# Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений

Введение

Физиология растений - биологическая наука, изучающая общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов.

В китайском языке термин «физиология» обозначается тремя иероглифами, которые переводятся на русский язык как «познание сущности жизни».

Предметом физиологии растений являются не столько отдельные элементарные события, сколько сложные интегральные физиологические процессы, исследование функционирования которых на различных уровнях организации системы позволяет максимально близко подойти к пониманию сущности живого, особенно в экстремальных условиях, когда «жизнь находится на грани жизни».

Физиология растений изучает процессы поглощения растительными организмами минеральных веществ и воды, процессы роста и развития, цветения и плодоношения, корневого (минерального) и воздушного (фотосинтез) питания, дыхания, биосинтеза и накопления различных веществ, совокупность которых обеспечивает способность растения строить своё тело и воспроизводить себя в потомстве.

Раскрывая зависимость жизненных процессов от внешних условий, физиология растений создаёт теоретическую основу приёмов и методов повышения общей продуктивности растительных организмов, питательной ценности, технологического качества их тканей и органов. Физиологические исследования служат научной основой рационального размещения растений в почвенно-климатических условиях, наиболее полно соответствующих их потребностям.

Начав своё развитие как наука о почвенном питании растений, физиология растений после открытия фотосинтеза, а также законов сохранения материи и энергии всё больше включала в поле своего зрения воздушную среду и свет как основные материальные и энергетические источники существования растений.

1 (6). Превращения органических веществ в семенах масличных культур при их созревании

Основными запасными веществами семян масличных растений являются жиры, содержание которых в семенах подсолнечника, льна, конопли, горчицы составляет 30-50%. Синтезируются жиры из углеводов, которые поступают в семена из листьев, стеблей и элементов соцветия. Качество масла изменяется в процессе созревания семян: как правило, в нем усиливается синтез ненасыщенных кислот. Основными белками семян масличных культур являются альбумины и глобулины. Это хорошо сбалансированные по аминокислотному составу белки, имеющие высокую питательную ценность. Общее количество белков в семенах составляет 15-30%. Во время созревания в семенах масличных растений происходят два конкурирующих процесса - образование белков из аминокислот, а также синтез жиров из углеводов. В условиях дефицита влаги синтез последних веществ ослабляется, в результате в семенах повышается концентрация белков. Как более энергоемкий процесс, синтез белков замедляется сильнее при меньшем поступлении световой энергии к растениям. При возделывании масличных растений в условиях повышенной влажности и умеренных температур в их семенах образуется больше полиненасыщенных жирных кислот. Многие масленичные культуры во время формирования и налива семян интенсивно поглощают корнями фосфор и калий. При недостатке этих минеральных элементов в почве снижается накопление жиров в семенах.

Установлено, что исходный материал, из которого построены органические соединения, входящие в состав семян большинства масличных культур, поступает в семена из вегетативных органов растения. Движение ассимилятов из вегетативных органов в семена и последующий синтез и накопление запасных веществ представляют собой сложный физиолого-биохимический процесс.

Материалом для образования жирных кислот, ацилглицеринов и других липидов, отлагаемых в запас в растениях, служат соединения, поступающие туда из вегетативных органов в виде растворов. Это подтверждается тем, что в вегетативных органах до цветения растения и в первые периоды созревания накапливается значительное количество подвижных водорастворимых соединений - белковых веществ, углеводов и органических кислот. По мере созревания эти соединения переходят в семена. К концу созревания семян в стеблях и листьях масличных растений подвижные углеводы (глюкоза и сахароза), как правило, почти полностью исчезают, содержание крахмала не превышает долей процента, а также резко уменьшается содержание органических кислот. Это служит показателем того, что для синтеза в семенах начинают использоваться углеводные продукты «раздревеснения»- гидролиза полисахаридов стебля и соцветия, которые в виде подвижных углеводов или более простых соединений поступают в семена. При сокращении фотосинтеза из-за уменьшения поверхности листьев наблюдается также реутилизация белков - деградация их молекул с образованием низкомолекулярных продуктов, которые перемещаются в семена и там включаются в соединения, откладываемые в запас.

В процессе формирования семян на растении различают несколько периодов. Образование семян начинается после оплодотворения. Этот период называется также эмбриональным, так как после его окончания зародыш, отделенный от материнского растения, уже способен дать слабый жизнеспособный росток.

В первом периоде заканчивается дифференциация зародыша с одновременным ростом содержания масла в ядре. Во втором периоде растет крупность семян при медленно повышающейся масличности ядра. Уборочная спелость семян характеризуется снижением влажности семян. После достижения уборочной спелости семена и плоды становятся пригодными для технологического использования в промышленности в качестве масличного сырья. Хотя морфологически созревание семян к этому времени практически заканчивается, физиолого-биохимические процессы в семенах протекают еще достаточно интенсивно и могут в зависимости от создающихся внешних условий приводить к глубоким качественным изменениям в живом организме семян.

2 (17). Практическое использование в растениеводстве гиббереллинов и цитокининов

Для многоклеточных организмов характерен тип регуляции, который связан с взаимодействием между отдельными клетками, тканями или даже органами. Для осуществления такой координации в организме вырабатываются гормоны. Гормоны растений получили название фитогормоны - вещества, вырабатывающиеся в процессе естественного обмена веществ и оказывающие в ничтожных количествах регуляторное влияние, координирующее физиологические процессы.

Гиббереллины - группа гормонов растений, регулирующих рост и разнообразные процессы развития такие как: удлинение стебля, прорастание семян, цветение, проявление пола. Гиббереллины заметно усиливают вытягивание стебля и у многих нормальных растений. Так, высота стебля у многих растений под влиянием опрыскивания гиббереллином увеличивается примерно на 30-50%. Существует определенная зависимость между скоростью роста стебля растений и содержанием гиббереллинов. Так, содержание гиббереллинов и ход роста стебля конопли хорошо коррелируют друг с другом. Это свойство позволяет некоторым исследователям считать гиббереллин гормоном роста стебля. С ростом стебля и выходом растения из розеточного состояния (стрелкованием) связано влияние гиббереллина на зацветание длиннодневных растений в условиях короткого дня.

Показано значение гиббереллинов для образования столонов у картофеля.

Гиббереллины, подобно ауксинам, участвуют в разрастании завязи и образовании плодов. Гиббереллины накапливаются в почках при выходе из покоящегося состояния. В соответствии с этим обработка гиббереллином вызывает прерывание покоя у почек. Сходная картина наблюдается на семенах.

В ряде случаев при действии гиббереллина возрастает общая масса растительного организма. Таким образом, он способствует не перераспределению питательных веществ, а общему их накоплению. На свету влияние гиббереллина, внесенного извне, сказывается сильнее. Все это указывает на значение гиббереллина для регуляции процесса фотосинтеза. Так как гиббереллины вызывают резкое ускорение роста зелёной массы, применение их должно сопровождаться усилением питания растений.

Гиббереллины применяют в практике растениеводства для повышения выхода волокна конопли, льна, сахарного тростника; для увеличения размеров ягод у бессемейных сортов винограда, ускорения плодоношения томатов, для повышения урожайности трав, стимуляции прорастания семян (обработка гиббереллинами нарушает состояние покоя тканей и оказывает стратифицирующее действие на семена) и др. Опрыскивание в концентрации 25 мг/л повышает урожай зеленой массы кормовых бобов. Увеличивается продуктивность растений, возделываемых для получения зеленой массы. Однако урожай семян при этом снижается. Обработка в концентрации 50 мг/л сортов винограда с функционально-женскими цветками вызывает образование бессемянных плодов и повышение их урожая.

С помощью обработки гиббереллином можно прерывать период покоя клубней картофеля, а также семян некоторых растений. В ряде случаев обработки гиббереллином заменяет процесс стратификации семян. Гиббереллин заметно ускоряет процесс прорастания семян ячменя, что используется в пивоваренной промышленности при получении солода.

Гиббереллины сокращают ювенильный период у ряда хвойных растений. Обработка этим фитогормоном молодых хвойных деревьев способна ускорять образование стробилов.

Действие цитокининов, как и других фитогормонов, многофункционально. Цитокинины в первую очередь оказывают влияние на деление клеток, хотя в некоторых случаях могут регулировать и их растяжение. Особенно ярко влияние цитокининов на процессы деления проявляется на культуре изолированных тканей. Цитокинины также оказывают влияние на направление дифференциации клеток и тканей. Так, на стеблевом каллусе табака показано их участие в органообразовании.

Цитокинины способствуют пробуждению и росту боковых почек. В опытах К. Тиманна обработка пазушных почек растворами кинетика устраняла тормозящее влияние верхушечных почек, вызывая их рост. В этом случае цитокинины являются как бы антагонистами ауксинов, которые задерживают рост боковых побегов (апикальное доминирование).

Цитокинины задерживают старение листьев. Одним из показателей процесса старения является разрушение хлорофилла. Так, если срезанные листья выдерживать во влажной атмосфере, они постепенно желтеют. Анализы показывают, что в них происходит разрушение хлорофилла и белка. Обработанные кинетином листья остаются в течение долгого времени зелеными. Кинетин не только задерживает распад белка и хлорофилла, но и стимулирует синтез этих соединений (омолаживающее влияние). Нельзя не отметить, что такое же омолаживающее влияние на листья проявляется при их укоренении. Это является еще одним доказательством, что цитокинины вырабатываются в корнях.

Влияют цитокинины и на закладку и развитие генеративных органов. При обработке цитокининами ускоряется зацветание многих растений, причем в этих процессах цитокинины действуют совместно с гиббереллинами. Важную роль играют цитокинины и в формировании пола у цветка. Они способствуют закладке женских цветков у огурца, шпината, кукурузы, конопли.

Цитокинины способствуют прерыванию покоя спящих почек древесных культур, клубней, семян некоторых растений. Именно на этом свойстве основано применение цитокининов для повышения всхожести долго хранившихся семян.

Участвуют цитокинины в регуляции обмена веществ уже закончивших рост органов. Кинетин, например, задерживает процессы старения и распада.

В ряде исследований отмечается, что обработка растений цитокининами повышает устойчивость к различным неблагоприятным условиям среды. Неблагоприятные факторы среды - засуха, затопление, низкие температуры, засоление - резко замедляют поступление цитокининов с пасокой в надземные органы. Побеги в результате замедляют рост, листья быстро стареют. Обработка цитокининами растений, находящихся в стрессовой обстановке, значительно улучшает их состояние, а в случае затопления - полностью устраняет неблагоприятные последствия. Подобно гиббереллинам, цитокинины способствуют выходу из покоящегося состояния спящих почек, семян, клубней. Как уже говорилось, цитокинины образуются в корнях и у клубненосных растений, передвигаясь акропетально, вызывают утолщение столонов и образование клубней.

Есть целый ряд направлений, где применение цитокининов может принести большую пользу. Например, при размножении генетически ценных сортов сельскохозяйственных и древесных растений используют культуру каллусных тканей. Так, на стеблевом каллусе табака показано их участие в органообразовании. Разрабатываются методы выращивания больших масс каллусных тканей лекарственных растений и для получения препаратов, необходимых в медицине. Другой пример: для оздоровления пораженных вирусной инфекцией культур (картофеля, земляники, гвоздики и т.д.) целые растения выращивают из меристем стеблевого конуса нарастания, клетки которого не содержат вирусов. Как при получении дифференцированной каллусной ткани, так и для поддержания функциональной активности изолированных тканей и органов обязательным используется цитокинин наряду с ауксином. Синтетические цитокинины могут использоваться для получения более кустистых форм растений, для торможения старения, для повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, для сдвига выраженности пола в женскую сторону.

Итак, с помощью цитокининов можно:

) регулировать рост и морфогенез изолированных тканей. Это приобретает все большее практическое значение, поскольку таким путем удается получить большое количество тканей, содержащих определенные лекарственные вещества, а также получить чистые линии (одного генетического потомства) в селекции;

) вызывать рост боковых побегов, снимая апикальное доминирование;

) задерживать процессы старения, повышать устойчивость растений к неблагоприятным условиям;

) усиливать женскую сексуализацию растений.

3 (33). Вынужденный покой: физиолого-биохимические изменения растений в период подготовки к покою, биологическое значение покоя

Рост растений не является непрерывным процессом. У большинства растений время от времени наступают периоды резкого замедления или даже почти полной приостановки ростовых процессов, периоды покоя.

Покой растений - такое состояние, при котором видимый рост их не происходит. Способность переходить в состояние покоя выработалась у растений в процессе эволюции. В покоящееся состояние может вступать как растительный организм в целом, так и отдельные его части (семена, корни, клубни). В некоторых случаях растительный организм может находиться в растущем состоянии, а отдельные почки - в покоящемся (спящем).

Однако покой - это не только защитная реакция организма против неблагоприятных условий. Растения переходят в покоящееся состояние и при наличии всех условий, необходимых для роста. Временная приостановка ростовых процессов характерна и для тропических растений, несмотря на благоприятные условия в течение целого года. Если растение не прошло периода покоя, в последующем темпы роста его снижаются, ухудшается плодоношение. После периода покоя рост растений усиливается. Таким образом, в период покоя происходят определенные изменения, подготавливающие последующий рост. Все сказанное позволяет считать, что период покоя - не только приспособление к неблагоприятным условиям, но и необходимое звено онтогенеза растений.

Вынужденный покой - покой растений, полностью обусловленный внешними факторами. Переход растения или его отдельных органов в покоящееся состояние, прежде всего, является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий.

В большинстве районов земного шара наблюдается периодическое наступление времен года, неблагоприятных для растений. В этих случаях растение сохраняет жизнеспособность лишь при условии перехода в состояние покоя.

В безводный период на юге (летние засухи) растения переходят в покой. Он способствует перенесению растениями засухи. В средней полосе зимой снижается температура; растения на это также отвечают покоем, который в данном случае является формой перенесения растением неблагоприятных условий зимы.

Обычно вынужденный покой наступает у древесных растений в конце зимы, задолго до распускания почек. Вынужденный покой вызывается продолжающимися холодами, хотя растение уже готово к росту.

В период покоя большинство физиологических процессов в растении приостанавливается, а некоторые из них прекращаются. В то же время в растении происходят биохимические процессы, характерные для состояния покоя.

Переход в покоящееся состояние часто сопровождается утратой отдельных органов или даже целых побегов. Листопадные растения осенью сбрасывают листья или все надземные органы и переходят в состояние полного покоя. Корневая система, находясь в более благоприятных условиях температуры, продолжает расти до глубокой зимы, а иногда и дольше. Именно в таком состоянии многолетние растения переживают зимний период. Таким образом, переход растения в покоящееся состояние предохраняет его от гибели под влиянием мороза или сильной засухи. Как только этот фактор изменяется в благоприятном направлении, ростовые процессы возобновляются.

Период вынужденного покоя характеризуется отсутствием в клетках явления обособления протоплазмы, плодовые, ягодные и орехоплодные растения возобновляют рост при перенесении их в комнату. Этот период начинается с момента выхода растений из состояния глубокого покоя и продолжается до начала набухания почек. Однако растения в это время еще находятся в закаленном состоянии, хотя их реакция на повышение температуры воздуха резко возрастает.

В начале периода вынужденного покоя все еще наблюдается высокий уровень содержания различных комплексных соединений, способствующих связыванию воды, созданию более прочной структуры протоплазмы клеток и поддержанию их устойчивости к морозам. Однако дневное повышение температуры воздуха (особенно в солнечную погоду) резко снижает устойчивость растений. При одинаковом темпе повышения среднесуточной температуры воздуха скорость распада высокомолекулярных соединений на низкомолекулярные в пасмурную погоду меньше, чем в солнечную.

Обычно переход из состояния глубокого покоя в вынужденный начинается у яблони 20-23 марта, у вишни, груши, сливы, смородины, крыжовника - 3-9 марта, а у малины - 25-28 февраля и продолжается у всех пород до 12-17 апреля. Продолжительность периода вынужденного покоя колеблется в пределах 20-23 дней (яблоня), 38-40 дней (вишня, груша, слива, смородина, крыжовник) и 45-50 дней (малина). Продолжительность вынужденного покоя весьма тесно связана с температурным режимом воздуха. В среднем выход плодовых и ягодных растений из состояния вынужденного покоя происходит при среднесуточной температуре воздуха 3-4°С, лишь у смородины при 2,5°С.

Регулирование процессов покоя имеет практическое значение в растениеводстве. Когда семена не прорастают из-за наличия твердой оболочки, то хорошие результаты дает механическое перетирание (с песком) или обработка сильными химическими реагентами (серная кислота, ацетон, спирт). Нарушение твердой оболочки семян с помощью различных воздействий называют скарификацией. Для того чтобы проросли семена, находящиеся в состоянии глубокого покоя, необходимо их подвергнуть определенным воздействиям, в частности выдержать при пониженной температуре (стратификация). При этом семена в большинстве случаев должны быть во влажном состоянии. Для семян некоторых растений необходимо подсушивание. Так, всхожесть семян кукурузы возрастает по мере того, как в них падает содержание воды. Подсушивание необходимо для прорастания семян томатов. Как уже упоминалось, семена некоторых растений требуют облучения светом. Особенное значение имеет красный свет. Показано, что понижение температуры и освещение красным светом повышают содержание гиббереллинов и цитокининов.

4 (47). Биохимические процессы, происходящие при послеуборочном дозревании семян

Послеуборочное дозревание семян - это биохимический процесс, протекающий в свежесобранных семенах и ведущий к их физиологической зрелости, т.е. способности давать нормальные всходы. Свежесобранные семена не способны прорастать сразу же после уборки, если их не подвергнуть различной предпосевной подготовке. Послеуборочное дозревание сопровождается сложными биохимическими превращениями (завершение синтеза белков и др.) с участием ферментов. До окончания дозревания семена имеют пониженную всхожесть или не прорастают совсем. При правильном хранении в зерновой массе не происходят нежелательные физиологические процессы, а, напротив, в первый период хранения свежеубранного зерна происходит его дальнейшее дозревание, которое заключается в повышении жизнеспособности семян, их всхожести и энергии прорастания. Отмечается также улучшение технологических качеств в небольших пределах: повышается качество сырой клейковины в зерне пшеницы, увеличивается выход масла при переработке маслосемян. Комплекс сложных биохимических процессов в зерне и семенах при хранении, приводящих к улучшению их посевных и технологических качеств, и получил название послеуборочного дозревания.

Способность к прорастанию появляется у семян задолго до наступления технической спелости. У одних растений (рожь, рис) период послеуборочного дозревания семян укорачивается, у других (озимая пшеница, овёс ) - увеличивается. В первом случае послеуборочное дозревание семян тем быстрее, чем выше их спелость, во втором - наоборот. Послеуборочное дозревание семян ржи длится всего несколько суток после уборки, большинства хлебных культур - 2-6 недель, табака, хлопчатника и ряда сорных растений - 3-7 мес.

Длительность послеуборочное дозревание семян зависит от вида растений, от сорта с/х культуры, условий созревания, а также хранения и проращивания. Так, у озимой пшеницы в северо-западных районах страны она может колебаться от 12 до 60 дней, в южных - от 10 до 20 дней. Из полевых культур наиболее длительный период дозревания семян у овса, короче - у пшеницы, ячменя, ржи, наиболее короткий (почти не заметен) - у кукурузы. Зерно до окончания периода дозревания семян обладает также плохими хлебопекарными качествами. Установлено, что свежесобранные семена зерновых культур, льна и др. хорошо прорастают при низких температуpax. Так, при температуре 11-13°С семена ряда пшениц полностью прорастают сразу после сбора или после 2-недельного хранения, при 19-20°С - только после 3-4-недельного хранения, при 25°С - через 2-3 мес.

Для районов с влажной осенью предпочтительны сорта с длительным периодом послеуборочного дозревания семян, т.к. они устойчивы к прорастанию в поле. Послеуборочное дозревание семян проходит наиболее успешно в сухих условиях, особенно с применением кратковременного прогревания при температуре 30-40 °С. Сырая и холодная погода, например, в Сибири, часто затрудняет послеуборочное дозревание семян. Установлено, что в период послеуборочного дозревания в них снижаются кислотность и энзиматичная активность, а простые углеводы и азотистые вещества переходят в более сложные. В процессе послеуборочного дозревания происходят уменьшение содержания в зерне водорастворимых веществ, постепенное снижение активности ферментов, сокращение интенсивности дыхания, а также синтез сложных химических веществ (белков, крахмала, жиров). В результате зерно становится физиологически зрелым и вступает в состояние покоя, приобретая повышенную устойчивость при хранении.

Послеуборочное дозревание происходит только в том случае, если синтетические процессы в семенах преобладают над гидролитическими. А для этого необходимо, чтобы зерно находилось в сухом состоянии (с влажностью ниже критической). Это главное условие для нормально протекающего процесса дозревания. В свежеубранном зерне с повышенной влажностью преобладание процессов гидролиза приводит не к уменьшению физиологической активности, а к ее дальнейшему росту. Семена не только не улучшают своих посевных качеств, но могут и снизить их. Послеуборочное дозревание в таких партиях зерна не происходит.

5 (61). Прохождение закаливания растениями как процесс приспособления к перенесению неблагоприятных условий среды

растение физиология семя

Закаливание - это обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям, происходящее под влиянием определенных внешних условий.

В результате процесса закаливания морозоустойчивость организма резко повышается. Способностью к закаливанию зависит от вида растения, его происхождения. Растения южного происхождения вообще к закаливанию не способны. У растений северных широт, переживающих значительное понижение температуры, процесс закаливания приурочен лишь к определенным этапам развития. Так, для приобретения способности к закаливанию древесины растения должны закончить процессы роста. Одновременно должен произойти отток различных веществ из надземных органов в корневые системы. Если в течение лета у древесных растений процессы роста не успели закончиться, то это может вызвать массовую гибель растений зимой. Аналогичная картина характерна для растений, выращенных при несоответствующем фотопериоде, не успевших завершить летний рост и поэтому неспособных к закаливанию. Исследования показали, что яровые злаки по сравнению с озимыми растут при более пониженных плюсовых температурах, из-за этого в осенний период они почти не снижают темпов роста и не способны к закаливанию. Способность к закаливанию утрачивается весной в связи с началом ростовых процессов. Таким образом, устойчивость растений к морозу, способность пройти процессы закаливания тесно связаны с резким снижением темпов роста, с переходом растений в покоящееся состояние. Показано, что к закаливанию способен лишь организм в целом, при обязательном наличии корневой системы. Всякое нарушение процессов оттока (кольцевание) препятствует закаливанию. Собственно процесс закаливания требует определенного комплекса внешних условий и проходит в две фазы.

Первая фаза закаливания проходит на свету при несколько пониженных плюсовых температурах (днем около 10°С, ночью около 2°С) и умеренной влажности. В эту фазу продолжается дальнейшее замедление и даже полная остановка ростовых процессов. Особенное значение в развитии устойчивости растений к морозу в эту фазу имеет накопление сахарозы и других олигосахаров. В этих условиях образование сахаров в процессе фотосинтеза идет с достаточной интенсивностью. Вместе с тем пониженная температура сокращает их трату как в процессе дыхания, так и в процессах роста. Более морозостойкие виды и сорта характеризуются большей способностью к накоплению сахаров именно при пониженной температуре. Показано, что накапливающиеся в процессе закаливания сахара локализуются в разных частях клетки: не только в клеточном соке, но и в цитоплазме, органеллах (особенно хлоропластах). Благодаря такому распределению часть сахаров прочно удерживается в клетках.

Влияние сахаров на повышение морозоустойчивости растений многосторонне. Накапливаясь в клетках, сахара повышают концентрацию клеточного сока, снижают водный потенциал. Чем выше концентрация раствора, тем ниже его точка замерзания, поэтому накопление сахаров стабилизирует клеточные структуры, в частности хлоропласты, благодаря чему они продолжают функционировать. Процесс фотофосфорилирования продолжается даже при отрицательных температурах. Особенное значение имеет защитное влияние сахара на белки, сосредоточенные в поверхностных мембранах клетки. Защитное действие сахаров проявляется только в том случае, если происходит при одновременном понижении температуры. Имеются данные, что сахара повышают устойчивость именно специфических белков, образующихся при пониженной температуре.

Влияние света в первую фазу закаливания не ограничивается увеличением накопления сахаров, помимо этого свет оказывает регуляторное влияние. Это подтверждается тем, что этиолированные растения не способны к закаливанию даже при обогащении их сахарами. Высказывается предположение, что на свету в листьях образуется какой-то фактор, который транспортируется в узлы кущения и вызывает повышение их устойчивости. В первую фазу закаливания происходит также уменьшение содержания свободной воды. Излишняя влажность почвы (дождливая осень) препятствует прохождению процесса закаливания. Чем меньше в клетках и тканях содержание воды, тем меньше образуется льда и тем меньше опасность повреждения. К концу первой фазы закаливания клетки растений переходят в покоящееся состояние. Происходит процесс обособления цитоплазмы, что, в свою очередь, снижает возможность ее повреждения образующимися в межклетниках кристаллами льда.

Особенно интенсивно перестройка обмена веществ протекает в период второй фазы закаливания. Вторая фаза закаливания протекает при дальнейшем понижении температуры (около О°С) и не требует света. Прежде всего происходит дальнейшее новообразование специфических, устойчивых к обезвоживанию белков. Опыты показали, что в присутствии ингибиторов синтеза белка процесс закаливания не происходит. В относительно больших количествах накапливаются водорастворимые белки, отличающиеся менее крупными молекулами, но большей устойчивостью к обезвоживанию. Важное значение имеет изменение межмолекулярных связей белков цитоплазмы. При обезвоживании, происходящем под влиянием льдообразования, происходит сближение белковых молекул. Связи между ними рвутся и не восстанавливаются в прежнем виде из-за слишком сильного сближения и деформации белковых молекул. В связи с этим большое значение имеет наличие сульфгидрильных и других гидрофильных группировок, которые способствуют удержанию воды и препятствуют сближению молекул белка. Перестройка цитоплазмы способствует увеличению ее проницаемости для воды. Благодаря более быстрому оттоку воды уменьшается опасность внутриклеточного льдообразования.

Не для всех растений необходимо протекание процессов закаливания в две фазы. У древесных растений, обладающих достаточным количеством сахаров, сразу протекают изменения, соответствующие второй.

Таким образом, в процессе закаливания возникает морозоустойчивость, которая определяется рядом изменений. Чем больше развитие указанных признаков у отдельных видов и сортов растений, тем выше их морозоустойчивость. Повышение морозоустойчивости растений имеет большое практическое значение.

6 (72). Анатомические и физиолого-биохимические показатели устойчивости растений к затоплению

Особенностью затопления, как стресс-фактора, является сочетание высокой оводненности и нарушение кислородного режима в корнеобитаемой зоне. Доступ кислорода к корням растений затрудняется (гипоксия) или совсем прекращается (аноксия). При длительном затоплении в почве развиваются анаэробные процессы, преимущественно маслянокислое и другие виды брожения, происходит подкисление околокорневой среды, накапливаются С02, СН4, органические кислоты, спирты и другие соединения, многие из которых ядовиты для корней растений.

При затоплении тормозится прорастание семян, снижается поглощение воды, ингибируется процесс экссудации. Нарушение водного обмена растений проявляется в снижении оводненности и возрастании водного дефицита. Резко падает поглощение ионов через корни. В результате в надземных органах обнаруживается недостаток питательных веществ. Наблюдается задержка роста растений.

Однако некоторые растения, хорошо переносят недостаток кислорода в почве. Наиболее приспособлены к недостатку кислорода такие группы растений, как гидрофиты, болотные, растения ветландов и виды, произрастающие на плотных почвах.

Уникальной культурой по устойчивости к затоплению является рис, который обычно выращивается на затопляемых анаэробных почвах. Возможность произрастания растений в условиях переувлажнения (к гипо- и аноксии) обеспечивается, во-первых, поддержанием содержания кислорода в тканях, близкого к нормальному уровню; во-вторых, приспособлениями, позволяющими осуществлять обменные процессы при пониженной концентрации кислорода в среде.

Сохранению необходимого уровня кислорода в тканях способствуют разнообразные анатомо-морфологические изменения. Происходит укорачивание и утолщение корней, образование дополнительной поверхностной корневой системы. В первую очередь тормозится рост первичных корней, тогда как в придаточных корнях ростовые процессы продолжаются. В большинстве случаев вновь появившиеся корни проявляют отрицательный геотропизм, направляя свой рост в поверхностные слои почвы, более богатые кислородом. Разрастается основание стебля, что обеспечивает закладку дополнительных придаточных корней и проводящих пучков. У большинства растений при затоплении возрастает общий объем газовых полостей, что способствует транспорту кислорода из атмосферы к затопляемым органам. Приводятся данные, что у водных растений около 50% объема листа, как правило, занято газовым пространством. Развивается вентиляционная сеть межклетников, воздухоносные полости (аэренхима), которые составляют непрерывную систему, по которой воздух транспортируется из надземных частей растений в корни.

Существенную роль в обеспечении кислородом корневой системы имеют листья. Даже в условиях нормальной аэрации до 25% кислорода поступает в корни за счет транспорта его из надземной части. У древесных растений аналогичную функцию выполняют чечевички. Все эти приспособления способствуют тому, что растение получает возможность избежать действия неблагоприятного фактора. Однако система транспорта и накопления кислорода не всегда оказывается эффективной и поэтому важным являются физиолого-биохимические приспособления, обеспечивающие достаточный уровень обмена веществ при пониженной концентрации кислорода. Эти приспособления связаны главным образом с процессом дыхания. Возрастает активность пентозофосфатного пути дыхания с окислением образующегося в ходе его НАДФН. Увеличивается значение гликолитического пути распада глюкозы. Возрастает роль эффективной работы системы детоксикации продуктов анаэробного распада (этиловый спирт, молочная кислота), что подразумевает удаление этих веществ или включение в обмен.

Так, у устойчивых к кислородному дефициту растений не наблюдается чрезмерного накопления продуктов брожения. Это достигается не только за счет предотвращения их образования. Может происходить выход этанола (и других продуктов) в околокорневую среду или подъем с транспирационным током в надземную часть и выход в атмосферу через листья и чечевички. Кроме того, образующийся этанол может разрушаться с участием алкогольдегидрогеназы.

Показано, что в анаэробных условиях происходит повышение активности этого фермента. В условиях недостатка кислорода существует возможность замены атмосферного кислорода, как акцептора электронов, его аналогами. Такими соединениями в условиях гипоксии являются нитраты. Этот процесс переноса на N03- электронов и протонов, очень схожий с обычным дыханием, получил название нитратного дыхания. Перенос электронов также возможен на жирные кислоты, каротиноиды. Происходят морфологические изменения структуры митохондрий, которые удлиняются, контактируют друг с другом и образуют митохондриальную сеть. Эта перестройка митохондриальных мембран имеет адаптивное значение, поскольку позволяет увеличить поверхность контакта внешней мембраны митохондрии с цитоплазмой и с мембранами ЭПР.

При гипо- и аноксии изменяется количественное содержание и качественный состав белков. Обычно содержание белка снижается в связи с ускорением распада и торможением синтеза. Однако для ряда белков отмечается усиление - синтеза. Так, показано, что при помещении корней кукурузы в анаэробные условия синтез белков тормозится, однако образуется 20 полипептидов. Большинство этих анаэробных белков является ферментами брожения и гликолиза. Предполагается, что сигналом для образования этих белков является кальций, концентрация которого возрастает уже через несколько минут после начала гипоксии.

Это может служить сигналом для образования мРНК, на которой транслируются такие ферменты как алкогольдегидрогеназа и сахарозосинтаза, которая катализирует превращения сахарозы. Также индуцируется синтез белков-ферментов гликолиза, спиртового брожения, азотного обмена (нитратредуктаза, нитритредуктаза), супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и пероксидаза. Три последних фермента входят в антиоксидантную систему (АОС) и обеспечивают защиту от супероксидных радикалов и других АФК, образование которых при дефиците кислорода возрастает. У устойчивых растений увеличение синтеза белков-ферментов происходит в большей степени. Кроме того, у них в меньшей степени снижается синтез белка, что связано с накоплением таких протекторных соединений как полиамины, которые ингибируют активность протеаз. Синтезируются ферменты, связанные с лизисом клеточных стенок и образованием аэренхимы.

Важное значение имеет появление фермента синтеза этилена аминоциклопропанкарбосинтазы (АЦК-синтаза). Этилен активирует синтез анаэробных белков-ферментов, под действием которых могут разрушаться клетки коры корня, что облегчает диффузию кислорода. Этилен влияет на рост стеблей, стимулирует образование придаточных корней.

Многие эффекты этилена связаны с ауксинами, которые при затоплении участвуют в поддержании транспортных процессов, регуляции формирования аэренхимы, придаточных корней. Недостаток 02 приводит к образованию АБК, накопление которой подавляет синтез аэробных белков и индуцирует работу генов, кодирующих анаэробные белки. Под влиянием АБК увеличивается концентрация кальция в цитоплазме, ингибируется рост. Изменения в гормональном балансе зависят от уровня дефицита кислорода, продолжительности действия стресс-фактора, устойчивости культуры, органа. Изменение гормонов при затоплении имеет фазный характер, что соответствует представлениям о течении стресс-реакции.

В первый период изменения гормонов характеризуются резким и значительным отклонением от нормы к минимуму или максимуму с последующим менее резким возвращением к показателям контроля. В дальнейшем (2-я фаза) изменения гормонов носят плавный характер. Таким образом, у растений, произрастающих в условиях переувлажнения, устойчивость к гипо- и аноксии достигается комплексом приспособлений, которые обеспечивают транспорт кислорода в корни, а также необходимые метаболические перестройки.

Большинство культурных растений требовательны к аэрации почвы, поэтому неустойчивы к затоплению и могут произрастать на переувлажненных и заболоченных почвах только после отвода поверхностных вод (мелиорация) или снижении уровня грунтовых вод. Устойчивость зерновых культур к избытку воды в почве можно повысить с помощью обработок растений синтетическими цитокининами (6-БАП), АБК, хлорхолинхлоридом (ССС), никотиновой кислотой или сульфатом марганца. Благоприятным является внесение при затоплении нитратов. Наиболее эффективным является подбор более устойчивых к затоплению видов и сортов сельскохозяйственных растений. Сделаны попытки повышения устойчивости путем получения трансгенных растений. В качестве доноров генов устойчивости используют как растения, способные расти в анаэробной среде (аир), так и бактерии.

7 (94). Изучение физиологии растений при воздействии на них новых стресс-факторов (повышенная концентрация углекислого газа, увеличенный уровень УФ-радиации) в свете глобального изменения климата

Способность растения переносить действие неблагоприятных факторов и давать в таких условиях потомство называется устойчивостью.

Газоустойчивость - это способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в атмосфере вредных газов. К ним относятся газообразные соединения: сернистый газ (SO2), оксиды азота (NO, NO2), угарный газ (СО), соединения фтора и др., углеводороды, пары кислот (серной, сернистой, азотной, соляной), фенола и др., твердые частицы сажи, золы, пыли, содержащие токсические оксиды свинца, селена, цинка и т.д.

Загрязняющие атмосферный воздух компоненты (эксгалаты) по величине частиц, скорости оседания под действием силы тяжести и электромагнитному спектру подразделяют на пыль, пары, туманы и дым. Газы и пары, легко проникая в ткани растений через устьица, могут непосредственно влиять па обмен веществ клеток, вступая в химические взаимодействия уже на уровне клеточных стенок и мембран. Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что ухудшает газообмен листьев, затрудняет поглощение спета, нарушает водный режим. Наиболее сильно газы воздействуют на процессы в листьях. Косвенный эффект загрязнения атмосферы проявляется через почву, где газы влияют на микрофлору, почвенный поглощающий комплекс и корни растений. Кислые газы и кислые дожди нарушают водный режим тканей, приводят к постоянному закислению цитоплазмы клеток, изменению работы транспортных систем мембран (плазмалеммы, хлоропластов), накоплению Са, Zn, Pb, Сu. В этих условиях интенсивность фотосинтеза снижается из-за нарушения мембран хлоропластов. Кроме того, на свету быстро разрушаются хлорофилл а и каротин, меньше - хлорофилл b и ксантофиллы.

В зависимости от механизмов, ее определяющих, газоустойчивость классифицируется как биологическая, анатомо-морфологическая и физиолого-биохимическая.

Под биологической газоустойчивостью следует понимать зависимость устойчивости растений от биологических особенностей (фазы роста и развития, скорости роста, наличия критических периодов), систематического положения и географического происхождения, преадаптации, экологической пластичности, светолюбия и др. Например, крестоцветные более устойчивы, чем бобовые, из бобовых фасоль более устойчива, чем клевер, соя и т.д. Древесные растения (вяз, жимолость, клен) менее устойчивы по отношению к хлору, фтору, закиси азота, чем травянистые. У цветковых повреждаемость листьев зависит даже от их положения на побеге. Культурным растениям свойственна большая чувствительность к загрязнению атмосферы по сравнению с дикими видами.

Анатомо-морфологическая устойчивость связана с особенностями строения растений. Она проявляется в зависимости газоустойчивости растений от некоторых особенностей в анатомо-морфологическом строении листьев, ответственных за интенсивность газообмена и, следовательно, за скорость поглощения токсичных газов. Скорость поглощения газов зависит от числа устьиц, динамики их движения (степени открытия) в течение суток, толщины кутикулы, эпидермиса, толщины губчатой ткани, отношения высоты палисадной ткани к высоте губчатой и объема полостей в губчатой паренхиме. Для устойчивых видов древесных и цветочных растений в отличие от неустойчивых характерны большее число устьиц на 1 мм2 поверхности листа; меньшая длительность и степень открытия их в течение дня; большая толщина кутикулы и наличие различных дополнительных покровных образований; меньшая толщина и вентилируемость губчатой ткани; меньшая величина отношения высоты палисадной ткани к высоте губчатой. Все эти признаки в строении обусловливают снижение газообмена и, следовательно, поглощение вредных, газов. Для газоустойчивых видов характерны признаки ксероморфных черт в строении листьев, а для неустойчивых видов - мезоморфных.

Физиолого-биохимическая устойчивость определяется индивидуальными особенностями метаболизма растений, скоростью протекания биохимических реакций, способностью утилизировать ядовитые вещества, связывать их белками цитоплазмы и т.д. К физиологическим механизмам устойчивости можно отнести состояние покоя у растений, которое выработалось в ходе эволюции как приспособление к перенесению неблагоприятного периода года, характеризующегося низкими температурами или продолжительными засухами. Резкое снижение интенсивности газообмена при одновременном усилении развития покровных тканей обеспечивает зимующим побегам деревьев и кустарников высокую газоустойчивость. Возрастание уровня сахаров, аскорбиновой кислоты, азотосодержащих веществ в листьях также способствуют повышению газоустойчивости. Поддержание ионного баланса и буферных свойств цитоплазмы может быть связано с уровнем в клетках катионов (К+, Na+, Са2+), способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и некоторым другим подобным воздействиям, имеют более высокую газоустойчивость, возможно благодаря способности регулировать водный режим и ионный состав.

Сильнейшим стресс-фактором для растений, как всего живого, является ультрафиолетовое излучение (УФ), под воздействием которого изменяются физиологические и биохимические процессы растительной клетки. Изменения зависят от строения ткани растения, стадии его развития и генотипа. Сказывается на изменениях в растении длительность его облучения и длина волны УФ - излучения. Так под влиянием коротковолнового излучения в растительной клетке поражается ДНК, средневолновое излучение разрушает белки (но в незначительных количествах оно необходимо растениям), длинноволновое же излучение опасно для клеток растений только в больших дозах.

В естественных или экспериментально созданных условиях стрессовое состояние у растений может быть индуцировано повышенным уровнем ультрафиолетового излучения или ионизирующего излучения. Первостепенное значение облучения связано с его влиянием на генетический аппарат клетки. Различные типы излучений могут также непосредственно нарушать многие физиологические процессы: дыхание, фотосинтез, рост активный транспорт, а также ионный баланс и синтез белка. В лучевом поражении клеток большую роль играют образующиеся при радиационном воздействии токсичные продукты окисления биосубстратов и ненасыщенных жирных кислот (радиотоксины). Образующиеся при облучении водорастворимые, а также липоидные радиотоксины взаимодействуют с генетическими структурами и мембранами и, таким образом, играют важную роль в развитии лучевого поражения клетки. Радиотоксины способны активно реагировать с ДНК и действовать на внутренние мембраны клеток, вызывая мутагенные эффекты. При воздействии на мембраны митохондрий возникают нарушения в окислительно-восстановительных процессах, сопряженных с реакциями окислительного фосфорилирования. Предполагается, что липоидные радиотоксины действуют в основном на мембраны, а хиноидные радиотоксины реагируют с ДНК ядра, вызывая нарушение в ней информации.

Первичное действие излучения на генетический материал приводит к разрыву хромосом, в результате чего образуются фрагменты, в затем и перекомбинации, вызывающие появление хромосомных перестроек. Более сильное воздействие радиации приводит к прекращению митозов и сильному повреждению ядер. В настоящий период быстрого развития атомной энергетики все большее внимание привлекает проблема надежности растений и непосредственно устойчивости их к ионизирующему излучению. Основную роль в защите растений от облучения играют репарационные процессы, среди которых выделяют репарацию генетических управляющих систем клетки и репарацию отдельных клеточных структур.

Все механизмы защиты и восстановления не являются специфичными только для растений и поэтому их изучение важно для решения проблемы радиоустойчивости как растений, так и других живых организмов. Устойчивость к УФ излучению, которое обладает слабой проникающей способностью, может быть обусловлена абсорбцией падающей радиации эпидермальными клетками, морфологическим строением растений, которое предохраняет чувствительные клетки, механизмами фоторепарации. Значительную роль в защите растений от УФ играет аккумуляция в вакуоле клетки флавоноидов, абсорбирующих значительную часть УФ радиации.

Растения выработали биохимические защитные механизмы от воздействия больших доз УФ-излучения: они вырабатывают флавоноидные пигменты и другие фенольные соединения, являющиеся его протекторами: флавониды, антоцианы и др. Эти вещества накапливаются в эпидермисе клетки и блокируют до 99% УФ-излучения. Ультрафиолетовое излучение не проникает через оконное стекло, рассеивается тканью, оно не превышает допустимых величин в тени.

Список литературы

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

2.Ловцова Н.М. Физиология растений. Учебное пособие. Ч.2 / Н.М.Ловцова. - Улан-Удэ.: БГУ, 2004. - 59 с.

.Медведев С.С. Физиология растений / С.С.Медведев. - СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2004. - 336 с.

.Полонский В.И. Физиология растений: учеб.пособие / В.И.Полонский. - Красноярск: КГАУ, 2008. - 212 с.

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

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