущено Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлениям подготовки бакалавров и магистров
«Агрохимия и агропочвоведение», «Агрономия» и направлениям
подготовки дипломированных специалистов
«Агрохимия и агропочвоведение», «Агрономия»*

**Книга доступна в электронной библиотечной системе
biblio-online.ru**

Москва ■ Юрайт ■ 2016

УДК 581.1(075.8)

ББК 28.57я73

К89

Авторы:

Кузнецов Владимир Васильевич — профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, член-корреспондент Российской академии наук;

Дмитриева Галина Алексеевна — кандидат биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники, физиологии, патологии растений и агробиотехнологии аграрного факультета Российского университета дружбы народов.

Рецензенты:

Носов А. М. — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

Веселов А. П. — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биохимии и физиологии растений Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского.

Кузнецов, Вл. В.

К89

Физиология растений. В 2 т. Т. 2 : учебник для академического бакалавриата / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Издательство Юрайт, 2016. — 459 с. — Серия : Бакалавр. Академический курс.

ISBN 978-5-9916-5646-7 (т. 2)

ISBN 978-5-9916-5644-3

На высоком научном уровне изложены основы современной физиологии растений, включая наиболее актуальные вопросы физиологии клетки, фотосинтеза, водного обмена, дыхания, минерального питания, роста и развития растений, устойчивости. Представлен специальный раздел, посвященный молекулярным механизмам интегральных физиологических процессов. Особое внимание уделено адаптации растений к экстремальным природным условиям и техногенному загрязнению окружающей среды, а также регуляции физиологических функций. В качестве примеров широко используются представители флоры не только умеренного, но и тропического и субтропического климатов. Применены максимально доступная лексика и простой стиль изложения. Для проверки усвоения материала в учебник включены тесты и контрольные вопросы.

Во втором томе рассматриваются минеральное питание, рост и развитие, адаптация и устойчивость растений к природным и техногенным факторам, а также основы устойчивости к биопатогенам. Даны современные представления о физиологической роли, поглощении, транспорте и ассимиляции элементов минерального питания, проанализированы физиологические механизмы роста и развития растений, значительное внимание уделено вопросам гормональной регуляции, в частности рецепции гормональных сигналов, проблемам адаптации и устойчивости растений к неблагоприятным биотическим факторам и биопатогенам.

Содержание учебника соответствует актуальным требованиям Федерального государственного образовательного стандарта высшего образования.

Для студентов биологических и агрономических направлений: биологов, агрономов, почвоведов, агрохимиков, защитников растений, а также для лесоводов, ботаников, экологов, зоологов, учителей биологии, фармацевтов и всех тех, кого интересует удивительная жизнь растений.

УДК 581.1(075.8)

ББК 28.57я73



Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав. Правовую поддержку издательства обеспечивает юридическая компания «Дельфи».

ISBN 978-5-9916-5646-7 (т. 2)

ISBN 978-5-9916-5644-3

© Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А., 2015

© ООО «Издательство Юрайт», 2016

Оглавление

Список сокращений.....	9
Предисловие	11
Глава 6. Минеральное питание.....	13
6.1. Физиологическая роль элементов минерального питания.....	13
6.1.1. Вегетационный метод и его роль в изучении минерального питания растений.....	13
6.1.2. Физиологическая роль макроэлементов	19
6.1.3. Физиологическая роль микроэлементов.....	28
<i>Контрольные вопросы</i>	35
6.2. Поглощение веществ	36
6.2.1. Основные закономерности поглощения веществ.....	36
6.2.2. Механизмы поглощения веществ корнем	38
6.2.3. Корень как орган поглощения элементов минерального питания.....	43
6.2.4. Связь поглощения элементов минерального питания с другими физиологическими функциями.....	51
<i>Контрольные вопросы</i>	54
6.3. Влияние внешних факторов на поглощение.....	55
6.3.1. Почва и ее свойства.....	55
6.3.2. Зависимость скорости поглощения ионов от их концентрации в среде	56
6.3.3. Взаимодействие ионов.....	57
6.3.4. Концентрация водородных ионов.....	59
6.3.5. Температура.....	61
6.3.6. Концентрация кислорода.....	62
6.3.7. Свет.....	62
6.3.8. Влияние воды.....	62
6.3.9. Ритмичность поглощения.....	63
<i>Контрольные вопросы</i>	64
6.4. Ассимиляция элементов минерального питания	65
6.4.1. Азотный обмен.....	65
6.4.2. Фиксация молекулярного азота атмосферы.....	81
6.4.3. Фосфорный обмен.....	85
6.4.4. Обмен серы	86
<i>Контрольные вопросы</i>	90
6.5. Транспорт элементов минерального питания	90
6.5.1. Внутриклеточный транспорт.....	91
6.5.2. Ближний транспорт	93

6.5.3. Дальний транспорт.....	100
<i>Контрольные вопросы</i>	106
6.6. Выделение веществ	107
6.6.1. Основные понятия	107
6.6.2. Механизмы выделения веществ.....	109
6.6.3. Зависимость выделения веществ от разных факторов.....	110
<i>Контрольные вопросы</i>	113
6.7. Круговорот элементов минерального питания в растении.....	113
<i>Контрольные вопросы</i>	117
<i>Литература</i>	117
Глава 7. Рост и движения растений	119
7.1. Основные закономерности роста	119
7.1.1. Понятие роста	119
7.1.2. Клеточные основы роста	121
7.1.3. Особенности роста органов растения	129
7.1.4. Корреляции.....	130
7.1.5. Полярность	131
7.1.6. Регенерация	137
7.1.7. Неравномерность роста	137
7.1.8. Покой	142
<i>Контрольные вопросы</i>	146
7.2. Фитогормоны.....	147
7.2.1. Ауксины	148
7.2.2. Гибберелины	152
7.2.3. Цитокинины	155
7.2.4. Абсцизовая кислота	159
7.2.5. Этилен.....	162
7.2.6. Брассиностероиды.....	166
7.2.7. Жасминовая кислота	169
7.2.8. Салициловая кислота	171
7.2.9. Пептидные гормоны	172
7.2.10. Взаимодействие гормонов.....	173
7.2.11. Зависимость ответной реакции на действие гормона от разных факторов	175
7.2.12. Рецепторы фитогормонов	177
7.2.13. Получение гормонов	181
7.2.14. Негормональные регуляторы роста.....	182
7.2.15. Использование гормонов в сельском хозяйстве.....	184
<i>Контрольные вопросы</i>	189
7.3. Зависимость роста от внешних факторов	190
7.3.1. Температура.....	190
7.3.2. Свет.....	192
7.3.3. Влажность почвы и воздуха	198
7.3.4. Газовый состав атмосферы	199
7.3.5. Минеральное питание	200

7.3.6. Взаимодействие факторов.....	200
Контрольные вопросы	200
7.4. Движения растений.....	201
7.4.1. Тропизмы.....	201
7.4.2. Настии	215
Контрольные вопросы	219
Литература.....	219
Глава 8. Развитие растений	221
8.1. Основные закономерности онтогенеза	221
8.1.1. Продолжительность онтогенеза и его типы	222
8.1.2. Этапы онтогенеза.....	223
8.1.3. Возрастные изменения.....	227
Контрольные вопросы	229
8.2. Эмбриональный этап онтогенеза	230
8.2.1. Образование эмбриона	230
8.2.2. Отложение запасных веществ и созревание семени.....	232
Контрольные вопросы	234
8.3. Ювенильный этап онтогенеза	235
8.3.1. Прорастание семени.....	235
8.3.2. Формирование вегетативных органов.....	239
Контрольные вопросы	239
8.4. Этап половой зрелости	240
8.4.1. Цветение	240
8.4.2. Опыление.....	243
8.4.3. Оплодотворение.....	246
Контрольные вопросы	246
8.5. Влияние внешних условий на зацветание	246
8.5.1. Продолжительность дня и ночи (фотопериодизм)	246
8.5.2. Пониженные температуры (яровизация)	252
8.5.3. Элементы минерального питания.....	257
8.5.4. Вода.....	258
Контрольные вопросы	258
8.6. Гормоны цветения	259
8.6.1. Гормональная теория зацветания растений М. Х. Чайлахяна.....	259
8.6.2. Формирование мужских и женских цветков	261
Контрольные вопросы	262
8.7. Развитие и созревание плодов	263
8.7.1. Образование плода.....	263
8.7.2. Созревание плодов	265
8.7.3. Опадание плодов.....	268
8.7.4. Влияние внешних условий на созревание и качество плодов и семян.....	269
8.7.5. Регуляция созревания плодов.....	271
Контрольные вопросы	272
8.8. Образование клубней, луковиц	272
8.8.1. Клубнеобразование.....	272

8.8.2. Образование луковиц.....	274
<i>Контрольные вопросы</i>	275
8.9. Старение и смерть	275
8.9.1. Старение клетки.....	276
8.9.2. Старение органа	276
8.9.3. Старение организма	277
8.9.4. Старение и гормоны.....	279
8.9.5. Смерть.....	280
8.9.6. Механизмы, индуцирующие старение и смерть (гипотезы старения и смерти).....	281
<i>Контрольные вопросы</i>	282
<i>Литература</i>	283

**Глава 9. Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным
абиотическим факторам..... 284**

9.1. Общие понятия. Стресс, адаптация, устойчивость.....	284
<i>Контрольные вопросы</i>	287
9.2. Действие высоких температур и жароустойчивость растений.....	287
9.2.1. Влияние высокой температуры на физиологические процессы.....	289
9.2.2. Некоторые эволюционные адаптации растений к высоким температурам.....	291
9.2.3. Белки теплового шока и выживание растений.....	291
<i>Контрольные вопросы</i>	296
9.3. Дефицит воды и засухоустойчивость	297
9.3.1. Влияние недостатка воды на физиологические процессы.....	297
9.3.2. Эволюционные адаптации растений-ксерофитов к засухе.....	300
9.3.3. Механизмы адаптации растений-мезофитов к засухе.....	305
9.3.4. Засухоустойчивость культурных растений.....	309
<i>Контрольные вопросы</i>	311
9.4. Растения в условиях гипоксии и аноксии.....	312
9.4.1. Влияние недостатка кислорода на физиологические процессы	313
9.4.2. Эволюционные приспособления растений к недостатку кислорода.....	313
9.4.3. Онтогенетические адаптации к недостатку кислорода	314
<i>Контрольные вопросы</i>	317
9.5. Действие низких положительных температур и холодоустойчивость растений.....	317
9.5.1. Влияние пониженных температур на физиологические процессы	318
9.5.2. Холодоустойчивость.....	319
<i>Контрольные вопросы</i>	320
9.6. Действие отрицательных температур и морозоустойчивость	320
9.6.1. Влияние отрицательных температур на физиологические процессы	321
9.6.2. Адаптация растений к отрицательным температурам.....	324
9.6.3. Физиологические и молекулярные механизмы адаптации к отрицательным температурам	326
9.6.4. Морозоустойчивость	329
<i>Контрольные вопросы</i>	330

9.7. Действие почвенно-климатических факторов зимне-весеннего периода и зимостойкость	330
9.7.1. Вызревание.....	331
9.7.2. Вымокание	331
9.7.3. Ледяная корка.....	331
9.7.4. Выпирание.....	332
9.7.5. Зимняя засуха	332
9.7.6. Зимне-весенние ожоги.....	332
<i>Контрольные вопросы</i>	332
9.8. Действие повышенного содержания солей в почвах и солеустойчивость.....	333
9.8.1. Засоленные почвы	333
9.8.2. Галофиты и их генетические адаптации к засолению	334
9.8.3. Влияние засоления на физиологические процессы	339
9.8.4. Клеточные и молекулярные механизмы адаптаций растений к засолению.....	341
9.8.5. Солеустойчивость.....	343
9.8.6. Борьба с засолением почв и повышение устойчивости растений ...	344
<i>Контрольные вопросы</i>	345
9.9. Действие вредных веществ атмосферы и газоустойчивость	345
9.9.1. Влияние вредных веществ атмосферы на физиологические процессы.....	345
9.9.2. Газоустойчивость.....	346
<i>Контрольные вопросы</i>	347
9.10. Высшие растения и ультрафиолетовая радиация.....	348
9.10.1. Влияние УФ-В-радиации на молекулярные и физиологические процессы	348
9.10.2. Механизмы устойчивости растений к УФ-радиации	350
<i>Контрольные вопросы</i>	353
9.11. Устойчивость растений к тяжелым металлам.....	354
9.11.1. Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы	355
9.11.2. Клеточные и молекулярные механизмы устойчивости к тяжелым металлам.....	356
<i>Контрольные вопросы</i>	361
9.12. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса.....	362
9.12.1. Общие механизмы устойчивости.....	362
9.12.2. Временная структура адаптационного процесса.....	365
<i>Контрольные вопросы</i>	367
<i>Литература</i>	367
Глава 10. Устойчивость растений к биопатогенам	369
10.1. Болезни и их возбудители.....	369
10.1.1. Классификация болезней.....	370
10.1.2. Возбудители заболеваний, их классификация и характеристика.....	370
10.1.3. Средства нападения.....	372
<i>Контрольные вопросы</i>	374

10.2. Влияние патогенов на физиологические функции	374
<i>Контрольные вопросы</i>	382
10.3. Механизмы защиты растения от патогена.....	382
10.3.1. Конститутивные механизмы устойчивости	382
10.3.2. Индуцированные механизмы защиты	389
10.3.3. Защита от травоядных животных и листогрызущих насекомых ...	398
<i>Контрольные вопросы</i>	400
10.4. Взаимодействие патогена и растения-хозяина	400
<i>Контрольные вопросы</i>	406
10.5. Влияние разных факторов на устойчивость к болезням.....	406
10.5.1. Виды иммунитета.....	406
10.5.2. Влияние условий	407
10.5.3. Устойчивые и восприимчивые растения	408
<i>Контрольные вопросы</i>	409
<i>Литература</i>	409
Тесты	411
Литература, рекомендуемая ко всему курсу	435
Глоссарий	436
Русско-латинские названия растений	454

Список сокращений

- А** — аденин
АБК — абсцизовая кислота
АДФ — аденозиндифосфат
АЛК — аминоклевулиновая кислота
АМФ — аденозинмонофосфат
АТФ — аденозинтрифосфат
АФК — активные формы кислорода
АФС — аденозин-5-фосфосульфат
Ацетил-КоА — ацетил-кофермент А
АЦК — 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота
БАП — бензиламинопурин
БТШ — белки теплового шока
ГДГ — глутаматдегидрогеназа
Г-1-Ф — глюкозо-1-фосфат
ГДФ — гуанозиндифосфат
ГК₃ — гибберелловая кислота
ГМФ — гуанозинмонофосфат
ГОГАТ — глутаминоксиглутаратаминотрансфераза
ГОПП — гидроксипролин-гликопротеины
ГС — глутаминсинтаза
ГТФ — гуанозинтрифосфат
2,4-Д — 2,4-дихлорфеноксисукусная кислота
ДАГ — диацилглицерол
ДК — дыхательный коэффициент
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
мтДНК — митохондриальная ДНК
хпДНК — хлоропластная ДНК
ДНФ — динитрофенол
ИМК — индолилмасляная кислота
ИТФ — инозитолтрифосфат
ИУК — индолилуксусная кислота
МАРК — митогенактивируемая протеинкиназа
МДГ — малатдегидрогеназа
МТ — металлотионеины
НАД⁺ — никотинамидадениндинуклеотид окисленный
НАДН — никотинамидадениндинуклеотид восстановленный
НАДФ⁺ — никотинамидадениндинуклеотид фосфат окисленный
НАДФ — никотинамидадениндинуклеотид фосфат восстановленный
НУК — 1-нафтилуксусная кислота

ПВК — пировиноградная кислота
пре-мРНК — предшественник мРНК
Пх — пластохинон
Пц — пластоцианин
ПФП — пентозофосфатный путь
Реакция СВЧ — реакция сверхчувствительности
Р-5-Ф — рибозо-5-фосфат
РНК — рибонуклеиновая кислота
мРНК — матричная (информационная) РНК
рРНК — рибосомальная РНК
тРНК — транспортная РНК
РуБФ — рибулозо-1,5-бисфосфат
РуБФК/О (РуБисКО) — рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза/окси-геназа
С-7-Ф — седогептулозо-фосфат
Т — тимин
У — урацил
УДФ — уридиндифосфат
УДФГ — уридиндифосфатглюкоза
УТФ — уридинтрифосфат
ФАД — флавинадениндинуклеотид
ФАЛ — фенилаланинаммиаклиаза
ФАФС — 3-фосфо-аденозин-5-фосфосульфат
ФГА — 3-фосфоглицериновый альдегид
ФГК — 3-фосфоглицериновая кислота
Фд — ферредоксин
ФДОА — фосфодиоксиацетон
ФДФ — фруктозо-1,6-дифосфат
ФЕП — фосфоенолпировиноградная кислота (фосфопируват)
ФЕП-карбоксилаза — фосфоенолпируваткарбоксилаза
ФЕП-КК — фосфоенолпируваткарбоксикиназа
Ф_n — фосфат неорганический
ФС-I — фотосистема I
ФС-II — фотосистема II
Ф-6-Ф — фруктозо-6-фосфат
ФФ_n — пиррофосфат
ФХ — фитохелатины
ФХ₇₃₀ — активная форма фитохрома
ФХ₆₆₀ — неактивная форма фитохрома
Ц — цитозин
цАМФ — циклический АМФ
ЦТК — цикл трикарбоновых кислот
ЧПФ — чистая продуктивность фотосинтеза
ЩУК — щавелево-уксусная кислота
ЭПР — эндоплазматический ретикулум
Э-4-Ф — эритрозо-4-фосфат

Предисловие

В предисловии к первому тому учебника отмечено, что физиология растений является общебиологической, мультидисциплинарной, синтетической наукой, широко использующей современные методы физико-химической биологии для исследования интегральных физиологических процессов. На протяжении двух с лишним столетий исключительным приоритетом физиологии растений была разработка теории продуктивности сельскохозяйственных культур, однако в течение последних десятилетий все важнее для нее становятся проблемы локальной, региональной и глобальной экологии. Именно эти обстоятельства и определили структуру книги и характер изложения материала.

Во второй том вошли главы, посвященные физиологическим процессам, лежащим в основе продуктивности и устойчивости растений, таким как минеральное питание, рост и развитие, адаптация и устойчивость к неблагоприятным условиям среды и биопатогенам. Даны современные представления о физиологической роли элементов минерального питания, их поглощении, транспорте и ассимиляции. Значительное внимание уделено рассмотрению закономерностей и механизмов роста и онтогенеза растений, гормональной регуляции и рецепции гормональных сигналов. Изложены общие понятия о стрессе, адаптации и устойчивости растений. На современном научном уровне описаны механизмы адаптации и устойчивости растений к природным (высокие и низкие температуры, засуха, избыточное засоление, недостаток кислорода) и антропогенным повреждающим факторам (вредные вещества атмосферы, тяжелые металлы, ультрафиолетовая радиация). Заключительная глава посвящена базовым представлениям об устойчивости растений к биопатогенам.

Учебник представляет собой курс физиологии растений для студентов-бакалавров биологических, сельскохозяйственных, педагогических, лесотехнических и других направлений. Это обстоятельство обусловило необходимость использования максимально доступной лексики и простого стиля изложения без снижения научного уровня обсуждения материала. Учебник может быть полезен не только для российских, но и для иностранных студентов.

С целью самопроверки знаний студенту рекомендуется обратиться к контрольным вопросам в конце соответствующего параграфа, а затем к тестам.

В результате освоения материала второго тома учебника бакалавр (по направлению подготовки 020400 «Биология» и 110400 «Агрономия») должен обладать следующими профессиональными компетенциями:

знать

- биологическую роль, механизмы поглощения, транспорта и ассимиляции элементов минерального питания, определяющих величину и качество урожая;
- общие закономерности, особенности и механизмы протекания процессов роста и развития растений;
- современные представления о гормональной регуляции физиологических процессов, лежащих в основе продуктивности растений;
- теоретические основы адаптации и устойчивости растений к повреждающим природным и техногенным факторам окружающей среды;
- базовые представления об устойчивости растений к биопатогенам;

уметь

- излагать и критически анализировать теоретическую информацию в области экологической физиологии растений;
- оценивать обеспеченность растений минеральными элементами и оптимизировать минеральное питание с целью ускорения роста и повышения продуктивности;
- прогнозировать последствия повреждающего действия техногенных факторов на продуктивность и стабильность агро- и биоценозов;
- разрабатывать технологию обработки растений гормональными препаратами для повышения стресс-толерантности;

владеть

- терминологией современной экологической физиологии растений;
- теоретическими знаниями в области минерального питания растений и способностью их использовать в практической деятельности;
- знаниями стратегий и механизмов адаптации растений к экстремальным условиям обитания;
- теоретическими знаниями гормональной регуляции клеточного метаболизма для оптимизации роста растений и сохранения продуктивности в стрессовых условиях.

Глава 6

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

6.1. Физиологическая роль элементов минерального питания

6.1.1. Вегетационный метод и его роль в изучении минерального питания растений

Изучение питания растений можно разделить на три основных этапа. Первый этап — *эмпирический*. В древние времена в науке господствовало представление о том, что растения строят свое тело из «соков земли», отчетливо сформулированное уже Аристотелем (Древняя Греция, 384—322 гг. до н.э.), который учил, что растение, в отличие от животного, не имеет желудка и других органов пищеварения, эти органы ему заменяет почва, где происходит переваривание пищи. Следовательно, растение берет пищу из почвы в готовом виде. Эти представления возникли из многовекового опыта земледельцев, которые издавна научились отличать плодородные почвы от бесплодных и хорошо знали, какое значение имеет обработка почвы и ее удобрение навозом, гипсом, золой для получения урожая. В течение многих веков эти взгляды не вызывали сомнений.

Начало второго, *экспериментального*, этапа связано с именем голландца Ван Гельмонта, который в 1600 г. попытался решить вопрос о питании растений с помощью очень простого опыта. Посадив ветвь ивы, имеющую массу 2,25 кг, в сосуд с 80 кг сухой почвы и регулярно поливая ее, он через пять лет обнаружил, что масса почвы уменьшилась лишь на 56 г, в то время как ветка превратилась в деревце массой в 66 кг. На основании этого опыта Ван Гельмонт сделал вывод, что растение само готовит себе пищу, строит свое тело только из воды, а минеральные вещества, обнаруживаемые после его сжигания, не имеют никакого значения. Это мнение просуществовало в науке 200 лет.

В 1804 г. швейцарец Н. Т. Соссюр, напротив, показал, что растения, выращиваемые только на воде, не могут нормально расти, поскольку в природных условиях они получают все необходимые элементы из почвы. Однако решающий удар по этим наивным представлениям нанесло изучение фотосинтеза. Точными опытами было доказано, что 95% своего тела растения строят за счет CO_2 воздуха и воды. Оставалось узнать, откуда берутся остальные составные части растения и являются ли они столь же необходимыми, как углекислый газ и вода, или же они являются случайной примесью, попадающей в растение из почвы вместе с водой.

Для ответа на эти вопросы, прежде всего, нужно было установить состав веществ, поглощаемых растением из почвы. С этой целью растение высу-

шивали и сжигали. При этом образовывались CO_2 , вода, молекулярный азот или NH_3 , H_2S и нелетучий остаток — зола. В результате анализов было установлено, что растения состоят на 50–98% из воды, а 45% сухого вещества приходится на долю углерода. Количество золы в разных органах растения неодинаково. Меньше всего ее содержится в древесине (около 1%), состоящей почти из одних мертвых клеточных стенок; в семенах золы — около 30%, в корнях и стеблях травянистых растений — 4–5, в листьях — 10–15%. Относительно много золы (около 7%) содержится в древесной коре. Таким образом, больше всего золы в тканях, состоящих преимущественно из живых клеток. В одинаковых органах растений различных видов количество золы тоже отличается. Так, в листьях картофеля можно найти от 5 до 13% золы, свеклы — 11–21, сахарного тростника — 5–16%.

Общее количество золы в сухом веществе растения и соотношения между отдельными элементами сильно зависят как от состава почвы, на которой росли растения, так и от других условий. Чем богаче почва солями и чем суше климат, тем больше золы накапливается в растении, хотя прямой пропорциональности между этими показателями не обнаружено.

Химический состав золы разнообразен. Из табл. 6.1 видно, что семена богаче фосфором и калием, стебли и листья — кремнием и кальцием, клубни и корни — калием. В таблице приведены только элементы, встречающиеся в растениях в наибольших количествах. Детальные исследования более позднего периода показали, что в золе можно найти почти все элементы периодической системы Д. И. Менделеева. Кроме того, многие элементы, находящиеся в земной коре в чрезвычайно малых дозах, накапливаются в растениях в больших количествах.

Таблица 6.1

**Состав золы различных сельскохозяйственных растений,
% от общего количества золы¹**

Объект	Состав золы, %								
	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_2	SiO_2	Cl
Семена									
Пшеница	330,2	0,6	33,5	113,2	0,6	447,9	—	0,7	—
Кукуруза	229,8	11,1	22,2	115,5	0,8	445,6	0,8	22,1	0,9
Клевер	335,3	0,9	66,4	112,9	11,7	337,9	22,4	11,3	11,2
Лен	226,7	22,2	99,6	115,8	11,1	442,5	—	0,9	—
Фасоль	441,5	11,1	55,0	77,1	0,5	338,9	33,4	0,6	11,8
Стебли и листья									
Пшеница	113,6	11,4	55,8	22,5	0,6	44,8	—	667,4	—
Кукуруза	227,2	0,8	55,7	111,4	0,8	99,1	—	440,2	—
Клевер	227,2	0,8	229,3	88,3	0,6	110,7	—	66,2	—

¹ Цит. с изм. по: Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М. : Гос. изд-во сельхоз. литературы, 1958.

Объект	Состав золы, %								
	K ₂ O	Na ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	P ₂ O ₅	SO ₂	SiO ₂	Cl
Лен	334,1	44,4	224,8	115,0	33,7	66,2	—	66,7	—
Гречиха	446,6	22,2	118,4	33,6	—	111,2	—	55,5	—
Сахарный тростник	224,0	22,0	44,0	22,0	—	114,0	22,0	550,0	—
Клубни и корнеплоды									
Картофель	660,0	33,0	22,6	44,9	11,1	116,9	66,5	22,1	33,4
Сахарная свекла	553,1	88,9	66,1	77,9	111,1	112,2	44,2	22,3	44,8

Возник вполне естественный вопрос: «Какие из поглощаемых элементов нужны растению?» В процессе решения этого вопроса был доработан вегетационный метод, впервые примененный французским ученым Ж. Б. Буссенго в 1837 г. **Вегетационный метод** — выращивание растений в стеклянных домиках, оранжереях, теплицах, климатических камерах, фитотронах, в которых создаются определенные условия. Растения выращивают в искусственных условиях в особых вегетационных стеклянных или металлических сосудах, заполненных водой (*водная культура*), песком (*песчаная культура*) или почвой (*почвенная культура*). В зависимости от целей опыта в сосуды вносятся определенные удобрения или питательная смесь. Вегетационный метод стал основным в изучении питания растений.

Большое значение для выяснения роли разных элементов в жизни растения имел *метод водной культуры*, разработанный немецкими физиологами Ю. Саксом и И. Кнопом в 1860—1865 гг. Их работы положили начало *третьему этапу* изучения корневого питания растений. В русской науке большую роль в разработке вегетационного метода сыграли работы К. А. Тимирязева. Придавая большое значение этому методу выращивания растений, ученый много сделал для его популяризации в нашей стране. Он добился сооружения в 1896 г. первого в России вегетационного домика и лично демонстрировал возможности вегетационного метода в Нижнем Новгороде.

И. Кноп, выращивая растения на водных растворах, содержащих различные зольные элементы в разных соотношениях, установил, что растения могут нормально расти и развиваться только при наличии в питательном растворе семи элементов: К, Са, Mg, S, P, N, Fe. Среди этих элементов азот не является зольным, так как при сжигании растения он улетучивается. С другими зольными элементами его объединяет то, что растение поглощает его из почвы, а не из воздуха. Группируя эти элементы попарно в виде кислотных и основных окислов, И. Кноп составил очень простой раствор, который затем был назван его именем и получил широкое распространение. *Питательный раствор Кнопа* содержит в 1 л Ca(NO₃)₂ — 1 г; KN₂PO₄ — 0,25 г; MgSO₄ — 0,25 г; KCl — 0,125 г и FeCl₃ — 0,0125 г.

Этот раствор используют и в настоящее время благодаря следующим его свойствам:

- 1) он *универсален*, т.е. пригоден для выращивания растений любых видов;

- 2) содержит *все* необходимые элементы в доступной форме;
- 3) это *разбавленный* раствор, имеющий низкий осмотический потенциал, поэтому вода легко поступает в корневые системы;
- 4) одно- и двухвалентные ионы *уравновешены* (см. подпараграф 6.2.3);
- 5) рН раствора около 7.

В течение многих лет на этом и похожих на него питательных растворах удавалось выращивать прекрасные растения, поэтому все остальные элементы, даже входящие в состав золы, были признаны ненужными.

Однако постепенно стали накапливаться факты, показывавшие, что многие из этих лишних элементов играют весьма важную роль в жизни растения. Решению этого вопроса помогло дальнейшее усовершенствование методов очистки химических реактивов от примесей и получение химически чистых веществ. При выращивании растений на питательном растворе Кнопа, приготовленном из таких химически чистых солей, оказалось, что начавшие развиваться проростки скоро гибнут.

В начале XX в., используя бидистиллированную воду, химически чистые соли и сосуды из кварцевого стекла, ученые доказали необходимость для растений также марганца, меди, бора, цинка, молибдена, хлора, натрия и др. В отличие от элементов раствора Кнопа, которые не оказывают вредного действия на растения при общей концентрации питательного раствора 200–300 мг/л, эти элементы при концентрации выше 0,1–0,5 мг/л угнетают рост растений.

Азот, сера, фосфор, кальций, магний и калий называли **макроэлементами**. Марганец, медь, бор, цинк, молибден, хлор, натрий и некоторые другие элементы, угнетающие рост растения при концентрации выше 0,1–0,5 мг/л, получили название **микроэлементов**. Данное деление на микро- и макроэлементы условно, поскольку оно определяется количеством вещества, вносимого в виде удобрения в почву или в питательный раствор.

В настоящее время существует и другой принцип деления элементов на макро- и микроэлементы, основанный на их концентрации в растении по отношению к молибдену (табл. 6.2).

Таблица 6.2

Содержание минеральных элементов в тканях растений¹

Элемент	Концентрация, мкмоль/г сухого вещества	Относительное число атомов по сравнению с молибденом
Макроэлементы		
N	1000	1 000 000
K	250	250 000
Ca	125	125 000
Mg	80	80 000
P	60	60 000
S	30	30 000
Si	30	30 000

¹ Цит. с изм.: Epstein E. The anatomy of silicon in plant biology // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. V. 91. P. 11–17.

Элемент	Концентрация, мкмоль/г сухого вещества	Относительное число атомов по сравнению с молибденом
Микроэлементы		
Cl	3	3000
Fe	2	2000
B	2	2000
Mn	1	1000
Na	0,4	400
Zn	0,3	300
Cu	0,1	100
Ni	0,002	2
Mo	0,001	1

Все элементы, входящие в состав питательного раствора, являются *одинаково необходимыми* для растений, отсутствие хотя бы одного из них приводит к остановке развития и к гибели растения. В 1937 г. Д. Арнон и П. Стоут, ввели **критерий необходимости элемента**: необходимый элемент должен быть включен в метаболизм, и при его отсутствии в среде растение не может пройти весь цикл развития. На рис. 6.1 видна огромная разница в развитии растений, выращиваемых на полной питательной смеси и на смеси, лишенной одного из элементов. Эта разница в развитии зависит также от содержания этого элемента в семени и потребности в нем растения.

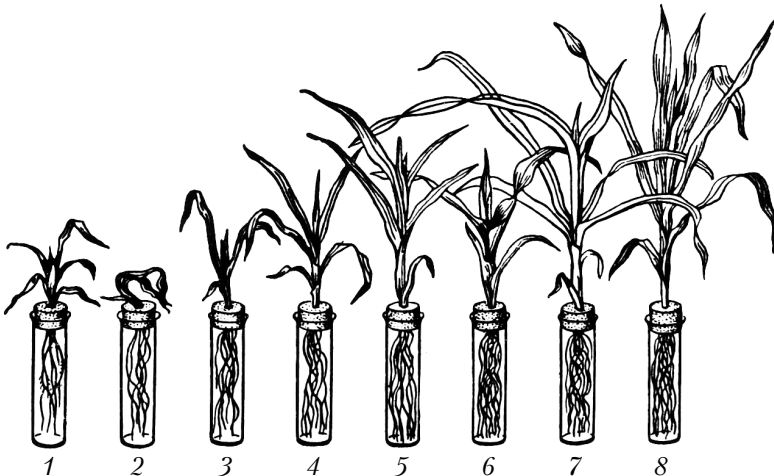


Рис. 6.1. Выращивание растений на полной питательной смеси и с исключением отдельных элементов (водная культура):

- 1 — дистиллированная вода; 2 — все соли, кроме калия; 3 — кроме кальция; 4 — кроме азота; 5 — кроме фосфора; 6 — кроме магния; 7 — кроме железа; 8 — полная питательная смесь

Выращивая растения на полном питательном растворе и с исключением отдельных элементов, И. Кноп доказал, что зеленое растение на свету само может синтезировать все необходимые органические вещества из минеральных, т.е. является *абсолютным автотрофом*. Растения хорошо усваивают необходимые элементы из минеральных солей.

Почему же внесение в почву навоза и других органических веществ вызывает увеличение урожая? Во-первых, органические соединения улучшают структуру почвы, что влияет на ее водный и воздушный режим. Во-вторых, ими питаются почвенные бактерии и грибы, способствующие их минерализации. **Минерализация** — это разложение органических веществ с образованием минеральных неорганических соединений. В результате минерализации органических веществ CO_2 и элементы возвращаются в атмосферу, почву и воду.

Роль микроорганизмов в питании растений была выяснена в опытах, проведенных в стерильных условиях. Выращивание проростков или взрослых растений на питательной среде без микроорганизмов получило название **стерильной культуры**. Впервые метод стерильных культур был разработан в 1931 г. в СССР в лаборатории Д. Н. Прянишникова. Было показано, что корневые системы растений в стерильных условиях прекрасно поглощают растворимые минеральные соли, входящие в состав питательной смеси, и некоторые органические соединения, например аминокислоты. Более сложные нерастворимые органические вещества в отсутствие микроорганизмов не поглощаются растениями.

Широкое использование в физиологических исследованиях вегетационного метода привело к его модификации и развитию. Так, был разработан метод выращивания растений без почвы на искусственных питательных растворах, получивший название **гидропоника**. Наиболее распространены *водно-гравийные* культуры: растения выращивают в огромных сосудах с гравием, по которым течет с определенной скоростью питательный раствор. Вместо гравия можно употреблять другие материалы (гранулированный полиэтилен, вермикулит), не вступающие в химические реакции с веществами питательного раствора.

Метод выращивания растений без почвы, при котором корни находятся во влажном воздухе и периодически опрыскиваются мелкими каплями питательного раствора, получил название **аэропоника** (воздушной культуры). Использование этих методов дало возможность создавать лучшие условия не только для питания растений, но и для дыхания корней.

В настоящее время при выращивании растений для научных целей используются **фитотроны** — специальные помещения, в которых регулируются температура и влажность воздуха, свет и другие факторы внешней среды. В последние годы на смену сложным стационарным фитотронам все чаще приходят компактные экономически эффективные **климатические камеры**. Использование фитотронов для сельскохозяйственных технологий нерентабельно из-за больших энергетических затрат и высокой себестоимости продукции.

Помимо выращивания на питательных растворах целых растений, ученые в середине XX в. разработали методы выращивания на питательной среде в стерильных условиях изолированных клеток, тканей или отдельных органов растений. Эти методы получили название **культуры изолированных тканей**, или **органов** (культуры *in vitro*). Благодаря этим методам изучение минерального питания растений значительно упростилось.

В XX в. началось изучение механизмов поглощения. Теория переносчиков Э. Эпштейна и других (Е. Epstein, 1966) и теория П. Митчелла (1961)

позволили обосновать новые механизмы поглощения и транспорта веществ. В настоящее время наука о минеральном питании растений имеет следующие главные направления: поглощение ионов из среды и их ассимиляция, функции элементов, регуляция минерального питания и взаимодействие органов в распределении элементов питания.

6.1.2. Физиологическая роль макроэлементов

Как и другие факторы внешней среды, элементы минерального питания играют в растительном организме *субстратную* и *регуляторную* роль. Субстратная роль элементов заключается в том, что они входят в состав органических веществ, являющихся, в свою очередь, строительным материалом клетки и ее органелл. Как составная часть мембран, ферментов, электронтранспортных цепей дыхания и фотосинтеза, аппарата синтеза белка элементы минерального питания регулируют скорость основных функций растения. Рассмотрим физиологическую роль каждого элемента.

Азот является важным элементом питания, который часто лимитирует рост растений, так как требуется растению в наибольших количествах. Он входит в состав любой аминокислоты и, следовательно, в состав всех белков, составляющих важнейшую часть протопласта и, в частности, являющихся компонентами любой мембраны. Белки находятся также в межфибриллярных полостях клеточных стенок. Азот входит в состав нуклеиновых кислот, АМФ, АДФ, АТФ, коферментов, фосфолипидов, хлорофилла и других соединений. Таким образом, азот — составная часть любой органеллы клетки. Азот участвует в образовании амидов, полиаминов. Последние влияют на структуру хроматина, нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток и обладают защитными (протекторными) свойствами.

Регуляторная роль азота обусловлена, прежде всего, тем, что *ферменты* являются белками, поэтому снабжение растения этим элементом может влиять на скорость химических реакций, а следовательно, и на скорость физиологических процессов. Недостаток азота тормозит *рост* побегов, что приводит к сокращению фотосинтезирующей поверхности. Молодые тополя сбрасывают до 32% листьев, если содержание азота в листьях падает с 3,4 до 1,8%. Рост корней в длину при дефиците азота сначала усиливается, но задерживается их ветвление. Ускорение роста корней в длину при недостатке азота имеет большое приспособительное значение: быстро растущий корень скорее пройдет в почве зону с недостаточным содержанием элемента. Хорошо обеспеченные азотом растения могут не цвести, а только вегетировать, развивая при этом большую вегетативную массу. Азот может сильно повлиять на урожай, если он вносится в период максимального роста.

У растений, испытывающих недостаток азота, изменяются и *темпы развития* — однолетние и двухлетние растения раньше зацветают, а многолетние, наоборот, дольше вегетируют.

При дефиците азота у большинства видов растений обнаруживается *хлороз* — нижние листья сначала становятся бледно-зелеными, затем — желтыми с красно-фиолетовыми жилками и быстро засыхают. Это вызвано

нарушением синтеза хлорофилла. В молодых листьях такие симптомы появляются позже, поскольку азот может поступать в них из более старых листьев. Пожелтение *нижних* листьев показывает, что в этом случае происходит реутилизация данного элемента.

Реутилизация (от лат. *utilis* — полезный и *re* — снова, обратно) — повторное использование элемента минерального питания, т.е. содержащиеся недостающий элемент вещества в старых листьях разрушаются, образующиеся продукты транспортируются в меристемы и там используются при образовании новых листьев. Если элемент не способен к реутилизации, то первыми будут желтеть и отмирать верхние листья.

При недостатке азота накапливаются углеводы, которые не могут быть использованы для синтеза аминокислот и других азотных соединений. В этом случае углеводы используются для синтеза *антоцианов*, поэтому листья краснеют.

Уменьшение содержания хлорофилла вызывает снижение интенсивности *фотосинтеза*. В результате равенство скоростей фотосинтеза и дыхания наступает при большей освещенности, т.е. у растений развивается *светолюбие*. Недостаток азота тормозит отток сахарозы из листьев в другие органы, что также может снизить интенсивность фотосинтеза.

У растений, испытывающих дефицит азота, увеличивается интенсивность *транспирации*, так как уменьшается количество связывающих воду белков. В результате в клетках возрастает относительное количество свободной воды, что и вызывает усиление транспирации. Свободные аминокислоты, а также нитрат-анион, входящие в состав клеточного сока, влияют на его осмотический потенциал, а значит, и на поступление воды в клетку. Следовательно, обеспеченность растений азотом влияет на *оводненность тканей*.

Недостаток азота, вызывающий торможение роста клеток и нарушающий их водный обмен, может привести к формированию мелких листьев с большим количеством устьиц и проводящих пучков на единице листовой поверхности. Такая структура листьев называется *ксероморфной*, поскольку она типична для растений сухих мест — ксерофитов (см. гл. 3).

Если испытывающие недостаток азота растения получают его *поздно*, то возникают различные морфологические и биохимические нарушения. Например, у злаков происходит дополнительное кущение, поэтому ко времени уборки зерно не успевает созреть на всех побегах, и качество урожая снижается. У сахарной свеклы уменьшается сахаристость, так как для синтеза сахаров и для восстановления азота нужны АТФ и НАДФН. Между этими процессами возникают конкурентные отношения. В данном случае АТФ, НАДФН будут использованы для восстановления азота. Позднее внесение азотных удобрений вызывает снижение сахаристости и у сахарного тростника, так как азот стимулирует возобновление интенсивного роста стеблей, для чего может использоваться сахар, уже отложенный в запас.

Избыточное внесение азота уменьшает количество боковых корней, вызывает ухудшение плодообразования, например у авокадо, снижает рост деревьев в высоту, а травянистые растения отличаются интенсивной зеленой окраской листьев.

Итак, регулируя количество азота, поступающего в растение, можно управлять ростом и развитием, изменять интенсивность транспирации, фотосинтеза, а также влиять на анатомию и морфологию растения.

Фосфор (в виде фосфата PO_4^{3-}) входит в состав нуклеиновых кислот (ДНК, РНК), которые, соединяясь с белками, образуют хроматин, рибосомы и другие нуклеопротеиды ядра и цитоплазмы, в состав АМФ, АДФ, АТФ, коферментов (НАД, НАДФ), сахарофосфатов. Как составная часть фосфолипидов он входит в клеточные мембраны.

Концентрация фосфора в цитозоле поддерживается на уровне 5–10 мМ независимо от концентрации во внешней среде. Концентрация фосфора в вакуоли сильно варьирует — быстро увеличивается при улучшении фосфорного питания и снижается даже до нуля при фосфатном голодании. Максимальная концентрация в вакуоли обычно не превышает 25 мМ.

Регуляторная роль фосфора связана с тем, что содержащие его НАДН, НАДФН, КоА и другие вещества играют центральную роль в обмене веществ. Различные фосфорсодержащие соединения являются акцепторами CO_2 в темновых реакциях фотосинтеза (РуБФ, ФЕП), промежуточными продуктами C_3 -цикла, пентозофосфатного окислительного пути дыхания, гликолиза. Двух- и одноосновные соли фосфорной кислоты участвуют в создании *осмотического потенциала* клеточного сока.

Богатые энергией фосфорные соединения (АТФ, АДФ, ГТФ и др.) играют особую роль в *энергетическом обмене* клетки. Свободная фосфорная кислота нужна для фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. Следовательно, без фосфора невозможны ни фотосинтез, ни дыхание. Как и азот, фосфор участвует во всех физиологических процессах. При сильном фосфорном голодании функцию донора энергии в цитозоле может выполнять ФФ_n , что во многом определяет адаптацию. Еще одна очень важная функция фосфора — *фосфорилирование (дефосфорилирование) белков* с помощью протеинкиназ и фосфатаз (см. параграф 1.2). Присоединение фосфата к молекуле белка вызывает изменение ее формы, а следовательно, и ферментативных, рецепторных или регуляторных свойств. Фосфорилирование белков регулирует экспрессию генома, синтез РНК и белка, деление и дифференцировку клеток и другие процессы (см. параграф 2.6).

В клетке всегда есть запас ортофосфорной кислоты либо в свободной форме (иногда до 50% всего ее количества), либо в форме фитина. Фитин — это фосфорный эфир 6-атомного спирта инозита. Во время засухи растение не может активно поглощать вещества из почвы, поэтому использует фосфор фитина.

При *недостатке* фосфора задерживается рост надземных органов и формирование плодов, так как нарушаются дыхание и фотосинтез. Образуются более узкие листья. Молодые листья становятся сине-зелеными, а старые начинают желтеть от краев к центру, появляются небольшие участки мертвой ткани (*некротические пятна*). Постепенно листья засыхают. Как и при недостатке азота, корни сначала растут в длину быстрее, потом их рост замедляется, и они буреют. Из-за торможения гликолиза и цикла Кребса в клетках корней образуется меньше АТФ и оксокислот, являющихся акцепторами аммиака, поэтому значительно уменьшается поглощение

азота, менее интенсивно идет синтез аминокислот и белков, что вызывает торможение роста. Уменьшение количества оксокислот тормозит и темное поглощение CO_2 корнями, так как эти кислоты являются его акцепторами. На рост побегов и листьев дефицит фосфора влияет меньше, чем дефицит азота. Недостаток фосфора снижает интенсивность фотосинтеза сильнее, чем недостаток других макроэлементов. При дефиците фосфора интенсивнее формируется микориза (см. параграф 6.2), усиливается реутилизация из старых листьев и уменьшается его запас в вакуоли.

При недостатке фосфора наблюдается *аномальный круговорот сахаров* в растении: возникающие в процессе фотосинтеза углеводы сначала транспортируются в корень, а потом возвращаются обратно в лист, так как без фосфора в корнях не происходит гликолиз. Пасока в этом случае сладкая, в ней много сахаров.

Нарушения разных функций, возникающие из-за недостатка фосфора, иногда необратимы. Позднее внесение фосфора может вызвать отравление растений.

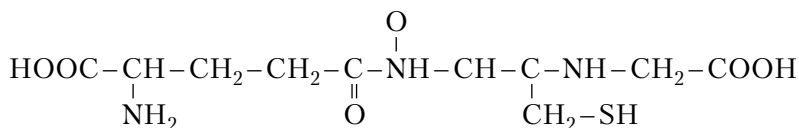
Сера входит в состав аминокислот цистеина и метионина, а также глутатиона, липоевой кислоты, биотина, витамина B_1 и коферментов, например ацетила-КоА. Последний участвует в синтезе и распаде жирных кислот, окислительном декарбоксилировании пирувата, синтезе белков, гормонов и других химических реакциях. Высокоэнергетическую тиоэфирную связь с ацильными группами кислот образует SH-группа кофермента А.

Почти все белки содержат серу, в том числе белки, участвующие в фотосинтезе и дыхании. Например, четыре SH-группы, хелатируя атом железа, образуют железо-серные центры в белках — компонентах электронтранспортных цепей.

В аминокислотах сера находится в восстановленном виде как сульфгидрильная группа ($-\text{SH}$), от которой легко отрывается водород. При окислении двух молекул цистеина они соединяются с помощью так называемого *серного мостика*, и образуется цистин (см. рис. 1.30). Серные мостики влияют на третичную структуру белковой макромолекулы; они часто обеспечивают взаимодействие между белковыми компонентами ферментов и их простетическими группами. Белок с такими коферментами, как НАДН или ФАДН, связывают SH-группы. Взаимное превращение цистеина в цистин влияет на окислительно-восстановительный потенциал клетки и, следовательно, на работу ферментов.

Липоевая кислота, содержащая два атома серы, является простетической группой дигидролипоил-трансацилазы.

Глутатион — пептид, состоящий из остатков трех аминокислот (гликокола, цистеина и глутамата).



Глутатион содержится во всех живых клетках и играет важную роль в обмене веществ, так как является сильным восстановителем и очень легко

окисляется. Следовательно, он участвует в поддержании окислительно-восстановительного потенциала в клетке. Обычно он находится в восстановленном состоянии, в этом случае ферменты активны. Если глутатион окисляется, ферменты переходят в неактивное состояние в результате образования дисульфидных связей по радикалам цистеиновых остатков.

Сера является важным элементом для биосинтезов не только в восстановленной форме, но также и в форме сульфата. Сульфат содержится в сульфолипидах, которые составляют около 5% липидов тилакоидных мембран. Серу содержат многие растительные масла, например горчичное и чесночное.

Токсичные вещества, образуемые в растении или поглощенные ими, могут обезвреживаться в результате взаимодействия с глутатионом. Глутатион защищает растение от гербицидов, переводя их в нетоксичные формы. Глутатион является важным антиоксидантом, предшественником фитохелатинов, которые участвуют в детоксикации тяжелых металлов (см. гл. 9). При стрессовых ситуациях увеличивается синтез и содержание восстановленного глутатиона. И злаки, и широколиственные деревья с высоким содержанием глутатиона более устойчивы к гербицидам.

Глутатион — запасная и транспортная форма органической серы у растений; при прорастании семян он транспортируется в развивающиеся корни и побеги, из зрелых листьев — в молодые листья и корни, при созревании плодов — из листьев в плоды. Между ксилемой и флоэмой происходит обмен глутатионом.

Многие *симптомы дефицита серы* аналогичны симптомам, которые наблюдаются при недостатке азота: хлороз, торможение роста и синтез антоцианов. Причина такого сходства заключается в том, что, как и азот, сера является постоянным компонентом белков. Однако в отличие от азота, недостаток серы вызывает хлороз в молодых, а не в старых листьях. Повреждение начинается с верхушки растений. У растений, испытывающих недостаток серы, желтеют проводящие пучки, в то время как паренхима между ними остается зеленой. Затем на листовой пластинке, начиная с ее основания, появляются красноватые пятна мертвых тканей. Поскольку сера входит в состав витамина B_1 , сильно влияющего на рост корней, то при ее недостатке быстро снижается скорость роста корневой системы.

Кальций составляет 0,5—1,5% от сухой массы растения. В зрелых тканях его содержание может достигать 10%. В надземных органах его больше, чем в корнях.

Между компартментами клетки он распределен также *неравномерно*. В цитозоле его мало, примерно 10^{-7} мМ, что на три-четыре порядка ниже, чем в других компартментах.

Кальций входит в состав мембран. Его ионы (Ca^{+2}) соединяют отрицательно заряженные головки фосфо- и гликолипидных молекул с отрицательно заряженными радикалами белковых глобул. Так кальций *стабилизирует структуру мембран*, поэтому его присутствие необходимо для их нормального функционирования. При выращивании растений в среде с недостатком кальция увеличивается проницаемость мембран, и они перестают быть барьерами, препятствующими свободной диффузии ионов.

Кальций содержится в хромосомах, являясь вместе с магнием связующим звеном между ДНК и белками. Он постоянно содержится в хлоропластах, митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме. Без кальция митохондрии или разрушаются полностью, или нарушается их структура. Пластиды менее чувствительны к недостатку кальция. В рибосомах кальций обнаружен в незначительных количествах. Вместе с калием кальций участвует в движении устьиц. По мере старения клетки он переходит в клеточный сок, где образуются кристаллы оксалата кальция. Кальций входит в состав срединных пластинок и клеточных стенок в виде пектата кальция, поэтому он необходим для делящихся и растягивающихся клеток. Входя в состав оксалата кальция, он участвует в обратимых превращениях щавелевая кислота \leftrightarrow \leftrightarrow щавелево-кислый кальций, которые *регулируют кислотность* в клетке.

Основные запасы кальция находятся в митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме и в вакуоли (от 1 до 10 мМ); цистерны аппарата Гольджи и везикулы тоже могут содержать его запас. В вакуоли кальций находится в виде солей фосфата, карбоната, органических кислот или в соединении с танинами.

Являясь вторичным мессенджером, кальций участвует в передаче полученного клеткой раздражения к геному. Действие любого раздражителя на клетку вызывает освобождение кальция из депо и выбрасывание его в цитозоль. Именно это кратковременное увеличение концентрации ионов кальция в цитозоле является первым этапом в восприятии клеткой внешнего воздействия (см. параграф 1.6). В результате активируются многие ферменты (липазы, АТФазы, протеинкиназы). Итак, в клетке в ответ на действие разных раздражителей увеличивается концентрация кальция в цитозоле, что является Са-сигналом передачи информации.

Как известно, ионы кальция тормозят разборку микротрубочек и активируют сократительные белки. Последнее влияет на движение и вязкость цитоплазмы, митотическую активность клетки. Вызываемое кальцием увеличение вязкости цитоплазмы легко обнаружить, наблюдая за изменением формы плазмолизирующегося протопласта: если плазмолитик содержит кальций, то долго наблюдается вогнутый плазмолиз (см. рис. 1.6). При большей вязкости цитоплазмы медленнее идут физиологические процессы, что увеличивает устойчивость клетки к неблагоприятным условиям внешней среды.

Кальций необходим для синтеза *каллозы* — полисахарида клеточной стенки ситовидных трубок, участвующего, по-видимому, в регуляции транспорта веществ по флоэме.

Содержание кальция в органеллах регулируется с участием Са⁺²-помп и Са⁺²-каналов. Поступление кальция в цитозоль происходит пассивно по каналам, а удаление — активно с участием помп.

Са-каналы подразделяются на потенциалзависимые и рецепторуправляемые. В плазмалемме клеток, особенно корней, и замыкающих клеток устьиц обнаружены каналы, активируемые при деполяризации и гиперполяризации плазмалеммы. На тонопласте обнаружены каналы, активирующиеся при гиперполяризации, и медленный Са-канал, активирующийся при деполяризации мембраны. В мембране ЭПР тоже есть потенциал- и рецепторуправляемые каналы.

Са-АТФазы подразделяются на Са-АТФазы, стимулируемые и нестимулируемые кальмодулином. На тонопласте, кроме Са-АТФазы, находится $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ -антипортер.

Ca^{2+} -помпы выполняют несколько важных функций:

1) поддерживают низкий уровень кальция в цитозоле; низкая концентрация кальция в цитозоле — необходимое условие для выполнения им функции *вторичного мессенджера* при передаче информации;

2) содействуют накоплению кальция в вакуоли и ЭПР, откуда он может возвращаться в цитозоль;

3) участвуют в формировании кальциевого сигнала (см. параграф 1.6).

При *недостатке* кальция наблюдаются изменения структуры хромосом и нарушения митотического цикла, в результате чего сильно повреждаются меристемы. От дефицита кальция в почве прежде всего страдают корни: стенки клеток ослизняются, корневые волоски не образуются. При недостатке кальция резко усиливается поглощение магния, а при рН 4,0 выделяется калий.

Дефицит кальция в корнеобитаемой среде ослабляет работу корня как нижнего концевой двигателя водного тока, уменьшается количество выделяемой пасоки. Одновременно у растений уменьшается интенсивность транспирации и фотосинтеза, нарушается синхронность в движении устьиц, снижается устойчивость к неблагоприятным условиям. Недостаток кальция затрудняет прорастание пыльцы.

Кальций реутилизируется хуже, чем азот и фосфор; из старых органов не реутилизируется.

Калий присутствует во всех клетках и органеллах в концентрациях, превышающих концентрации других ионов, но даже в больших концентрациях он не токсичен. Накопление калия в растении зависит от его содержания в почве, но всегда его в надземных органах больше, чем в корнях.

Концентрация калия в цитозоле составляет 100—120 мМ, в митохондриях и хлоропластах — 100—250 мМ, в вакуоли его концентрация варьирует от 10 до 200 мМ и может достигать 300—500 мМ в замыкающих клетках открытого устьица, клетках, связанных с тургорными движениями, и растягивающихся клетках. Концентрация калия в клетке часто может быть в 1000 раз больше, чем в окружающей среде.

Калий не входит в состав ни одного из органических веществ клетки; 70% его находится в *свободной*, ионной, форме, остальные 30% адсорбируются на поверхности белковых молекул, образуя с ними нестойкие соединения. Следовательно, калий играет в клетке лишь *регуляторную роль*.

Изменяя конформацию белковых молекул, калий *активирует многие ферменты* темновой фазы фотосинтеза и дыхания (гексокиназу, пируваткиназу, ацетил-КоА-синтетазу, ферменты цикла Кребса), а также ферменты, участвующие в синтезе белка (пептидилтрансферазы) и полисахаридов (крахмалсинтазу). Поскольку калий необходим для образования ди- и полисахаридов, его много в корнеплодах сахарной свеклы, стеблях сахарного тростника, клубнях картофеля, топинамбура, крахмалистых семенах, где идет синтез этих веществ. Много калия содержится в меристемах, где интенсивно синтезируются белки, так как он нужен для при-

соединения тРНК к рибосоме при трансляции. Калий влияет на превращения и передвижения углеводов по растению, что можно объяснить его действием на амилазу и фруктофуранозиду, активность которых при недостатке элемента сильно падает.

Калий нейтрализует минеральные и органические анионы. Ионы калия участвуют в поддержании *величины* рН в листьях. При восстановлении нитрата в цитозоле клеток листа образуются ионы OH^- , и калий остается неуравновешенным. В результате цитозоль подщелачивается, что активизирует ФЕП-карбоксилазу и синтез малата. Калий и малат возвращаются по ситовидным трубкам в корни, а калий может вернуться в ксилемный ток или по флоэме транспортироваться в кончик корня. Следовательно, ионы калия играют важную роль во флоэмном транспорте веществ.

Калиевые насосы — главный механизм устьичных движений. Как вы уже знаете, устьица открываются и закрываются при изменении тургора, вызванного интенсивным транспортом ионов калия между замыкающими клетками устьиц и примыкающими к ним клетками эпидермы. Когда устьица открыты, замыкающие клетки содержат больше ионов калия. Влияя на величину тургорного давления, калий регулирует также движение листьев, лепестков, листочков околоцветника (настические движения; см. параграф 7.4).

От концентрации калия сильно зависят величина корневого давления и осмотического потенциала ксилемного сока. Следовательно, для поступления воды растению нужно поглотить огромные количества калия.

В отличие от кальция, калий *снижает вязкость* цитоплазмы, повышая ее оводненность, что доказывается уменьшением времени плазмолиза (быстрее наступает выпуклый плазмолиз). Недостаток этого элемента в тканях может привести к увяданию растения, а его повышенное содержание — к увеличению тургора в клетках. Меньшая вязкость цитоплазмы благоприятствует синтезу и внутриклеточному транспорту веществ, но понижает устойчивость к неблагоприятным внешним условиям.

В ответ на любое раздражение не только кальций поступает в цитозоль из депо, но и калий выделяется из клетки в результате увеличения проницаемости мембран. Это приводит к увеличению вязкости цитоплазмы и, следовательно, устойчивости. Таким образом, изменение соотношения калия и кальция в клетке является одним из факторов регуляции ее *устойчивости*. Калий уходит из тех органов, которым грозит повреждение.

Чем моложе растение или его орган, тем больше в нем калия. Максимальное содержание калия в растении зарегистрировано к моменту цветения. В опадающих листьях содержится очень мало калия, тогда как многие другие элементы, и в частности кальций, остаются в них в больших количествах.

Отсутствие прочной связи между калием и составными частями клетки обуславливает способность этого элемента легко передвигаться из одного органа растения в другой. Он способен к *многократной* реутилизации. Как азот или фосфор, калий транспортируется из старых листьев, по мере того как снижается их физиологическая активность, в более молодые части растения, в которых идет интенсивный синтез органических веществ или быстро делятся клетки. Особенно много калия в меристемах и клетках