THE LIFE OF THE GREEN PLANT

Third Edition

ARTHUR W. GALSTON, PH. D. YALE UNIVERSITY
PETER J. DAVIES, PH. D. CORNELL UNIVERSITY
RUTH L. SATTER, PH. D. YALE UNIVERSITY

Prentice — Hall, Inc., Englewood Cliffs,
New Jersey 07632

А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер

Жизнь зеленого растения

Перевод с английского
М. Г. Дуниной
и канд. с.-х. наук Е. И. Кошкина

под редакцией
д-ра биол. наук Н. П. Воскресенской

Москва «Мир»
1983

ББК 28.5
Г 98
УДК 547.962

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.
Г 98 Жизнь зеленого растения: Пер. с англ. — М.: Мир, 1983. — 552 с., ил.

В книге американских ученых рассмотрены практически все стороны жизни зеленого растения: его роль в экономике природы, строение и функции, развитие растений, обмен веществ и его регуляция, гормоны растений, процессы фотосинтеза, питание растений, защита их от болезней и вредителей, взаимоотношения растений и человека.

Предназначена для ботанников широкого профиля, для преподавателей и студентов университетов, сельскохозяйственных и лесных институтов.

Г $\frac{2004000000-267}{041(01)-83}$ 137—83, ч. 1 ББК 28.5

Редакция литературы по биологии

© 1980, by Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J. 07632
© Перевод на русский язык, «Мир», 1983

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Появление настоящей книги — важное событие в биологической литературе. Перевод ее на русский язык весьма своевременен. Наши читатели не избалованы книгами подобного рода, в которых в достаточно концентрированной форме, доходчиво, серьезно и всесторонне, с учетом всех современных знаний рассматривалась бы жизнь зеленого растения, т. е. по существу проблемы физиологии растений. Данная книга восполняет этот недостаток. Несомненно поэтому, что она найдет широкий круг читателей как среди людей, которым по роду их занятий близки вопросы, касающиеся жизни растений, так и среди неспециалистов, интересующихся проблемами биологии вообще. Весь материал книги пронизан той идеей, что знание физиологических процессов, происходящих в отдельных частях растений, взаимосвязи этих процессов в системе целого растения, а также способов адаптации растений к условиям окружающей среды является необходимой предпосылкой успешной практики выращивания растений и повышения их биологической и хозяйственной продуктивности.

Первый автор настоящей книги профессор Иельского университета А. Гэлстон — крупнейший специалист в области роста растений и прекрасный педагог. Его перу принадлежит немало книг по физиологии растений, и в частности два издания весьма удачной, популярной по стилю изложения, но глубокой по содержанию книги «Жизнь зеленого растения». Настоящее, третье, издание книги выигрывает по сравнению с предыдущими, поскольку сотрудничество А. Гэлстона с П. Девисом и Р. Сэттер позволило представить жизнь зеленого растения более многосторонне.

Само название книги определяет границы излагаемого материала. Авторы рассматривают жизнедеятельность только зеленого растения, которому свойствен особый тип питания — синтез органического вещества из двуокиси углерода и воды за счет энергии солнечного света (фотосинтез). Появление этого типа питания внесло кардинальные изменения в природную экономику Земли, так как в процессе фотосинтеза зеленые растения запасают колоссальные количества солнечной энергии, преобразуя ее в энергию химических связей органических веществ. Таким образом, зеленое растение, которое служит первичным источником пищи для всех гетеротрофных организмов, в том числе и

человека, обеспечивает само существование жизни на Земле. Не случайно поэтому авторы в заключительной главе книги приводят примеры активного вмешательства человека в природу зеленого растения с целью повышения его урожайности, что необходимо при прогрессирующем росте населения нашей планеты. Это важно также для преодоления энергетического кризиса в условиях истощения ископаемых энергетических ресурсов.

Все эти вопросы сейчас особенно злободневны для всего человечества. Очень важно, что авторы обсуждают их на основе тех теоретических знаний, которые излагаются во всех предыдущих главах книги. Читая книгу и размышляя над ее содержанием и манерой изложения материала, невольно обращаешься мыслью к блестящим «общедоступным» лекциям К. А. Тимирязева «Жизнь растения» и «Физиология растений и земледелие», опубликованным впервые около 100 лет назад, но не потерявшим своего значения и сейчас. Интуиция и логика этого замечательного ученого помогли ему правильно предугадать многое, что еще не было известно в то время о жизни растений. А главное, он говорил о том, что физиология растений — это научная основа рационального земледелия. Данная книга по существу преследует ту же благородную просветительную цель — познакомить широкого читателя с предметом физиологии растений, пробудить у него интерес к этой науке, составляющей основу современного земледелия. И с нашей точки зрения, авторам удалось этого добиться.

В традиционных для учебников физиологии растений главах книги, в которых обсуждаются строение клетки, фотосинтез, дыхание и общий метаболизм, транспорт веществ, водообмен и минеральное питание, дана характеристика функциональной и структурной организации всех этих процессов с учетом новейших данных и представлений. Особое внимание обращено на непрерывность энергетического и метаболического взаимодействий между различными органеллами и целыми клетками, а также на симпластный и апопластный транспорт веществ. Восемь из 16 глав книги посвящены вопросам регуляции жизнедеятельности растения как единого целого с помощью его гормональной системы и света. В этих главах обсуждаются различные аспекты роста растений, тропизмы, быстрые движения, фотопериодизм, ритмы, состояние покоя и старение. Большое внимание авторы уделяют регуляторному действию света на эти процессы. Свет — его интенсивность, спектральный состав и периодичность — рассматривается как необходимое условие, определяющее рост и всю жизнедеятельность растения. Много места в книге отводится применению регуляторов роста и пестицидов. Оценивая влияние на растения экзогенных физиологически активных веществ, авторы на примерах объясняют, что наблюдаемое иногда неблагоприятное действие этих веществ или полное

отсутствие такого действия обусловлены состоянием самого растения как сложно организованной системы.

В книге изложены некоторые сведения о биологических мерах борьбы с болезнями растений. По мнению авторов, именно эти методы, а также новые приемы селекции (получение плазмид, соматических гибридов на основе слияния протопластов) займут в будущем большое место в физиологии растений при выведении высокоустойчивых продуктивных сортов.

Книга прекрасно оформлена. Многочисленные хорошо выполненные иллюстрации (электронные микрофотографии, рисунки и оригинальные схемы) значительно облегчают усвоение материала. Во многих случаях авторы приводят описание различных методических приемов, снабжая его рисунками, что важно с педагогической точки зрения: читатель сам становится участником эксперимента. По ходу изложения материала в виде вставок даются сведения о механизме биосинтеза белков, хемиосмотической теории Митчелла, ионном транспорте, деталях организации мембран. Хорошим приемом, способствующим запоминанию материала, являются оригинально составленные вопросники, помещенные после каждой главы.

В заключение еще раз хочу повторить, что книга вызовет большой интерес у многих читателей. В первую очередь она нужна физиологам растений и агрономам, но ее с пользой прочтут также биохимики, ботаники и просто любители растений. Несомненно, она послужит прекрасным учебным пособием для студентов и преподавателей биологических и сельскохозяйственных факультетов высших учебных заведений нашей страны.

Перевод книги выполнили М. Г. Дунина (гл. 1—6, 15, 16) и Е. И. Кошкин (гл. 7—14).

Н. П. Воскресенская

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРОВ

Эта книга представляет собой полностью переработанный вариант руководства, признанного в свое время удачным и в последний раз подвергавшегося переработке в 1964 г. Книга дополнена большим количеством нового материала и заново иллюстрирована. Автор первого издания привлек к работе над этим новым вариантом учебника двух своих коллег с иной научной подготовкой, иными экспериментальными навыками, иным опытом и кругозором. Результатом явилось широкое и всестороннее освещение фактов, связанных с жизнью зеленого растения. При этом удалось охватить и темы, обычно незатрагиваемые в книгах по данному предмету. Укажем в качестве примеров физиологию стресса в растительном мире, защиту растений от болезней и вредителей, фитофизиологию в ее связи с сельскохозяйственной практикой и обсуждение вопроса о том, какие растения потенциально представляют для человечества экономический интерес.

Первое издание этого учебника, подготовленное около двадцати лет назад, появилось в то время, когда великое брожение, начавшееся в биологии, требовало от создателей такого рода книг максимальной гибкости. Идя навстречу этому требованию, издательство Prentice-Hall подготовило серию книг — Modern Biology Series, в которую вошли небольшие специализированные издания. Пользуясь этими книгами, преподаватели могли подбирать материал почти для любого курса, как бы этот курс ни строился. Теперь, в иной обстановке и при другом отношении к делу, преподаватели нуждаются уже в более солидных трудах, в которых соответствующий предмет трактовался бы всесторонне. Эта новая книга, у которой объем по сравнению с первым изданием вырос более чем вдвое, по-видимому, способна удовлетворить такую потребность.

С расширением наших знаний в области биологии возрастает наша способность к обобщениям, и многое из того, что еще недавно рассматривалось как материал, пригодный только для курсов повышенного типа, теперь легко может быть включено в элементарный курс. Мы, например, сочли возможным включить в наше руководство значительную часть материала из книги А. Гэлстона и П. Девиса «Control Mechanisms in Plant Development», доведя его до современного уровня; эта книга вышла в 1970 г. и в то время предназначалась в качестве пособия для студентов, специализирующихся по ботанике и физиологии растений. Затем мы попытались как-то выравнять уровни различных частей нашей книги и с этой целью ввели существенные добавления в те главы, предмет которых не нашел отражения в монографии Гэлстона и Девиса. В результате, как нам кажется, получилось исчерпывающее, вполне современное и вместе с тем достаточно элементарное описание жизнедеятельности зеленого растения, легко доступное пониманию даже и при отсутствии у читателя солидной подготовки в области биологии и химии.

Книгу можно с успехом использовать для четырех разных целей:

1. Как учебник для краткого курса физиологии растений или функциональной ботаники. Подобные курсы должны, очевидно, представлять интерес для тех, кто желал бы понять процессы, протекающие в высших зеленых растениях, не занимаясь при этом эволюцией этих растений или их родственными связями с другими типами растений. Особенно ценен такой учебник для студентов сельскохозяйственных институтов, нуждающихся в понимании того, что происходит в растениях, с которыми они имеют дело, но не желающих при этом становиться профессиональными биохимиками.

2. Как учебник по физиологии растений для полного курса ботаники в сочетании с каким-нибудь руководством обзорного типа, вроде книги Харолда Болда «The Plant Kingdom».

3. Как учебник, представляющий ботанический раздел в годовом курсе биологии.

4. Как пособие для неспециалистов, желающих получить представление о жизни зеленых растений, которые нас окружают. В таком контексте читатель должен воспринимать об-

щие объяснения различных жизненных процессов растения, не прибегая ни к соответствующим химическим данным, ни даже к рассмотрению ультраструктуры. Во всех четырех перечисленных случаях вопросы, приведенные в конце главы, рассчитаны на то, чтобы помочь читателю восстановить в памяти главные факты и должным образом оценить важность различных затрагиваемых в главе тем. К каждой главе приложен список рекомендуемой литературы. С его помощью заинтересованный читатель легко может отыскать и другие, более солидные литературные источники.

Зеленое растение — удивительное создание природы. Исследование сложных процессов, из которых слагается его жизнедеятельность, дарило каждому из нас радость на протяжении многих и многих часов. Мы позволяем себе надеяться, что наша книга донесет до читателя хотя бы часть того энтузиазма, который пробуждает в нас этот предмет.

Нью-Хейвен, Коннектикут
Итака, Нью-Йорк

А. Гэлстон
П. Девис
Р. Сэттер

Глава 1

Место зеленого растения в экономике природы

История жизни на Земле, так же как и история самой Земли, начинается с Солнца. Лишь недавно человек сумел овладеть энергией, выделяющейся при взаимодействиях атомных ядер. Если не считать этого, то единственным источником энергии почти для всех форм жизни является Солнце. Любой машине для работы необходим какой-нибудь источник энергии: в часах используется энергия сжатой пружины; на гидроэлектростанции — кинетическая энергия падающей воды; в автомобиле, работающем на бензине, — химическая энергия молекул горючего, высвобождающаяся в процессе их окисления. Необходима энергия и всем живым существам; они также извлекают ее из окисляемого «горючего», называемого в этом случае *пищей.*

Пищевые вещества по своей химической природе очень разнообразны, но некое общее представление об их свойствах мы можем получить, рассмотрев обычный пищевой продукт — простой сахар глюкозу ($C_6H_{12}O_6$), в молекулу которого входят 6 атомов углерода, 12 атомов водорода и 6 атомов кислорода. Все сахара принадлежат к классу *углеводов* — химических веществ, названных так потому, что в их молекуле присутствует углерод, а водород с кислородом входят в нее в том же соотношении (2 : 1), что и в молекулу воды. Глюкоза образуется (с одновременным выделением газообразного кислорода) в реакциях фотосинтеза, протекающих в зеленой клетке, из двух простых веществ — двуокиси углерода и воды. Осуществляются эти реакции благодаря использованию энергии Солнца (рис. 1.1). Энергия, запасенная в молекулах синтезированной глюкозы, может высвобождаться в процессе *дыхания,* при котором глюкоза окисляется до двуокиси углерода и воды. Дыхание, таким образом, представляет собой химический процесс, обратный фотосинтезу.

Когда зеленое растение растет, оно улавливает и запасает солнечную энергию. Питаясь зелеными растениями или мясом животных, которые едят зеленые растения, человек также зависит от Солнца, хотя и не столь непосредственно. Даже автомобили, работающие на бензине, и тепловые электростанции, в топках которых сжигается каменный уголь, потребляют «ископаемую» солнечную энергию, т. е. энергию, уловленную в процессе фотосинтеза организмами, жившими миллионы лет назад.

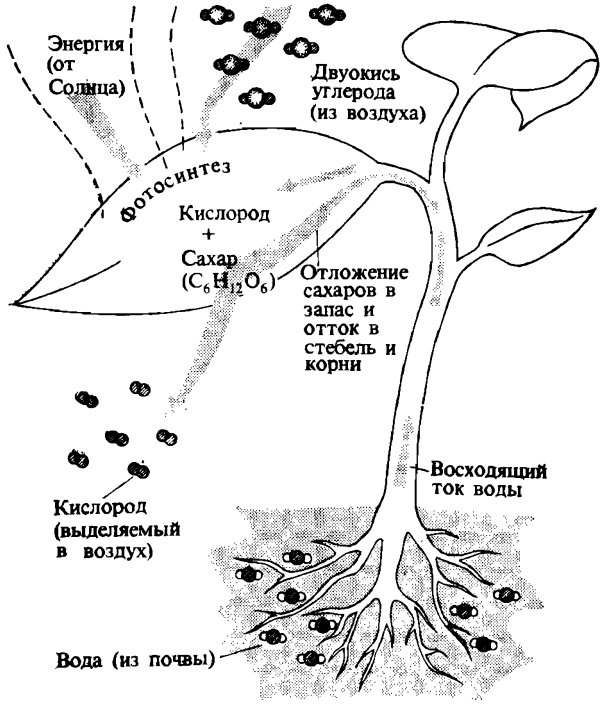


Рис. 1.1. Зеленое растение — главное звено, связывающее человека с солнечной энергией.

Не будь зеленых растений, выполняющих роль преобразователей солнечной энергии, почти вся жизнь на Земле прекратилась бы. Исключение составили бы разве что некоторые бактерии, добывающие необходимую им энергию путем окисления каких-нибудь необычных субстратов, например закиси железа. Однако даже и эти организмы зависят от солнечной энергии при фиксации углерода, который необходим им для построения собственного тела. Впрочем, они в любом случае составляют лишь ничтожную часть всех живых существ, населяющих нашу Землю.

СОЛНЦЕ КАК ТЕРМОЯДЕРНАЯ УСТАНОВКА

С конца второй мировой войны, т. е. с тех пор как были взорваны первые атомные бомбы, человек начал осваивать ту энергию, которая в огромных количествах выделяется при взаимодействиях атомных ядер. Атомная эра началась с воспроизведения реакций *распада*, приводящих к расщеплению тяжелых атомов, таких, как уран, на более легкие и на субатомные частицы. Теперь, однако, в исследованиях по атомной энергии

упор делается в основном на реакции *синтеза*, в которых более мелкие частицы, например протоны (ядра водорода), сливаются с образованием более крупных единиц, например альфа-частиц (ядер гелия). Синтез ядер гелия из ядер водорода — реакция, лежащая в основе водородной бомбы, — изучается в настоящее время также и для того, чтобы найти способы осуществлять управляемый термоядерный синтез и использовать его как источник промышленной энергии.

Солнце — это, в сущности, водородная бомба. Оно представляет собой как бы термоядерный «реактор», в котором из атомов водорода синтезируются атомы гелия; в результате сложной последовательности реакций четыре атома водорода с массой, близкой к 1, сливаются в атом гелия с массой, близкой к 4 (рис. 1.2.):

$$4H \longrightarrow He,$$

причем в качестве промежуточных продуктов в этой последовательности реакций участвуют ядра других атомов. Точная масса каждого из четырех атомов водорода, участвующих в этом термоядерном синтезе, равна 1,008, а точная масса продукта синтеза — атома гелия — равна 4,003. Масса, вступающая в реакцию ($4 \times 1{,}008 = 4{,}032$), оказывается, таким образом, больше массы продукта реакции ($1 \times 4{,}003 = 4{,}003$), а это значит, что приведенное выше уравнение не сбалансировано. Разности масс (0,029) — ее называют *дефектом массы* — соответствует, по закону Эйнштейна, энергия $E = mc^2$, где E — выделяющаяся энергия (в эргах), m — дефект массы (в граммах) и c — скорость света ($3 \cdot 10^{10}$ см/с). Хотя эрг — очень малая единица (одна калория равна $40 \cdot 10^6$ эрг), из формулы Эйнштейна следует, что при превращении в энергию даже самых ничтожных количеств массы высвобождаются большие количества энергии. Согласно оценкам,

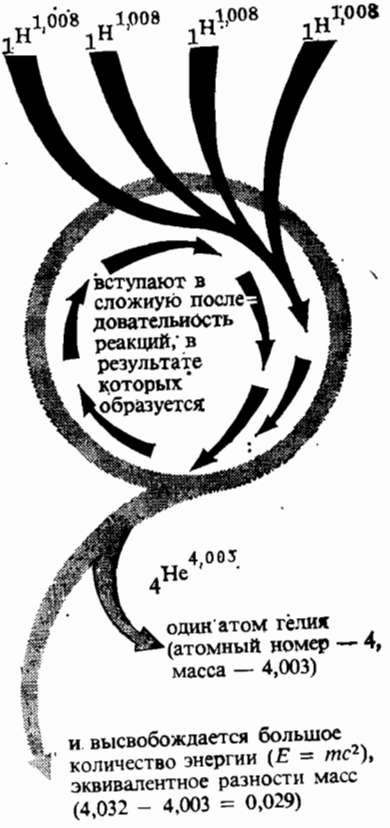


Рис. 1.2. Снитез гелия из атомов водорода.

в недрах Солнца вещество исчезает со скоростью 120 миллионов тонн в минуту, и это сопровождается излучением в космическое пространство колоссальных количеств энергии.

Из всей солнечной радиации поверхности Земли достигает ежегодно около $5{,}5 \cdot 10^{23}$ кал, или 100 000 кал/см^2/год. Примерно одна треть всего этого количества расходуется на испарение воды, так что на фотосинтез и на некоторые другие процессы остается около 67 000 кал/см^2/год. Ежегодно зелеными растениями связывается в процессе фотосинтеза — в виде сахаров — 200 млрд. т углерода из атмосферной CO_2, а это приблизительно в 100 раз превышает массу всего того, что за год производит человек. Однако, хотя фотосинтез — самый распространенный химический процесс на Земле, зеленые растения используют солнечную энергию, вообще говоря, малоэффективно. В среднем по всей земной поверхности на фотосинтез ежегодно затрачивается всего лишь около 33 кал/см^2, т. е. около 1/2000 всей наличной энергии. Правда, эти цифры не очень точно отражают эффективность фотосинтеза, поскольку существенная часть солнечной радиации достигает поверхности Земли в тех местах, где растительность отсутствует. Если включить в расчет только то количество солнечной радиации, которое действительно поглощается зелеными растениями, то общая эффективность фотосинтеза (отношение запасенной лучистой энергии к поглощенной) окажется более высокой — порядка нескольких процентов.

ЛУЧИСТАЯ ЭНЕРГИЯ

Когда в термоядерной «топке» Солнца водород превращается в гелий, энергия высвобождается в форме излучения различных видов. Эти разные виды излучения, образующие непрерывный спектр энергий, различаются по длинам волн (рис. 1.3). Длины волн удобно выражать в *нанометрах* (один нанометр — это миллиардная часть метра, 10^{-9} м). Видимая часть спектра охватывает длины волн от 400 до 700 нм. (У некоторых людей порог восприимчивости со стороны коротких и длинных волн несколько сдвинут, но в качестве средних указанные пределы вполне можно принять.) Нижний предел (400 нм) соответствует сине-фиолетовому концу спектра, а верхний (700 нм) — красному его концу; отдельные цвета спектра располагаются в следующем порядке: фиолетовый, синий, зеленый, желтый, оранжевый, красный. Растения воспринимают излучения почти точно в том же интервале длин волн, что и человеческий глаз, если только не считать некоторых групп бактерий, способных использовать инфракрасные лучи, невидимые для глаза.

В начале нашего века немецкий физик Макс Планк установил, что лучистая энергия существует в виде отдельных «порций», или *квантов* (иначе *фотонов*), и что энергия этих квантов

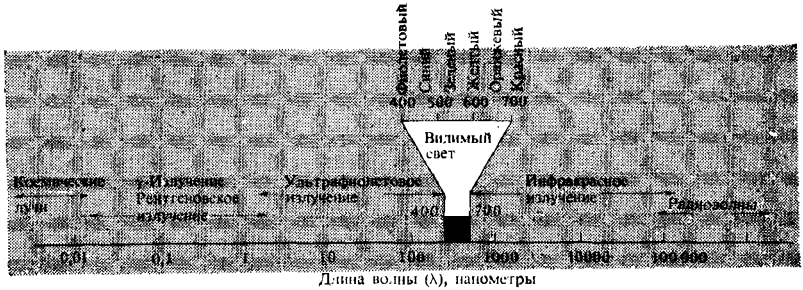


Рис. 1.3. Спектр лучистой энергии, представленный в логарифмической шкале.

прямо пропорциональна частоте излучения. Другими словами:

$$E = h \cdot \nu$$

Энергия кванта — Постоянная Планка — Частота излучения

Поскольку скорость распространения всех видов излучения одинакова ($3 \cdot 10^{10}$ см/с), а произведение частоты излучения на длину волны равно скорости света

$$\lambda \cdot \nu = c,$$

Длина волны — Частота излучения — Скорость света

частота излучения может быть определена по длине волны и наоборот. Ясно, что чем больше длина волны, тем ниже частота и тем меньше энергия квантов. Так, квант ультрафиолетового излучения обладает большей энергией, чем квант синего света, а этот последний в свою очередь несет больше энергии, чем квант красного света.

При соударении с какой-нибудь молекулой квант лучистой энергии может быть поглощен этой молекулой. В результате поглощения энергии молекула переходит в «возбужденное состояние», и в таком состоянии она оказывается способной вступить в реакцию, которая была для этой молекулы фактически невозможной, когда она находилась на более низком энергетическом уровне. Чтобы вызвать определенную химическую реакцию, квант должен обладать энергией, превышающей некую критическую величину, характерную для данной реакции. Кванты рентгеновских и коротковолновых ультрафиолетовых лучей могут, например, выбивать из атомов электроны, превращая атомы в ионы. Кванты видимой области спектра несут меньше энергии и не способны вызывать ионизацию; однако если они поглощаются пигментами хлоропластов, то они могут осущест-

вить превращение CO_2 в глюкозу. Кванты инфракрасного (теплового) диапазона не способны вызвать ни одной из этих реакций, но они могут вызывать другие перестройки молекул, требующие меньших количеств энергии.

Солнечная радиация, весьма сложная по своему составу, достигает поверхности Земли в сильно измененном виде. Например, озоновый слой атмосферы («озоновый щит Земли») интенсивно поглощает ультрафиолетовые лучи. Это весьма благоприятный факт, потому что если бы ультрафиолетовое излучение достигало земной поверхности неослабленным, то оно сильно повреждало бы все живое на нашей планете. В последнее время некоторые ученые высказывают опасения, что озоновый щит Земли может оказаться частично разрушенным в результате деятельности человека, в частности под влиянием выхлопов сверхзвуковых самолетов и вследствие накопления в атмосфере фторорганических соединений, используемых в аэрозольных баллонах. Такой эффект имел бы, конечно, пагубные последствия для жизни на Земле. Инфракрасное излучение Солнца поглощается главным образом присутствующими в атмосфере водяными парами, а также в какой-то степени двуокисью углерода, хотя ее содержание в атмосфере очень невелико; благодаря этому поглощению температура на поверхности Земли поддерживается в пределах, приемлемых для живых организмов. Проходит сквозь атмосферу и достигает поверхности Земли по преимуществу то излучение, которое соответствует видимой и инфракрасной областям. Именно это излучение составляет основу энергетики всех живых систем на Земле. Определенную часть этой лучистой энергии улавливают и запасают в процессе фотосинтеза зеленые растения.

НАСЕЛЕНИЕ ЗЕМЛИ И ПИЩЕВЫЕ РЕСУРСЫ

Мы живем в необычное время. Население Земли, составляющее сейчас уже более четырех миллиардов человек (в 1960 г., когда появилось первое издание этой книги, оно приближалось еще только к трем миллиардам!), растет с невиданной быстротой: ежегодный прирост (рождаемость за вычетом смертности) достигает 1,8% (рис. 1.4). При таком росте населения ежегодно появляется 72 млн. новых едоков. *Ежедневный* прирост составляет около 200 000 человек, а это значит, что *каждую секунду появляются два новых рта, которые нужно кормить* (точнее, 2,3). Более того, растет не только общее число жителей Земли, но увеличивается и ежегодный прирост населения. По мере того как совершенствуется и распространяется здравоохранение, снижается смертность, а следовательно, и *сама скорость* роста населения тоже растет. Мы вправе, таким образом, ожидать, что население Земли будет удваиваться при-

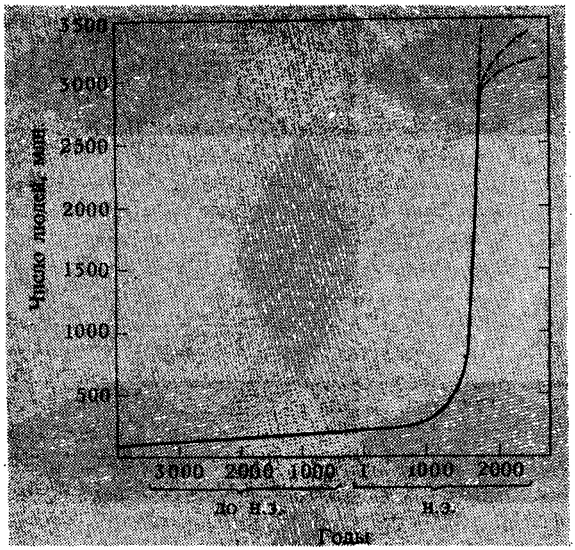


Рис. 1.4. Рост населения Земли.

близительно каждые 35 лет. Если допустить, что такие темпы сохранятся на протяжении ближайшего тысячелетия, то это будет означать, что к его исходу общая масса всех людей на Земле сравняется с массой самой планеты. Очевидно, что-то должно измениться, прежде чем эта «популяционная бомба» погубит всех нас.

Поскольку все животные, а следовательно, и человек снабжаются «метаболическим горючим» за счет солнечной энергии, улавливаемой зелеными растениями, любые расчеты с целью выяснить, сколько людей может прокормить Земля, должны исходить из количества энергии, связываемой в процессе фотосинтеза. Выше мы уже сказали, что ежегодно в процессе фотосинтеза связывается около 200 млрд. т углерода. Можно ли увеличить это количество, и если можно, то насколько? Ясно, что как бы мы ни старались расширить площади наших сельскохозяйственных угодий, даже и геркулесовы усилия вряд ли позволят нам увеличить возделываемые земли более чем вдвое. Однако даже и в этом случае продуктивность не удвоится, потому что лучшие земли давно уже заняты. Оценки продуктивности фотосинтеза по большей части приводят к выводу, что очень существенный вклад в общий итог вносят воды земного шара; не менее 50%, а может быть, и до 80% всего фотосинтеза протекает в морях и в пресных водах. Нельзя ли в таком случае начать «возделывать» моря или, например, выращивать для пищевых

целей различные водоросли в обширных, специально для этого удобряемых «морских огородах»? Правда, пока это представляется нам неосуществимым с экономической точки зрения. Однако со временем, когда мир будет переполнен голодными людьми, нечто подобное может оказаться попросту необходимым. Совершенно ясно, что этот новый тип хозяйствования потребует всех наших ботанических знаний и умений и что им суждено сыграть в этом деле самую важную роль.

Еще один путь к увеличению производства пищи — это улучшение самих растений. В этом направлении уже многого удалось достичь на основе развития агрономической науки и той «зеленой революции», в которой ботаники принимают самое активное участие. Селекционеры создают новые улучшенные сорта культурных растений, и число таких сортов неуклонно растет; фитофизиологи учат нас тому, как следует удовлетворять потребности растений в питательных веществах, как можно соответствующим образом влиять на рост растений и как с помощью специальных химических средств уничтожать сорняки; фитопатологи и энтомологи разрабатывают способы защиты от патогенных грибов и от насекомых-вредителей; почвоведы учат, как сохранять и обогащать сложную почвенную среду — смесь измельченных горных пород, органических веществ и почвенных микроорганизмов; наконец, агрономы заботятся о том, чтобы сельское хозяйство велось достаточно эффективно. Возможно, со временем мы постигнем механизм фотосинтеза настолько хорошо, что научимся регулировать этот процесс и повышать его эффективность в растении или даже успешно осуществлять его вне живой клетки. Новые перспективы, открывающиеся в области дальнейшего улучшения растений, мы еще обсудим ниже, в гл. 14 и 16.

Приходится признать, однако, что, даже если на Земле и будет производиться больше пищи, весь выигрыш от этого все равно сведется на нет неограниченным ростом населения. К чему добиваться удвоения продуктивности сельского хозяйства, коль скоро уже через 35 лет эффект от этих усилий окажется равным нулю, поскольку удвоится и число ртов, которые нужно будет кормить? Совершенно ясно, что рано или поздно человечество вынуждено будет решать вопрос о том, сколько людей может быть обеспечено всем необходимым за счет ресурсов, которыми располагает Земля; а затем потребуется изыскивать способы, которые позволили бы удерживать численность населения на этом уровне. И хотя мы, конечно, столкнемся на этом пути с множеством всевозможных проблем — религиозных, политических и социальных, — росту населения в конце концов будет положен предел либо на основе мирных, сознательно планируемых мероприятий, либо среди насилия и хаоса, порожденных голодом, эпидемиями или войной.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Почти все формы жизни на Земле получают необходимую им энергию прямо или косвенно от Солнца, т. е. от протекающих в нем реакций термоядерного синтеза, в результате которых водород превращается в гелий. В процессе этого синтеза часть массы переходит в энергию, излучаемую в космическое пространство. Небольшая доля этой энергии достигает поверхности Земли и поглощается здесь хлорофиллом и вспомогательными пигментами, содержащимися в зеленых растениях. Сложные химические механизмы в хлоропластах клеток зеленых растений обеспечивают запасание этой энергии в форме углеводов [$C_x(H_2O)_y$], образующихся из двуокиси углерода (CO_2) и воды (H_2O) в процессе *фотосинтеза;* в качестве побочного продукта этого процесса выделяется кислород. Когда затем углеводы окисляются в процессе *дыхания* до CO_2 и H_2O, запасенная в них энергия высвобождается и может быть использована организмом.

Поскольку человек питается или самими зелеными растениями или продуктами животного происхождения, а пищей животным служат те же растения, численность населения Земли ограничивается в конечном счете суммарным количеством накопленных продуктов фотосинтеза. В настоящее время на Земле проживает более 4 млрд. человек. При современных темпах роста населения — около 70 млн. в год — численность населения должна удваиваться примерно каждые 35 лет. Если даже нам и удастся как-то стимулировать рост растений, повысить эффективность фотосинтеза и расширить пахотные земли, то и тогда трудно надеяться на то, чтобы увеличение продуктивности сельского хозяйства поспевало за ростом населения. По этой и по другим причинам в конце концов мы вынуждены будем каким-то образом ограничить численность населения Земли.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Учебники по физиологии растений и биохимии

Bidwell R. G. S. 1979. Plant Physiology, 2nd ed., New York, Macmillan. Основательное и полное изложение предмета с упором на биохимические интерпретации.

Salisbury F. B., Ross C. 1978. Plant Physiology, 2nd ed., Belmont, Calif., Wadsworth. Обзор, написанный в легкой, занимательной форме со многими отступлениями.

Bonner J., Varner J., eds. 1976. Plant Biochemistry, 3rd ed., New York, Academic Press. Сборник статей, принадлежащих специалистам в разных важных отраслях биохимии растений.

Krogmann D. W. 1973. The Biochemistry of Green Plants, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall. Доступное и последовательное изложение биохимии растений.

Goodwin T. W., Mercer E. I. 1972. Introduction to Plant Biochemistry, Oxford, Pergamon Press. Описание растения с точки зрения биохимика.
Goldsby R. A. 1967. Cells and Energy, New York, Macmillan. Основы химии и биохимии — книга, особенно полезная для начинающих.

Обзоры, отражающие успехи в области физиологии растений

Annual Review of Plant Physiology, Stanford, Calif., Annual Reviews, Inc. Включает около 15 разделов, выходит с 1950 г. Содержит обширный список литературы с общими указателями, которые помогают начинающему ориентироваться в новейшей литературе.
Encyclopedia of Plant Physiology. 1976 and later. New Series, Berlin-Heidelberg-New York, Springer. Каждый том посвящен какому-нибудь одному разделу физиологии растений и дополняет современными данными тома, опубликованные в 50-х гг. Когда серия будет завершена, в ней будут подробно рассмотрены все темы, представленные в книге «Жизнь зеленого растения».

Растения, пищевые ресурсы и сельское хозяйство

Food and Agriculture. 1976. Scientific American, 235 (3), 30—196. Полный выпуск содержит 12 статей, посвященных проблемам и перспективам сельского хозяйства.
Abelson P. H., ed. Food: Politics, Economics, Nutrition and Research, Washington D. C., American Association for the Advancement of Science. Сборник статей, написанных специалистами по естественным и общественным наукам. Посвящен путям решения мировых продовольственных проблем.

ВОПРОСЫ

1.1. Зеленые растения на протяжении многих миллионов лет успешно используют солнечную энергию. Опишите в общих чертах процесс, посредством которого они запасают солнечную энергию, и дайте оценку эффективности этого процесса.
1.2. Как следует понимать библейское выражение «...всякая плоть как трава»?
1.3. Солнце — это удаленный от нас на $150 \cdot 10^6$ км термоядерный «реактор». Кратко охарактеризуйте источник солнечной энергии, а также природу испускаемого им излучения и излучения, достигающего Земли.
1.4. Что такое *квант*? Как связана *частота* излучения с энергией кванта?
1.5. Зная частоту излучения, можно определить длину волны, и наоборот. Напишите формулу, с помощью которой можно произвести такой расчет.
1.6. Укажите границы участка спектра (длины волн в единицах метрической системы): а) воспринимаемого человеческим глазом и б) используемого зелеными растениями.
1.7. Какова примерная численность населения Земли в настоящее время? Как быстро оно растет? За какой срок оно может удвоиться при такой скорости роста?
1.8. Томас Роберт Мальтус в своем труде «Опыт о законе народонаселении», опубликованном в 1798 г., высказал мысль, что созданию счастливого общества всегда будет препятствовать несоответствие между ростом населения, совершающимся в геометрической прогрессии, и увеличением средств к существованию, растущих в арифметической прогрессии. Сохраняет ли силу это обобщение Мальтуса в наши дни? Какие факторы могли бы отдалить наступление голода, грозящего людям в связи с тем, что *население* земного шара *растет быстрее*, чем *производство* продовольствия?

Глава 2

Клетка зеленого растения

Ученые обычно стараются свести рассматриваемые проблемы к возможно более простым вещам. Еще в прошлом веке биологам стало ясно, что структурной и функциональной единицей всякого организма является клетка. Конечно, у одноклеточных клетка — это и есть организм, но многоклеточное состояние означает появление новых проблем, таких, как организация и дифференциация, взаимодействие и конкуренция клеток. И хотя ни один серьезный биолог не станет утверждать, что понимание событий на клеточном уровне способно дать нам полное представление об организме в целом, почти все исследователи согласны в том, что именно клетка есть тот логический исходный пункт, с которого следует начинать всестороннее изучение организма.

ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ КЛЕТКИ

Биологи изучают клетки различными методами. На первом месте среди них естественно назвать прямое визуальное наблюдение, однако такому наблюдению поддаются лишь самые крупные клетки. Для более мелких требуется увеличение, которого можно достичь при помощи простой лупы (приблизительно 10×) или обычного микроскопа, имеющего систему линз (до 1000×). В световом микроскопе живая трехмерная клетка представляется иногда очень сложным, изменчивым и неупорядоченным образованием. Стремясь к получению более простой и стабильной картины, биологи научились убивать клетки и сохранять их путем погружения в какой-нибудь *фиксатор,* например в формальдегид. Убитые и фиксированные клетки отмывают, обезвоживают проведением через спирт, заливают в какую-нибудь плотную среду, например в парафин или пластмассу, а затем приготовляют из них тонкие срезы с помощью бритвы или *микротома.* При благоприятных условиях микротом дает возможность получать срезы толщиной от 1 до 10 мкм. Для того чтобы выявить отдельные клеточные структуры, эти тонкие срезы помещают последовательно в различные красители, отличающиеся друг от друга растворимостью и молекулярным зарядом и вследствие этого адсорбируемые разными клеточными структурами. При достаточно тщательной работе и соответству-

ющем навыке можно таким путем получить картину, в которой отдельные клеточные структуры будут окрашены по-разному, скажем ядерный материал — в розовый цвет, цитоплазматические структуры — в зеленый или фиолетовый с разными оттенками, а клеточные стенки не окрашены вообще или окрашены еще в какой-нибудь цвет. Почти все из того, что мы теперь знаем о клетке, ученые выяснили именно таким способом, используя различные методы фиксации материала, заливки его в среду, приготовления срезов и окрашивания.

Еще большее увеличение (до 1 000 000×) обеспечивает электронный микроскоп. В нем вместо светового пучка используется пучок электронов, что дает возможность получить большее разрешение, поскольку разрешающая способность обратно пропорциональна длине волны используемого излучения, а длины волн де Бройля электронов очень малы по сравнению с длинами волн видимого диапазона спектра. Теоретический предел разрешения в электронном микроскопе пока не достигнут. Объясняется это тем, что электрический «шум» в магнитных линзах, фокусирующих пучок электронов, делает изображение нестабильным. Однако недавние усовершенствования, рассчитанные на то, чтобы снизить этот «шум» (например, сильное охлаждение линз), позволяют надеяться, что в конце концов в электронном микроскопе удастся достичь еще большего разрешения.

Для электронной микроскопии из залитых в пластмассу клеток приготовляют тонкие срезы при помощи алмазных или стеклянных ножей. Затем срезы обрабатывают такими реагентами, как четырехокись осмия; эти реагенты избирательно присоединяются к различным клеточным структурам и делают их в разной мере непрозрачными для электронов. После этого на фотографической пластинке или на флуоресцентном экране изучают детали полученной картины. Структуры на электронных микрофотографиях не окрашены — они черные, белые или серые; получать цветные изображения мы пока еще не научились.

Еще один способ получения информации о клетках связан с химическим исследованием выделенных клеточных органелл. Если осторожно растереть клеточную массу в соответствующей среде, то по крайней мере часть клеточных органелл можно выделить в интактном виде. Органеллы, имеющие различную плотность, разделяют центрифугированием при постоянно возрастающем числе оборотов (рис. 2.1). Например, такие тяжелые частицы, как ядра и хлоропласты, осаждаются при сравнительно небольших скоростях, соответствующих центробежным силам, в 1000—3000 раз превышающим силу земного притяжения (1000—3000 g); митохондрии переходят в осадок примерно при 10 000 g, рибосомы — приблизительно при 30 000 g, а для

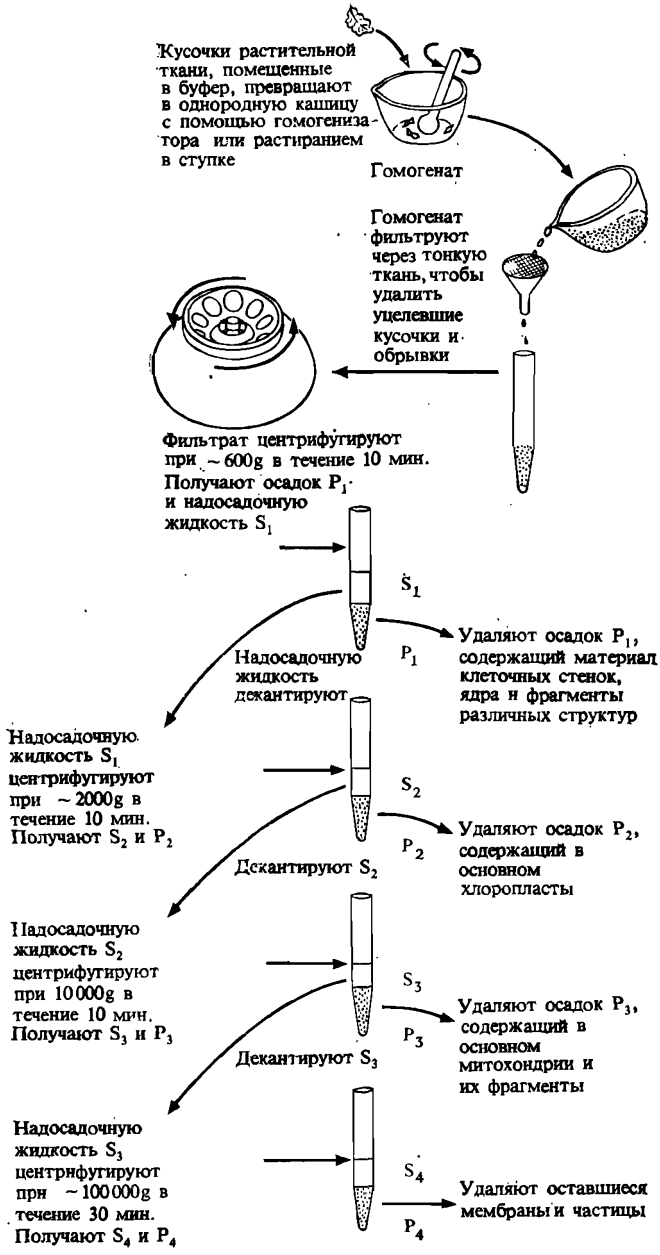


Рис. 2.1. Разделение клеточных фракций методом дифференциального центрифугирования.

более мелких частиц и для крупных молекул может потребоваться и еще в 100 раз большая скорость центрифугирования. Дифференциальное центрифугирование наряду с другими методами (ступенчатым фильтрованием, физической абсорбцией и элюцией или разделением по величине электрического заряда) позволяет получать в достаточных количествах отдельные виды клеточных органелл или их фрагментов. Полученные хлоропласты, митохондрии, рибосомы, мембраны и прочие фрагменты используются затем для экспериментов, цель которых состоит в том, чтобы определить химическую природу и биохимическую активность каждой из этих выделенных фракций.

РАЗМЕРЫ И ФОРМА КЛЕТОК

Размеры различных клеток варьируют чрезвычайно сильно— диаметр ряда бактерий не достигает и одного микрометра (мкм), длина же некоторых вытянутых клеток измеряется миллиметрами (мм). Даже в сравнительно небольшой бактериальной клетке содержится около 10^{12} молекул. Эта чудовищная сложность основной биологической единицы позволяет понять, почему биологические исследования и по методам, и по точности результатов столь существенно отличаются обычно от экспериментов физических и химических, где исследователи часто имеют дело с такими элементарными единицами, как отдельный протон или квант.

Если растительная клетка выращивается изолированно, то форма ее обычно приближается к сферической (рис. 2.2), но если она растет в окружении других клеток, то они сдавливают ее, и тогда она принимает форму многогранника. Клетка из зоны растяжения стебля или корня по форме напоминает коробочку длиной около 50 мкм, шириной 20 мкм и высотой 10 мкм. Объем ее равен приблизительно 10 000 мкм^3. В одном кубическом сантиметре (1 см^3) при плотной упаковке помещается до $100 \cdot 10^6$ таких клеток. Структура растительной клетки сложна и высокодифференцированна, но в первом приближении мы можем вычленить в ней три главные зоны: 1) *клеточную стенку* — сравнительно жесткое образование, по всей вероятности неживое, представляющее собой высокоструктурированную и в химическом отношении сложную смесь веществ, выделяемых протопластом; 2) *протопласт* — живую часть клетки, в которой заключены все клеточные органеллы, суспендированные здесь в сложном растворе, и 3) *вакуоли* — неживые образования, как бы мембранные мешки, служащие резервуарами или хранилищами клетки; они заполнены водным раствором поглощенных клеткой неорганических солей и органических веществ, представляющих собой продукты метаболической активности клетки. Клеточные стенки у растения играют роль скелета, т. е. обеспе-

чивают должную жесткость и способствуют сохранению формы организма. Вакуоли также участвуют в выполнении этой функции — за счет давления, оказываемого их содержимым на цитоплазму и стенку клетки. Кроме того, вакуоли служат своеобразной секреторной системой, так как попадающий в них материал тем самым эффективно выводится из сферы активных химических превращений, совершающихся в клетке. Остается, таким образом, протопласт, и именно в нем следует вам видеть арену той непрерывной активности, которая характеризует высокоорганизованное и динамическое состояние, именуемое *жизнью.*

Рис. 2.2. Крупная изолированная клетка гороха, выращенная в культуре (в висячей капле). (Torrey J. G., в книге Cell, Organism and Milieu. D. Rudnick. The Ronald Press, 1959.)
Видны клеточная стенка, расположенное в центре ядро, окруженное крахмальными зернами, и тяжи цитоплазмы, пронизывающие крупную вакуоль.

МЕМБРАНЫ

Протопласт снаружи и изнутри ограничен *мембранами* — плазмалеммой и тонопластом; *плазмалемма* отделяет его от клеточной стенки, а *тонопласт* — от вакуоли. В электронном микроскопе (при увеличении в миллион раз и более) эти мембраны, соответствующим образом окрашенные, выглядят как две темные полосы, расположенные на расстоянии 6—10 нм друг от друга(рис. 2.3). В протопласте имеются также различные тельца, так называемые органеллы. Среди них прежде всего бросаются в глаза одно крупное ядро и многочисленные более мелкие митохондрии и хлоропласты (рис. 2.3 и 2.4). У каждой из органелл есть свои функции. Эти функции осуществляются в уникальной внутренней среде, создаваемой *избирательной проницаемостью* и другими специфическими свойствами мембран, окружающих органеллу и отделяющих ее от всего остального протопласта. *Избирательная проницаемость* означает, что различные вещества проникают сквозь данную мембрану с разными скоростями, в основном по причине разной их растворимости в отдельных компонентах мембраны. Кроме того, в

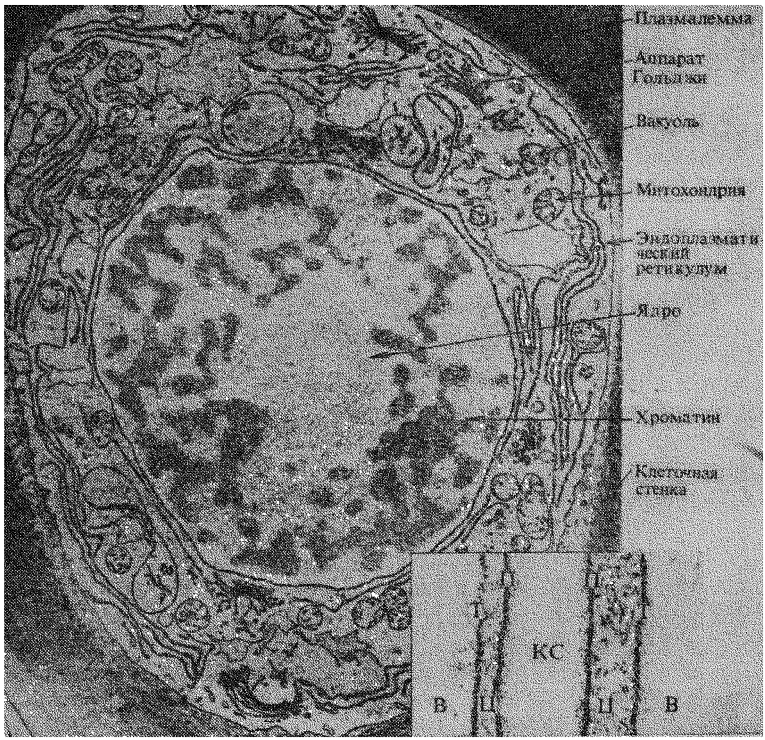


Рис. 2.3. Электронная микрофотография клетки из кончика корня кукурузы. (С любезного разрешения Whaley W. G. и лаборатории электронной микроскопии Техасского университета.) Поперечный срез сделан на расстоянии 75 мкм от кончика корня. Крупное тело в центре клетки — ядро; видны более темные скопления хроматина и множество пор в двойной ядерной мембране. Длинные канальцы, пронизывающие цитоплазму, — участки эндоплазматического ретикулума, представляющего собой выросты двойной ядерной мембраны. Многочисленные округлые или утолщенные с одного конца тельца с обращенными внутрь мембранными выростами — митохондрии с их кристами. Собранные в плотные группы короткие канальцы, от концов которых отшнуровываются пузырьки, — аппарат Гольджи. Более светлые участки, отмеченные точечной штриховкой, — вакуоли. На вставке справа видны плазмалемма (П) и тонопласт (Т) двух соседних клеток при большем увеличении. В — вакуоль; Ц — цитоплазма; КС — клеточная стенка, общая для двух клеток. Обратите внимание, что каждая мембрана состоит из трех слоев — двух наружных гидрофильных, непрозрачных для электронов (параллельные темные линии), разделенных внутренним гидрофобным слоем, прозрачным для электронов (светлая полоса). (С любезного разрешения Israel H. W., Cornell University.)

мембранах имеются также своеобразные «насосы», т. е. системы, активно перекачивающие через мембрану те или иные вещества с использованием для этой цели энергии. Результатом такой деятельности оказывается неравномерное распределение

некоторых веществ или элементов: калий, например, присутствует обычно в протопласте в значительно более высокой концентрации, нежели в наружной среде, тогда как родственный ему элемент натрий у большинства растений практически «выталкивается» из протопласта.

Методом дифференциального центрифугирования мембраны выделяют из клеток (при этом в осадке оказывается смесь различных мембран) и подвергают химическому анализу. В процессе выделения мембраны обычно рвутся, поскольку это структуры тонкие и хрупкие, с весьма большой площадью поверхности; однако затем концы их фрагментов часто сливаются, и тогда возникают сферические пузырьки. Анализ таких пузырьков, полученных из большого числа различных мембран, выявил в них присутствие двух главных компонентов: *белка* и *фосфолипида*. Липиды из разных мембран в достаточной мере сходны, что же касается белков, то каждому типу мембран свойствен

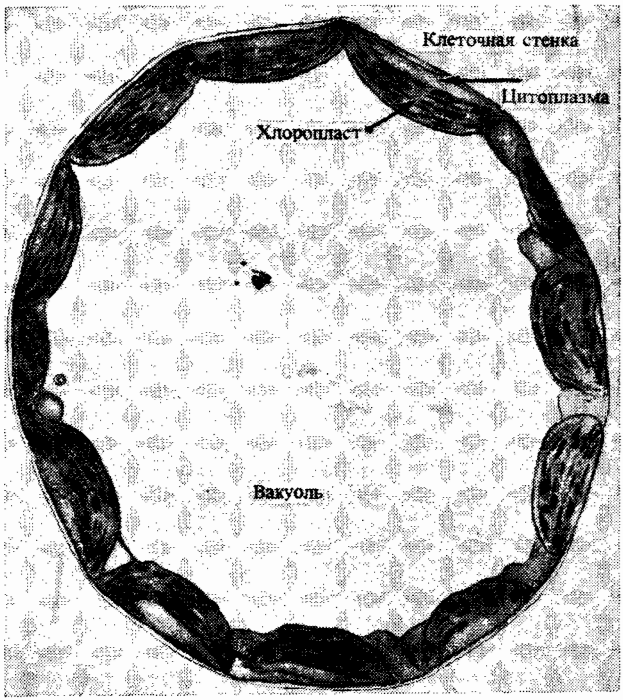


Рис. 2.4. Электронная микрофотография клетки из ткани зеленого листа — органа фотосинтеза. Многочисленные хлоропласты окружают крупную центральную вакуоль в цитоплазме. (С любезного разрешения Israel H. W., Cornell University.)

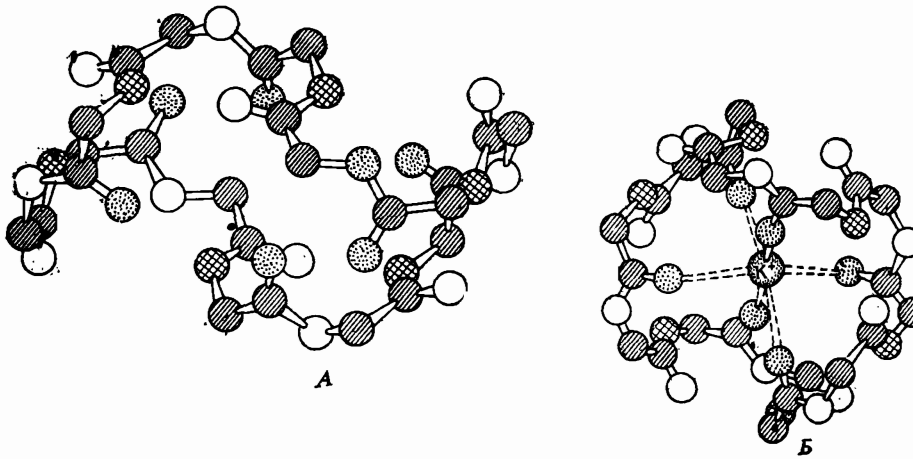


Рис. 2.5. Модель структуры валиномицина до связывания иона K^+ (*А*) и после связывания (*Б*). (С изменениями по Stryer L., Biochemistry, San Francisco: Freeman W. H. and Co., 1975.)
Обратите внимание на изменение конформации молекулы антибиотика.

свой тип белка, соответствующий тем физиологическим функциям, которые данная мембрана выполняет в клетке. Известно, например, что активные белки (ферменты), регулирующие транспорт минеральных веществ — поступление их в клетку и выход из клетки, — локализуются в плазмалемме и тонопласте; ферменты, участвующие в фотосинтезе, сосредоточены в мембранных системах зеленых хлоропластов; и наконец, ферменты, катализирующие окислительные реакции процесса дыхания, находятся в митохондриальных мембранах.

Если смешать соответствующие фосфолипиды и белки и нанести эту смесь на поверхность воды, то спонтанно образуются мембраноподобные структуры, сходные по толщине с биологическими мембранами. Исследование таких искусственных мембран, приготовленных из белков и липидов природных мембран, дает нам возможность лучше понять структуру и функцию биологических мембран. Искусственные мембраны обнаруживают разную проницаемость для разных ионов в зависимости от природы белков и липидов, входящих в их состав. Чрезвычайно интересные эффекты можно наблюдать при добавлении к искусственным мембранам некоторых антибиотиков. Валиномицин, например, благодаря своей структуре (т. е. определенным размерам и заряду молекулы) оказывается способным притягивать и удерживать ионы калия, но не притягивает ионов натрия (рис. 2.5). Если добавить валиномицин к искусственной мембране, отделяющей растворы с ионами K^+ и Na^+ от чистой воды,

то скорость перемещения ионов K^+ через мембрану возрастет в несколько раз, тогда как скорость переноса ионов Na^+ останется практически неизменной. Иначе действует грамицидин, молекула которого имеет иные размеры и другую структуру: при добавлении к мембране грамицидина увеличивается скорость переноса обоих ионов — не только K^+, но и Na^+. Искусственные мембраны используются также для изучения механизмов, при помощи которых свет и гормоны регулируют рост растеиий (об этом мы будем говорить в гл. 11).

Плазмалемма обращена одной своей стороной к клеточной стенке, а другой — к цитоплазме; обе эти оводненные структуры контактируют, как принято считать, с гидрофильными, заряженными участками мембран. Поскольку белки содержат больше заряженных групп, чем липиды, в первых моделях мембран предполагалось, что плазмалемма состоит из двух наружных белковых слоев (две темные линии на рис. 2.3) и одного липидного слоя между ними. Такая модель мембранной структуры оставалась общепризнанной до начала 1970-х гг., когда были получены некоторые новые данные и стало ясно, что модель нуждается в пересмотре. Несовместимыми с этой моделью «сэндвича» оказались, например, данные электронной микроскопии, полученные методом *замораживания — травления*. Исследуемую ткань сначала замораживают в жидком азоте, а затем раскалывают тупым микротомным ножом, так что скол проходит в плоскости, параллельной поверхности мембраны (рис. 2.6). После этого образец выдерживают под вакуумом для возгонки льда (сублимации). Эта процедура и называется травлением. Затем образец напыляют углем или металлом, чтобы выявить детали строения обнажившейся поверхности. Полученная таким образом *реплика* (копия) поверхности препара-

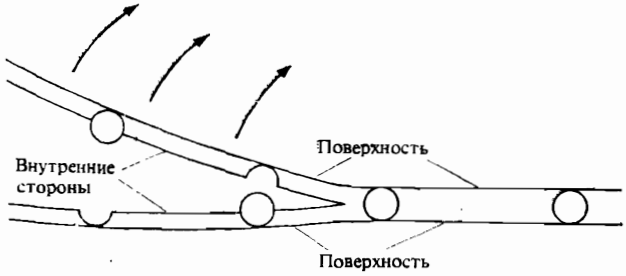
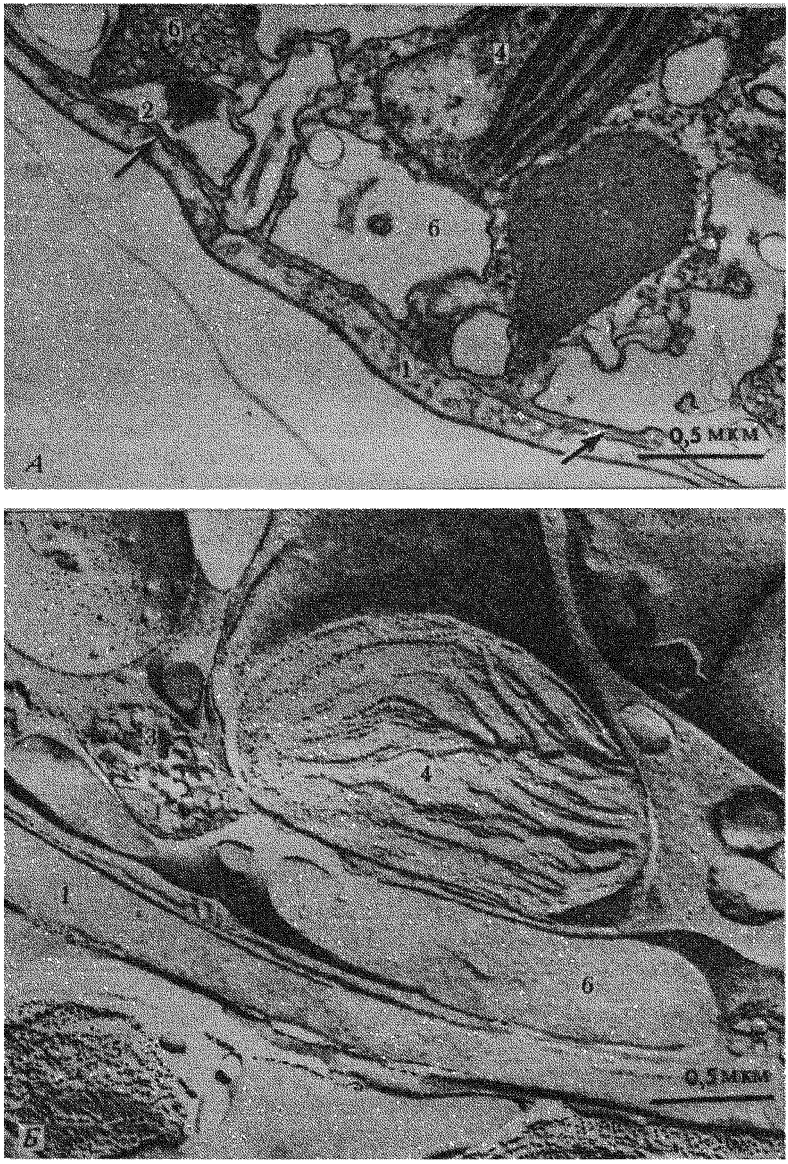


Рис. 2.6. Чтобы подготовить мембранные фрагменты для исследования в электронном микроскопе по методу замораживания—травлеиия, эти фрагмеиты быстро замораживают в жидком азоте, а затем раскалывают микротомиым иожом. Мембрана обычно раскалывается в плоскости, параллельной ее наружным поверхностям, т. е. она как бы расщепляется, обнажая свое внутреннее строение. После этого удаляют лед возгоикой под вакуумом и обнажившиеся участки напыляют углем илн платиной. На препаратах видны и вкрапленные в мембрану частицы, и соответствующие им углубления в толще мембраны.


А
1
2
4
6
0,5 мкм
Б
1
4
6
0,5 мкм

та и является объектом электронно-микроскопического исследования (рис. 2.7). На таких репликах видны вкрапленные в гладкую поверхность мембраны крупные частицы — глобулярные белки. Наличие особого «рисунка» поверхности мембраны удалось подтвердить и другим методом, а именно с помощью *лектинов* — особых белков (их выделяют из семян), которые прикрепляются к дискретным и специфическим белковым рецепторам на мембранной поверхности и позволяют выявить эти рецепторы.

Результаты, полученные этими и некоторыми другими методами, дали возможность предположить, что мембраны имеют мозаичное строение и состоят из липидного матрикса, в который в разных местах вкраплены белки (рис. 2.8). Такая модель учитывает, что не все участки белковой молекулы гидрофильны, а липиды не полностью гидрофобны. Согласно этой модели, заряженные (полярные) группы белковых и липидных молекул находятся на наружной поверхности мембраны, в контакте с клеточной водой, а незаряженные (неполярные) группы образуют внутреннюю гидрофобную часть мембраны. Предполагается также, что одни белки непрочно прикреплены к наружной поверхности мембраны, тогда как другие (так называемые *интегральные белки*) пронизывают всю толщу мембраны. К такому заключению приводят биохимические эксперименты: они показывают, что часть белков легко отделяется от мембран, а отделение других оказывается возможным лишь после полного распада мембранной структуры.

На основании первых исследований структура мембран представлялась нам стабильной и жесткой, однако в последнее время быстро накапливаются данные, свидетельствующие о том, что по крайней мере липидный компонент мембран имеет жидкостную природу и, следовательно, мобилен. Кроме того, опыты с радиоактивно меченными предшественниками отдельных мембранных компонентов показали, что скорость метаболического обновления некоторых участков мембраны очень высока,

Рис. 2.7. Электронные микрофотографии участка фиксированной клетки одноклеточной водоросли *Gonyaulax polyedra* (*А*) и реплики нефиксированной клетки (*Б*), полученной методом замораживания—травления. *G. polyedra* принадлежит к Dinoflagellata и имеет два жгутика, каждый из которых лежит в особой бороздке. (Sweeney B. M. 1976. J. Cell Biol., 68, 451—461.) При изготовлении реплики методом замораживания—травления расщепились многие клеточные мембраны и обнажились внутренние их стороны. Маленькие округлые выступы на микрофотографии реплики — это, по-видимому, содержащиеся в мембране белки. Часть из них явно находится в цитоплазматической мембране, но многие локализуются в хлоропласте, где они, по всей вероятности, входят в состав тилакоидных мембран. *1* — пелликула, главная защитная «кожица» клетки; *2* — плазматическая мембрана; *3* — поливезикуляриое тельце; *4* — хлоропласт; *5* — часть целлюлозной пластинки; *6* — часть периферического пузырька. (×40 000 для обеих микрофотографий.)

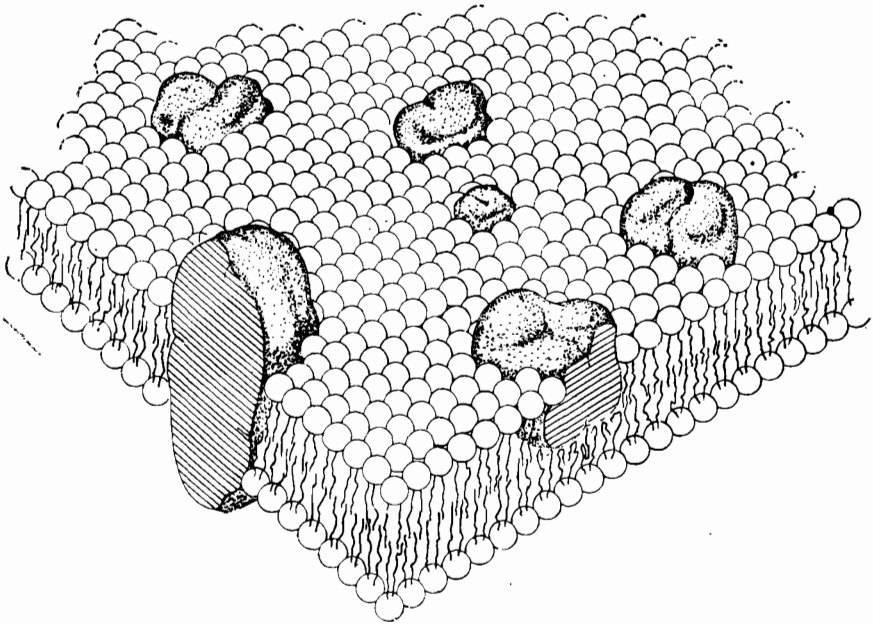


Рис. 2.8. Жидкостная мозаичная модель мембраны: схематическое трехмерное изображение и поперечный разрез. (Singer S. J., Nicolson G. L. 1972. Science, 175, 720—731.) Крупные частицы — белки. Одни из них пронизывают всю толщу мембраны, а другие закреплены в ней более рыхло. Маленькие шарики, от каждого из которых отходят по две вертикальные линии, изображают молекулы фосфолипидов. Шарик соответствует гидрофильной части молекулы, а вертикальные линии — ее длинным гидрофобным углеводородным хвостам.

т. е. что эти участки непрерывно разрушаются и ресинтезируются. Вводя меченые предшественники в зрелую ткань, мы можем наблюдать, как они включаются в мембраны, остаются в них на протяжении нескольких часов, а затем исчезают из мембран и обнаруживаются в каких-нибудь других частях клетки.

ЯДРО, РИБОСОМЫ И СИНТЕЗ БЕЛКА

За несколько последних десятилетий биологам удалось составить себе довольно полное представление о структуре, химизме и функциях важнейших клеточных органелл. Самая крупная органелла клетки — *ядро* (см. рис. 2.3). Это сферическое тело диаметром 5—10 мкм содержит бóльшую часть генетической информации клетки, закодированной в виде длинных нитей сложного химического соединения — *дезоксирибонуклеиновой кислоты* (ДНК). ДНК присутствует в клетке в составе *хроматина* — сложного вещества, состоящего в основном из от-

рицательно заряженной ДНК и положительно заряженных белков, принадлежащих к классу *гистонов*. В неделящейся клетке хроматин образует рыхлую сеть. К началу деления выявляется истинная природа этой «сети» — хроматин конденсируется и образует дискретные, легко идентифицируемые палочковидные тельца, названные *хромосомами,* число которых для клеток каждого вида постоянно. В любой клетке растения гороха имеется, например, 14 хромосом — по 7 от каждого из родителей. У человека число хромосом в клетке равно 46, по 23 от матери и от отца. Такое клеточное деление, при котором число хромосом удваивается, так что каждая дочерняя клетка получает двойной набор хромосом, носит название *митоза* (см. ниже).

Полный двойной набор хромосом называют *диплоидным* (2 n), а набор, получаемый от каждого из родителей через половые клетки, — *гаплоидным* (n). Все клетки высшего растения, за исключением гаплоидных половых, как минимум диплоидны. Гаплоидные половые клетки находятся преимущественно в зрелых пыльцевых зернах и в зародышевом мешке семязачатка. В жизненном цикле растения гаплоидный набор получается из диплоидного в результате редукционного деления, или *мейоза* (см. стр. 34), протекающего в материнских клетках микро- и мегаспор, находящихся соответственно в пыльниках и семязачатке цветка. Возникшие таким путем гаплоидные клетки делятся и дают начало мужским и женским *гаметофитам,* в которых в конце концов и образуются половые клетки, или *гаметы,* т. е. *спермии и яйцеклетки.* Когда — при половом размножении — женские и мужские гаметы сливаются в *зиготу,* происходит восстановление диплоидного числа хромосом, свойственного *спорофиту.* Прослеживая изменения в числе хромосом и в содержании ДНК, мы видим, что в цветковом растении совершается цикл, в котором диплоидия сменяется гаплоидией, а последующее слияние гаплоидных клеток разного генетического происхождения в новый диплоидный организм порождает новые комбинации генетических признаков.

МИТОЗ

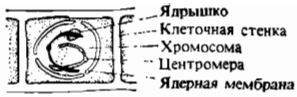
В клетке перед видимым проявлением митотической активности количество хромосомной ДНК удваивается. Митоз начинается, когда хромосомы уже удвоились и видно, что каждая из них состоит из двух рядом лежащих нитей, или двух половинок, так называемых *хроматид.* Ядрышко и ядерная мембрана исчезают, хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки, и нити веретена, соединяющие экваториальную пластинку с полюсами клетки, растаскивают к противоположным по-

люсам сестринские хроматиды, которые превращаются теперь в две отдельные, но вполне идентичные хромосомы. Реконструируются типичные интерфазные ядра, в каждом из которых восстанавливается мембрана, ядрышко и сеть хроматина. Вскоре, после того как одно ядро разделилось на два, наступает завершающая стадия клеточного деления — формирование клеточной пластинки, разделяющей клетку пополам в экваториальной плоскости *(цитокинез)*. Собственно митоз длится 1—2 ч, на синтез же ДНК и прочие подготовительные реакции, необходимые для следующего клеточного деления, уходит еще около 6 ч (рис. 2.9).

МЕЙОЗ

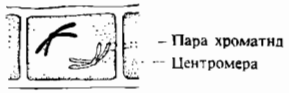
Мейоз отличается от митоза тем, что уже удвоившиеся гомологичные хромосомы сближаются и располагаются рядом, тесно примыкая друг к другу по всей своей длине (*синапсис*). В этот период четыре прижатые одна к другой хроматиды могут перепутываться и обмениваться отдельными участками *(кроссинговер);* в любой данной точке претерпевать кроссинговер могут только две хроматиды. Пары хромосом выстраиваются в экваториальной пластинке, гомологичные хромосомы, подобно сестринским хроматидам при митозе, расходятся к противоположным полюсам и в конечном итоге оказываются в двух разных клетках. В каждой из этих дочерних клеток происходит затем второе деление мейоза (по сути, митоз в клетке с гаплоидным числом хромосом), при котором к противоположным полюсам расходятся сестринские хроматиды. В результате двух мейотических делений образуются четыре клетки, каждая с уменьшенным вдвое (*гаплоидным*) числом хромосом, а возможно (благодаря кроссинговеру), и с какими-то новыми, отличными от родительских типами хромосом (см. рис. 2.9).

До недавнего времени считалось, что в растительном организме все соматические клетки диплоидны. Теперь, однако, мы знаем, что в растениях встречаются отдельные скопления клеток с числом хромосом, кратным диплоидному: 4n, 6n, 8n и т. д. Такие *полиплоидные* клетки возникают, очевидно, в результате делений ядра, не сопровождающихся расхождением дочерних ядер по двум отдельным клеткам. Плоидность клеток удается иногда регулировать с помощью тех или иных природных или синтетических веществ. Полиплоидию, например, можно вызвать колхицином — алкалоидом из клубнелуковиц (укороченных мясистых стеблей) безвременника осеннего. Колхицин препятствует образованию нитей веретена и тем самым предотвра-



1. В *интерфазе*, т.е. в промежутке между делениями ядра, палочковидные *хромосомы* окружены ядерной мембраной, пронизанной порами. У каждой хромосомы имеется особый участок — *центромера*, к которому позднее прикрепится нить веретена, сокращающаяся и тем самым отводящая хромосому к одному из полюсов клетки. В ядре видно *ядрышко*.

2. Непосредственно перед *профазой* каждая хромосома удваивается путем продольного расщепления на две идентичные сестринские *хроматиды*, которые остаются соединенными в области центромеры. Эти сдвоенные хроматиды, или пары хроматид, сокращаются вдоль своей длинной оси, а ядерная мембрана и ядрышко исчезают.

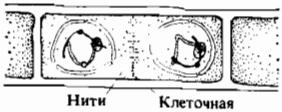


На этих схемах представлена лишь одна пара хромосом *диплоидной* клетки, т.е. для данной клетки 2n = 2; черным изображена хромосома, полученная от одного из родителей, серым — от другого. Точно так же ведет себя любая другая пара хромосом (у гороха 2n = 14; у человека 2n = 46).

3. При *митозе* сдвоенные хроматиды выстраиваются в экваториальной плоскости (*метафаза*) и центромеры делятся.

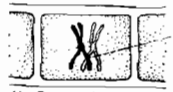
4. Вслед затем две хроматиды, составлявшие пару, расходятся к противоположным полюсам клетки вследствие сокращения прикрепленных к ним нитей веретена (*анафаза*).

5. После того как все хроматиды таким образом разошлись, реконструируются два идентичных ядра (*телофаза*) и формируется новая клеточная пластинка (клеточная стенка), в результате чего возникают две клетки, у каждой из которых 2n = 2.



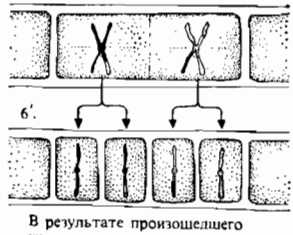
Продукт митоза — две идентичные диплоидные (2n = 2) клетки

3′. При *мейозе* гомологичные пары хроматид сближаются (синапсис) и часто обмениваются отдельными своими участками (*кроссинговер*)



4′. В метафазе *первого* деления мейоза расходятся гомологичные пары хроматид

5′. В метафазе *второго* деления мейоза расходятся две хроматиды, составлявшие пару, что приводит к образованию четырех гаплоидных клеток, т.е. клеток, у которых n = 1.



В результате произошедшего кроссинговера все эти четыре гаплоидные клетки оказываются различными. Это обеспечивает изменчивость при последующем слиянии гаплоидных клеток во время полового процесса

щает расхождение двух наборов хромосом к противоположным полюсам делящейся клетки. Иногда возникают *анеуплоиды.* Это происходит в результате случайной утраты или, напротив, приобретения одной или нескольких хромосом. Такие экземпляры (2n+1 или 2n—1) обычно в той или иной степени аномальны, но они могут быть и жизнеспособными.

Молекулы ДНК в хромосомах представляют собой линейные полимеры, построенные из четырех типов *нуклеотидов.* Порядок расположения нуклеотидов в цепи ДНК определяет генетическую информацию, которую несет эта цепь. Наследственность у растения зависит, таким образом, по существу от расположения нуклеотидов в молекулах ДНК, находящихся в хромосомах ядра и в некоторых других клеточных органеллах, а именно в хлоропластах и митохондриях. Одну из самых увлекательных глав современной биохимии составляет история открытия механизма, посредством которого информация, заключенная в молекулах ДНК, транскрибируется с образованием родственного ДНК соединения — РНК (*рибонуклеиновой кислоты*), а затем информация РНК в свою очередь транслируется и таким путем определяет природу вновь синтезируемых белков. Поскольку этот процесс имеет решающее значение для клеточной структуры и функции, мы здесь опишем его довольно подробно, хотя многое в этой области стало уже общеизвестным даже среди неспециалистов.

На протяжении большей части жизни клетки ядро отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой, представляющей собой двойную мембрану с многочисленными крупными порами и длинными выростами, проникающими глубоко в цитоплазму (см. рис. 2.3). Выросты часто непосредственно переходят в *эндоплазматический ретикулум* (ЭР) — сильно разветвленную мембранную сеть, пронизывающую всю цитоплазму. *Рибосомы* — сферические частицы диаметром около 0,2 мкм, состоящие в основном из высокомолекулярной РНК и белка, — могут быть прикреплены к мембранам эндоплазматического ретикулума, но могут также лежать в цитоплазме свободно. Прикрепленные к ЭР рибосомы входят в состав *шероховатого* эндоплазматического ретикулума; по всей вероятности, они участвуют в синтезе того белка, который выделяется в *просвет* ЭР, т. е. в замкнутое пространство между его мембранами. Что касается рибосом, находящихся в цитоплазме, то они иногда группами присоединяются к *информационной* (*матричной*) РНК и тогда видно, что они располагаются вдоль этой длинной нити. Такие скопления рибосом называют *полирибосомами:* подобно рибосомам ЭР, они участвуют в синтезе белка до тех пор, пока сохраняют контакт с матричной РНК. Белки — крупные молекулы, построенные из расположенных в определенном порядке *аминокислот,* — синтезируются на поверхности рибосом. Сложный ме-

ханизм этого синтеза включает *транскрипцию*, т. е. перевод содержащейся в ДНК информации в РНК, и затем *трансляцию* — перевод информации, закодированной в последовательности нуклеотидных остатков РНК в последовательность аминокислотных остатков синтезируемого белка. Поскольку работу всей биохимической фабрики клетки регулируют активные белковые молекулы — *ферменты*, ключ к клеточной регуляции следует искать в том, что специфичность белков в конечном счете определяется ДНК.

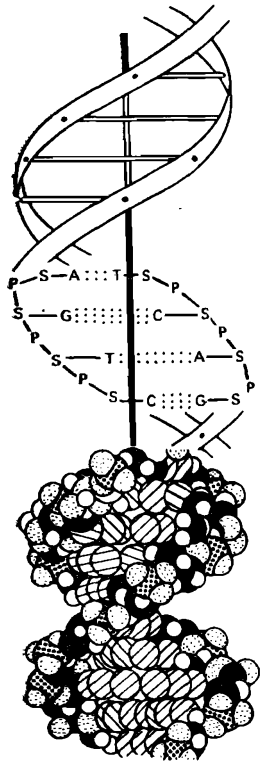
Нуклеиновые кислоты и синтез белка

ДНК существует в виде двух нитей, или цепей, закрученных в двойную спираль (рис. 2.10). Каждая цепь представляет собой линейный полимер, построенный из нуклеотидов четырех типов. В состав каждого нуклеотида входят одно *азотистое основание* (аденин, гуанин, цитозин или тимин), *сахар* (дезоксирибоза) и *остаток фосфорной кислоты*. Участок молекулы ДНК, кодирующий полную аминокислотную последовательность какого-нибудь белка, называется *геном*. Порядок расположения нуклеотидов в той или иной цепи ДНК определяет ту генетическую информацию, которую несет данная молекула (подобно тому как буквы в каком-нибудь слове определяют его смысл). Если обозначить нуклеотиды (по соответствующим азотистым основаниям) как A, G, C и T, то сказанное будет означать, что последовательности —ACGT—, AGCT— и ATCG — содержат разную генетическую информацию.

Информация, заключенная в клеточной ДНК, выполняет в клетке две важные функции. Во-первых, она обеспечивает непрерывность ДНК от клетки в клетке, поскольку ДНК играет роль матрицы также и при своем собственном воспроизведении. Во-вторых, эта информация используется для синтеза специфичных клеточных белков при участии промежуточных продуктов — разных типов рибонуклеиновых кислот (РНК). РНК отличается от ДНК тем, что входящий в ее состав сахар (рибоза) содержит на один атом кислорода больше, чем дезоксирибоза ДНК. Однако это на первый взгляд незначительное различие приводит к весьма существенным различиям в конфигурации и геометрии молекул этих двух нуклеиновых кислот.

Закручивание двух спиральных цепей ДНК в двойную спираль достигается в результате образования между парами оснований водородных связей (принадлежащих к числу слабых связей). Аденин и тимин сближаются, например, вследствие того, что два атома водорода осциллируют между атомами азота

и кислорода групп —N— и —C— двух соседних колец в моле-



Углерод

Фосфор

Кислород

Водород

Пары оснований

S — сахар дезоксирибоза

P — фосфор

A, T, C и G — четыре основания ДНК

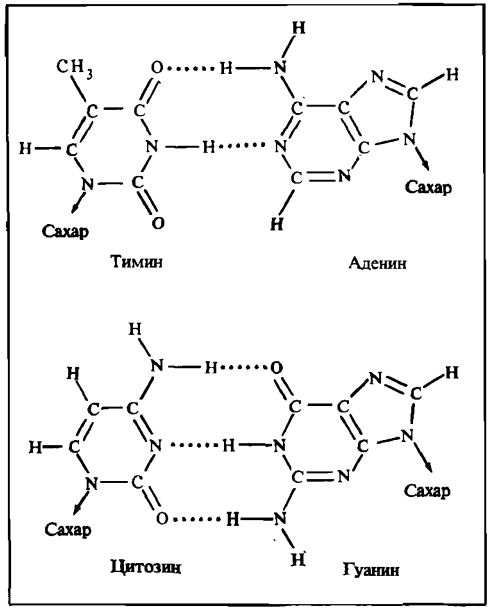
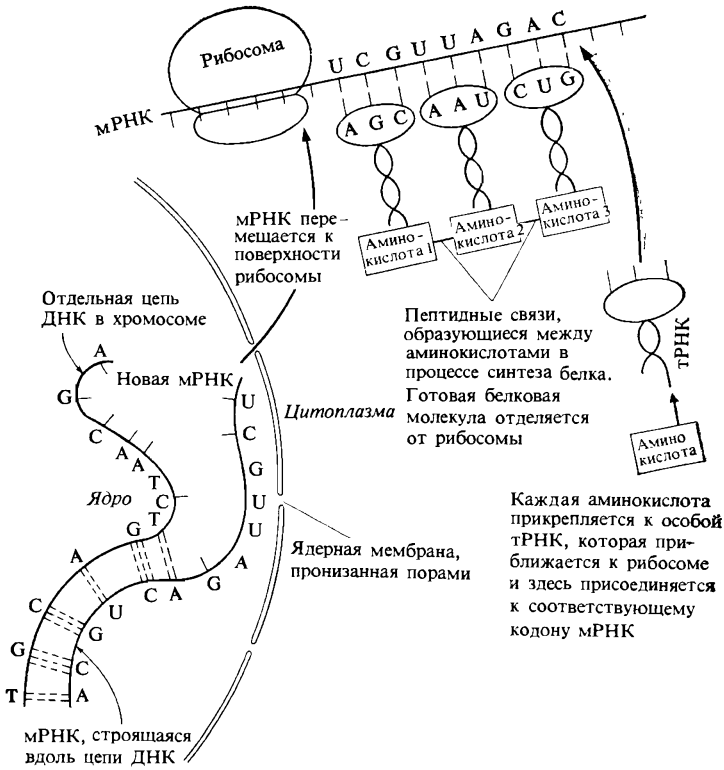


Рис. 2.10. Объемная и плоскостная схемы строения двойной спирали ДНК. (Swanson C. P. 1964. The Cell, 2nd ed., Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.) Буквами S и P обозначен остов каждой отдельной спирали, состоящей из чередующихся остатков сахара и фосфорной кислоты; A, T, G и C означают четыре типа оснований — адевин, тимин, гуанин и цитозин; точечные линии — водородные связи, удерживающие две спирали вместе. В рамке показаны две водородные связи между аденином и тимином и три — между гуанином и цитозином.



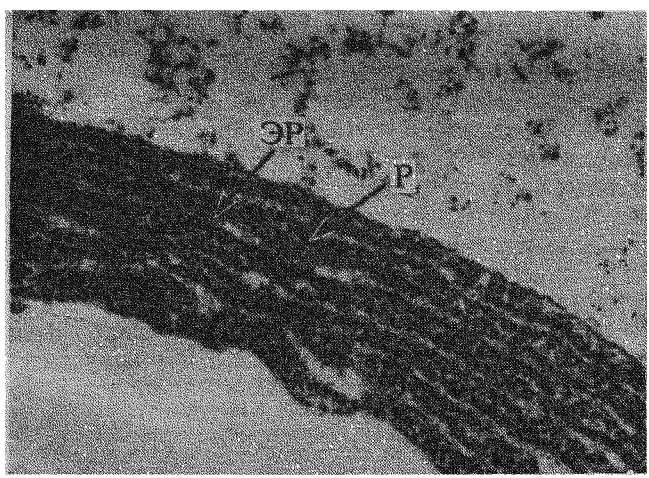


Рис. 2.11. Синтез белка и роль РНК в этом процессе. (С любезного разрешения Boylan M., Yale University.)

Внизу — электронная микрофотография, на которой видны рибосомы (Р), прикрепленные к мембранам эндоплазматического ретикулума (ЭР) в клетке семядоли *Phaseolus vulgaris*. Синтезируемый белок поступает в таких случаях непосредственно в просвет эндоплазматического ретикулума. ×53 000.

кулах аденина и тимина (рис. 2.10, вставка). Можно, следовательно, сказать, что спаривание оснований А и Т, т. е. образование пары А—Т, естественным образом определяется самой структурой этих молекул. Точно так же (на этот раз за счет трех водородных связей) образуют специфичную пару G—C гуанин и цитозин. Из этой специфичности следует, что если в матричной цепи закодирована какая-нибудь информация, то вновь синтезированная цепь, построенная на этой матрице, неизбежно должна содержать комплементарную информацию. Если затем эта новая цепь в свою очередь будет использована как матрица, то синтезированная на ней цепь будет представлять собой копию исходной матрицы.

В составе двойной спирали две цепи молекулы ДНК тесно закручены одна вокруг другой и потому неспособны участвовать в синтезе, но если спираль раскручивается, то способность к синтезу реализуется, причем проявляться она может по-разному. В присутствии фермента *ДНК-полимеразы* и смеси четырех дезоксирибонуклеотидов (в форме, богатой энергией, а именно в форме соответствующих трифосфатов) синтезируется новая цепь ДНК, комплементарная существующей. На другом этапе клеточного цикла в присутствии *РНК-полимеразы* и смеси четырех рибонуклеотидов (также в форме трифосфатов) на той же ДНК-матрице вместо ДНК синтезируется РНК. Единственное различие в кодировании оснований заключается в том, что при синтезе РНК в строящуюся цепь вместо тимина, присутствующего в ДНК, включается урацил (U). Таким образом, водородные связи А—Т, характерные для ДНК, заменяются в РНК связями А—U; связи G—C присутствуют в молекулах обеих этих нуклеиновых кислот (рис. 2.11).

На ДНК-матрице синтезируются три вида РНК. *Рибосомная* РНК (рРНК) входит вместе с белком в состав *рибосом* — клеточных органелл, состоящих из двух разных по величине половинок, имеющих форму сплюснутых сфер, прижатых одна к другой. Рибосомы прикрепляются к *матричной* (информационной) РНК (мРНК) меньшей своей субъединицей; группа таких рибосом, прикрепившаяся к нити мРНК, образует *полирибосому* (или *полисому*), которая представляет собой не что иное, как готовый к действию аппарат белкового синтеза. Правильное расположение аминокислот в молекуле синтезируемого белка обеспечивается тем, что каждая из 20 аминокислот присоединяется сначала к молекуле особой, специфичной именно для данной аминокислоты, *транспортной* РНК (тРНК). Имеющаяся в ключевом участке этой молекулы тРНК последовательность из трех нуклеотидов «узнает» (путем образования водородных связей) комплементарный ей нуклеотидный триплет в связанной с рибосомами цепи мРНК и прикрепляется к цепи именно в этой точке. Таким образом, нагруженные аминокислотами тРНК

доставляют эти аминокислоты к растущей линейной последовательности соединенных друг с другом аминокислот (т. е. к вновь синтезируемому белку) в совершенно определенном порядке. Доставив аминокислоту на место, специфичная тРНК отделяется от нее и опять оказывается готовой для очередного цикла переноса аминокислоты. В определенной точке цепи мРНК имеется «стоп-сигнал»— нуклеотидный триплет, обрывающий синтез и вызывающий отделение готового белка от рибосомы. Каждая из единиц этого ансамбля (рибосома, тРНК, мРНК) может участвовать в таком цикле много раз подряд, хотя все они, разумеется, в конечном счете обречены на распад и, значит, периодически должны обновляться.

АМИНОКИСЛОТЫ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

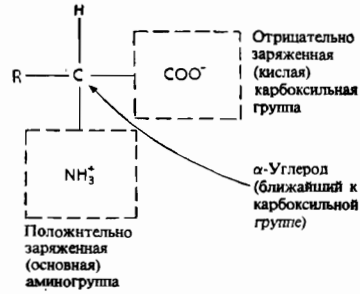
Белковые молекулы представляют собой линейные полимеры α-аминокислот (рис. 2.12), соединенных пептидными связями. Пептидная связь (—C(=O)—N(H)—), общая для всех белков, обра-

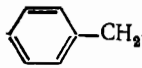
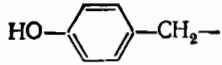
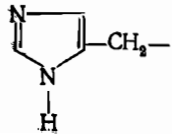
Таблица 2.1

Генетический код

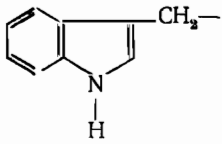
Первая буква	Вторая буква U	Вторая буква C	Вторая буква A	Вторая буква G	Третья буква
U	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	U
	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	C
	Лейцин	Серин	— *	— *	A
	Лейцин	Серин	— *	Триптофан	G
C	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	U
	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	C
	Лейцин	Пролин	Глутамин	Аргинин	A
	Лейцин	Пролин	Глутамин	Аргинин	G
A	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	U
	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	C
	Изолейцин	Треонин	Лизин	Аргинин	A
	Метионин	Треонин	Лизин	Аргинин	G
G	Валин	Аланин	Аспарагиновая кислота	Глицин	U
	Валин	Аланин	Аспарагиновая кислота	Глицин	C
	Валин	Аланин	Глутаминовая кислота	Глицин	A
	Валин	Аланин	Глутаминовая кислота	Глицин	G

* На этих кодонах цепь обрывается и синтезированные полипептиды отделяются от рибосомы.



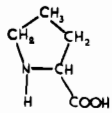
R	Амииокислота
H—	Глиции
CH_3—	Аланин
HO—CH_2	Серии
HS—CH_2	Цистеин
CH_3—CH(OH)—	Треонин
CH_3—CH(CH_3)—	Валин
CH_3—CH(CH_3)—CH_2—	Лейции
CH_3—CH_2—CH(CH_3)—	Изолейцин
CH_3—S—CH_2—CH_2	Метионин
	Фенилаланин
	Тирозин
HOOC—CH_2—	Аспарагиновая кислота
HOOC—CH_2—CH_2—	Глутаминовая кислота
H_2N—CO—CH_2—	Аспарагин
H_2N—CO—CH_2—CH_2—	Глутамин
H_2N—CH_2—CH_2—CH_2—CH_2—	Лизин
H_2N—C(=NH)—NH—CH_2—CH_2—CH_2—	Аргинин
	Гистидин

Продолжение



Триптофан

Пролин



Замещенная аминогруппа Карбоксил

Рис. 2.12. Структура аминокислот.

Специфические свойства каждой из 20 аминокислот, входящих в состав белков, определяются ее боковой цепью (R). Молекула пролина замкнута в кольцо вследствие того, что заместителем в аминогруппе служит собственная боковая цепь аминокислоты.

зуется в результате соединения карбоксильной группы одной аминокислоты с аминогруппой другой. Порядок включения аминокислот в растущую полипептидную цепь, синтезируемую на рибосоме, задан порядком расположения нуклеотидов в матричной РНК, присоединенной к рибосоме, что в свою очередь обусловлено последовательностью нуклеотидов в ДНК. Включение в цепь каждой отдельной аминокислоты определяется группой из трех последовательно расположенных нуклеотидов, которую называют *триплетом,* или *кодоном.* Для некоторых аминокислот существует только один такой кодон, а для других — несколько. В табл. 2.1 представлены все 64 возможные комбинации по три нуклеотида и указан их «смысл» на языке аминокислот (U, C, A и G означают здесь урацил, цитозин, аденин и гуанин соответственно). Считается, что этот код универсален, т. е. свойствен всем формам жизни.

Ферменты

Многие из белков, синтезируемых на рибосомах, регулируют скорость определенных клеточных реакций. Такие белки, обладающие специфической каталитической активностью, называются *ферментами.* Ферменты играют в клетке ключевую роль; именно от них зависит в конечном счете вся природа клетки, поскольку они регулируют химические реакции, в которых синтезируются те или иные клеточные компоненты. У некоторых растений, например, наследственно закрепленное различие между разновидностями с красными и белыми цветками обусловле-

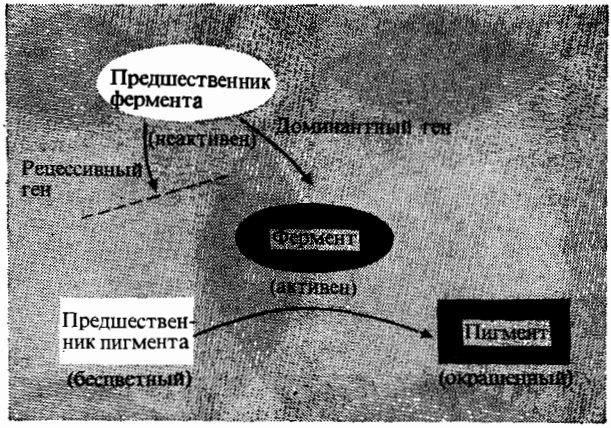


Рис. 2.13. Гены контролируют синтез специфичных ферментов, которые в свою очередь контролируют химизм клетки.

но различием в одной-единственной паре генов. В клетках лепестков у разновидности с красными цветками имеется фермент, способный превращать бесцветное вещество-предшественник в красный пигмент; у разновидности с белыми цветками такого фермента нет. Ядерная ДНК определяет цвет лепестков путем регуляции синтеза этого цитоплазматического фермента, катализирующего образование окрашенного вещества из бесцветного (рис. 2.13). В цитоплазму этот ядерный контроль передается при посредстве матричной РНК, синтезируемой в ядре, но проявляющей свою активность в цитоплазме, на рибосомах.

В любой клетке содержатся тысячи ферментов, и каждый из них регулирует какую-нибудь химическую реакцию или группу взаимосвязанных реакций. Многие ферменты были выделены из клетки, подвергнуты очистке, а затем закристаллизованы. Оказалось, что все ферменты представляют собой белки или состоят преимущественно из белка. Некоторые ферменты содержат небольшую *простетическую группу* небелковой природы. У других молекула способна диссоциировать на две части — бóльшую белковую (*апофермент*) и меньшую небелковую (*кофермент*) (рис. 2.14). В таких случаях ни апофермент, ни кофермент по отдельности не обладают каталитической активностью; при диссоциации каталитическая активность исчезает, но она может полностью восстановиться, если кофермент и апофермент соединятся вновь. Небольшие количества определенных металлов и витаминов играют важную роль в различных физиологических процессах, поскольку эти металлы или витамины являются коферментами тех или иных специфических ферментов; в их отсутствие фермент не способен функционировать

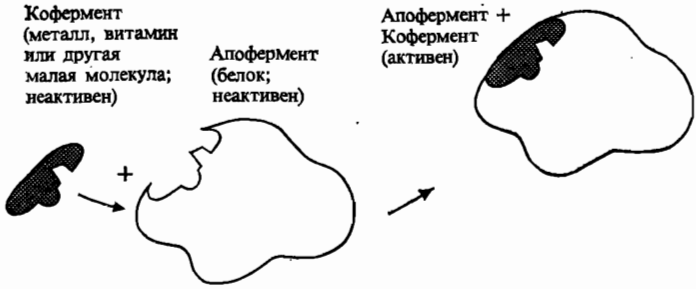


Рис. 2.14. Молекулы некоторых ферментов состоят из крупной белковой части, или апофермента, и значительно меньшего по своим размерам кофермента. В таких случаях активностью обладает только комплекс апофермент—кофермент.

и биохимия клетки приобретает аномальный или даже патологический характер. В состав некоторых ферментов входят, помимо белка, углеводы, липиды или какие-нибудь иные компоненты. В таких случаях говорят о гликопротеидах, липопротеидах и т. п.

Функцию коферментов выполняют такие *металлы*, как железо, марганец, цинк, молибден и магний, и такие *витамины*, как тиамин, рибофлавин, никотиновая кислота и пиридоксин. Как в той, так и в другой группе активный кофермент — это иногда не просто металл или витамин, а более сложная структура. Железо, например, может входить в состав *гема*; оно занимает центральное положение в этой сложной органической молекуле, содержащейся в гемоглобине и некоторых важных окислительных ферментах. Тиамин, рибофлавин и никотиновая кислота встречаются в виде фосфорилированных производных, обеспечивающих активность ряда дыхательных ферментов. Среди так называемых *металлфлавопротеидов* имеются ферменты, которые нуждаются в нескольких типах коферментов; так, альдегидоксидаза в активной форме содержит (помимо основного структурного белка) еще и свободное железо, железо в составе гема и, наконец, рибофлавин в комплексе, носящем название *флавинадениндинуклеотид*. Все эти коферменты необходимы для проявления активности альдегидоксидазы, причем, для того чтобы быть эффективным, каждый из них должен быть присоединен к белку в соответствующем положении.

Ферменты катализируют самые разнообразные химические реакции — синтез, распад, гидролиз, окисление, восстановление и перенос групп (таких, как аминогруппы, метильные группы или остатки фосфорной кислоты). Обычно один фермент катализирует только одну какую-нибудь реакцию или один тип реакций. По-видимому, все ферменты осуществляют свою функцию одним и тем же путем — сначала они образуют химичес-

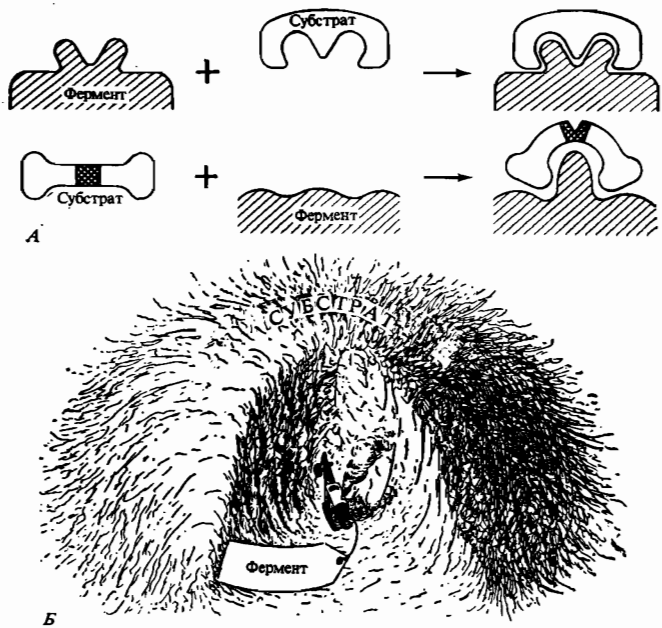


Рис. 2.15. *А.* Фермент-субстратный комплекс. Молекулы некоторых ферментов и субстратов подходят друг к другу по форме, как отдельные части головоломки (*вверху*). В других случаях фермент, связываясь с субстратом, изменяет свою конформацию (*внизу*). Новая конформация фермента влияет и на конформацию молекулы субстрата. (С изменениями по Koshland D. E., Neet K. E. 1968. Ann Rev. Biochem., 37, 359—410.)
Б. Молекулы ферментов выполняют гигантскую работу, никак не сопоставимую с их размерами. (Bonner J., Galston A. W. 1952. Principles of Plant Physiology, San Francisco, Freeman W. H. and Co.)

кий комплекс с теми веществами, на которые действуют (т. е. со своими *субстратами*). Этот фермент-субстратный комплекс претерпевает затем некоторые внутренние перестройки, вызывающие изменения в молекуле субстрата и в конечном итоге приводящие к высвобождению продуктов реакции (рис. 2.15, А). Представим себе, что две малые молекулы A и B способны медленно вступать в соединение с образованием более крупной молекулы AB и что фермент E ускоряет (катализирует) эту реакцию. Суммарная реакция

$$A + B \xrightarrow{E} AB$$

состоит, как можно показать, из следующих этапов:

$$E + A \longrightarrow E \cdot A$$
$$E \cdot A + B \longrightarrow E \cdot A \cdot B$$
$$E \cdot A \cdot B \longrightarrow E + AB$$

Суммируя эти уравнения, мы и получим реакцию $A+B \longrightarrow AB$, в которой фермент в качестве участника реакции не фигурирует. Фермент в суммарной реакции выступает как катализатор благодаря тому, что на последнем этапе происходит его регенерация; небольшого количества фермента оказывается достаточно для того, чтобы вызвать весьма значительные общие изменения на уровне субстрата и продукта (см. рис. 2.15, *Б*). Во многих случаях скорость катализируемой ферментом реакции изменяется с увеличением концентрации субстрата [S] так, как показано на рис. 2.16. При постоянной концентрации фермента зависимость между v и [S] оказывается почти линейной до тех пор, пока [S] мала, т. е. пока добавление каждой новой единицы S увеличивает количество ES; однако v почти не зависит от [S] при высоких значениях [S], т. е. тогда, когда практически весь фермент находится в форме ES. Построив график двойных обратных величин, т. е. график зависимости $1/v$ от 1/[S], мы получим прямую (рис. 2.17). Преимущество этого способа изображения состоит в том, что он позволяет анализировать биохимическую реакцию при нарушении функции фермента. Известно, например, что при действии некоторых ингибиторов, конкурирующих с субстратом за связывание с активным центром фермента, изменяется наклон прямой, но не изменяется величина отрезка, отсекаемого этой прямой на оси ординат. Подобный анализ полезен тогда, когда требуется изыскать какой-нибудь способ, который позволил бы вывести фермент из блокированного состояния.

Итак, клеточные ферменты, локализующиеся в различных клеточных органеллах или в цитоплазме, непосредственно управляют деятельностью всего биохимического аппарата клетки.

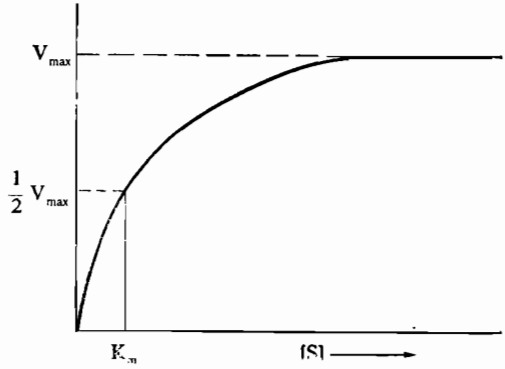


Рис. 2.16. График, описывающий зависимость между скоростью катализируемой ферментом реакции и концентрацией субстрата для случая, когда концентрация фермента постоянна. V_{max} — максимальная скорость, достигаемая, когда все активные центры фермента связаны с субстратом. K_m — концентрация субстрата при 1/2 V_{max}.

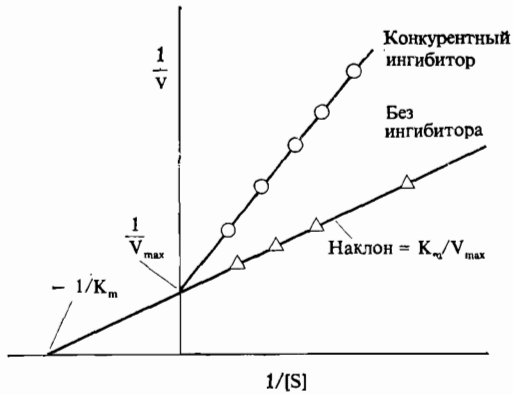


Рис. 2.17. Тот же график для катализируемой ферментом реакции представляет собой прямую, если он описывает зависимость между величиной, обратной скорости реакции, и величиной, обратной концентрации субстрата (график двойных обратных величин). Прямая пересекает ось ординат в точке $1/V_{max}$, а ее пересечение с осью абсцисс (при экстраполяции) дает $1/K_m$. При действии конкурентного ингибитора (т. е. ингибитора, конкурирующего с субстратом за связывание с активным центром фермента) изменяется наклон прямой, но не величина V_{max}.

Все клетки таковы, каковы они есть, благодаря своему химизму; химизм клеток определяется ферментами; природа ферментов определяется цитоплазматической РНК; специфичность же этой РНК в свою очередь определяется ДНК, содержащейся в ядре и в некоторых других клеточных органеллах.

МИТОХОНДРИИ

В типичной клетке имеется множество *митохондрий,* рассеянных по всей цитоплазме дыхательных органелл, по форме слегка напоминающих огурец. Длина их колеблется обычно от одного до нескольких микрометров, а ширина составляет около 0,5 мкм, хотя в особо активных клетках содержатся иногда более крупные и более многочисленные митохондрии. Каждая митохондрия окружена двойной мембраной; внутренняя мембрана образует множество пластинчатых выростов, которые называются *кристами* (рис. 2.18). Эта внутренняя мембрана делит, таким образом, митохондрию на два отсека, или компартмента: пространство между внутренней и наружной мембранами митохондрии и внутренний матрикс, ограниченный внутренней мембраной.

Наружная мембрана митохондрии легко проницаема для большей части малых молекул и ионов. Различные органические молекулы, и в их числе пируват — трехуглеродное соединение, образующееся при распаде шестиуглеродных сахаров в цито-

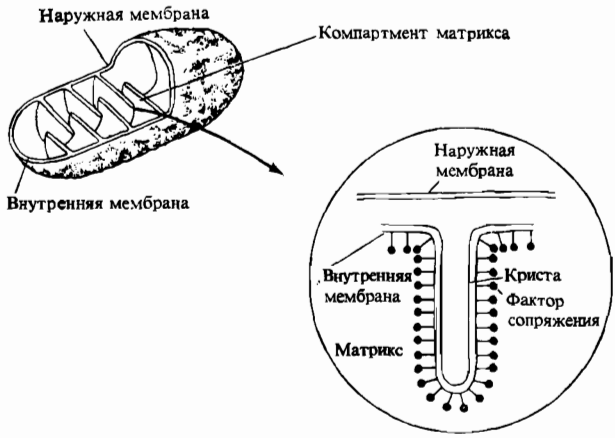


Рис. 2.18. Схематическое изображение митохондрии. Справа отдельный участок митохондрии изображен при большем увеличении.

Наружная мембрана митохондрии (видимая при бо́льшем увеличении как две параллельные линии) проницаема для малых молекул и ионов. Внутренняя мембрана (при большем увеличении также две линии) образует проникающее во внутреннее пространство выросты, или *кристы*. На этих мембранах размещаются наборы переносчиков электронов, расположенных в определенной последовательности. «Грибовидные выросты» (маленькие шарики на ножках на схеме справа), находящиеся на внутренней мембране митохондрии, участвуют в синтезе АТР (их называют фактором сопряжения; гл. 5). Компартмент матрикса содержит ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса. В матриксе содержатся также митохондриальные ДНК и РНК.

плазме (гл. 5), проходят сквозь эту мембрану и затем окисляются до CO_2 и H_2O в серии ферментативных реакций. При окислении молекул, протекающем внутри митохондрии, высвобождающаяся энергия запасается в форме особых — богатых энергией — фосфатных связей аденозинтрифосфата (АТР) (гл. 4). Энергию этих связей клетка может использовать для выполнения самой различной работы, и, следовательно, именно непрерывное окисление в митохондриях снабжает ее необходимой «энергетической валютой» в виде АТР.

Поступающий в митохондрию пируват сначала распадается на CO_2 и «активированный ацетат» — двууглеродный фрагмент, вовлекаемый в цикл окислительных реакций, носящий название *цикла Кребса* (подробно цикл Кребса обсуждается в гл. 5). Каждая из реакций этого цикла катализируется особым ферментом, присутствующим в матриксе митохондрии. На отдельных этапах цикла электроны и протоны переносятся от промежуточных продуктов цикла на дыхательные ферменты, содержащие такие производные витаминов, как NAD^+ (производное никотиновой кислоты) и FAD (производное рибофлавина). Эти переносчики переходят таким путем в восстановленную форму,

NADH и $FADH_2$, а затем передают свои электроны и протоны другим переносчикам, входящим в состав дыхательных ансамблей. В конечном счете они передаются кислороду, который в результате этого восстанавливается до H_2O. Переносчики электронов, расположенные в определенном порядке, размещаются на внутренних мембранах митохондрий. Когда электроны и протоны передаются от одного переносчика к другому, высвобождающаяся энергия используется для синтеза ATP из ADP и неорганического фосфата (P_i). Впоследствии при распаде ATP до ADP и P_i энергия вновь высвобождается и может использоваться в каких-нибудь других реакциях или процессах, идущих с потреблением энергии.

ХЛОРОПЛАСТЫ И ДРУГИЕ ПЛАСТИДЫ

Уникальной особенностью растительных клеток является присутствие в них ряда разнообразных цитоплазматических телец, так называемых *пластид*. Среди этих пластид важнейшую

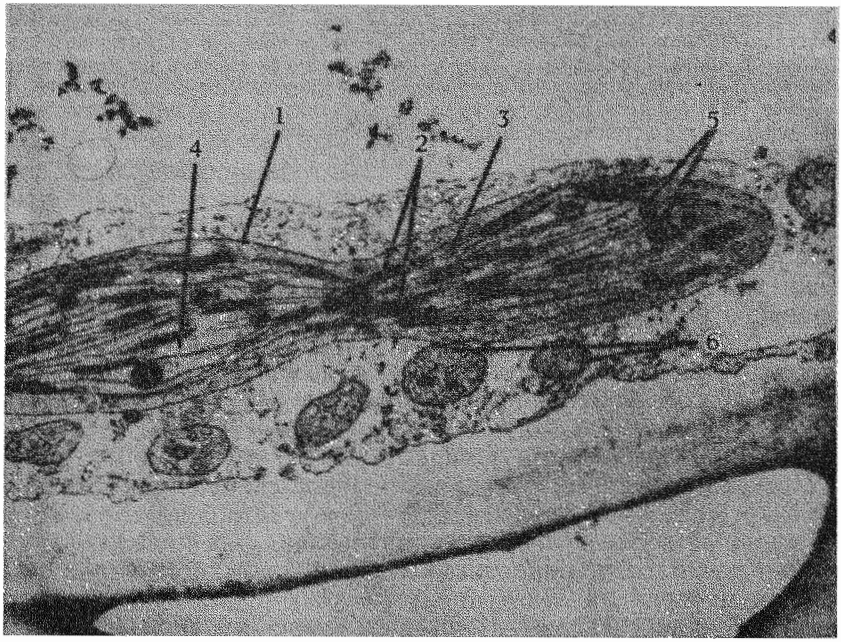


Рис. 2.19. Хлоропласт *Samanea saman*, находящийся, по-видимому, в процессе деления. (С любезного разрешения Morse M. J., Yale University.)
Видны две мембраны, образующие оболочку (*1*) хлоропласта; граны (*2*), т. е. стопки тилакоидов; мембраны стромы (*3*), связывающие между собой граны; строма (*4*) и многочисленные жировые капельки (*5*). В цитоплазме, окружающей хлоропласт, видно несколько митохондрий (*6*). (×16 000.)

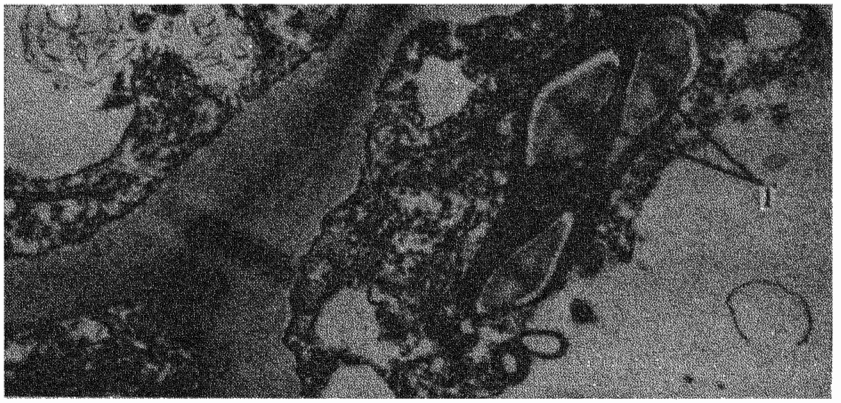


Рис. 2.20. Хлоропласт *Samanea*, содержащий несколько крупных крахмальных зерен (*1*). (×16 000.) (С любезного разрешения Morse M. J., Yale University.)

роль в зеленой растительной клетке играют *хлоропласты* (рис. 2.19 и 2.20) — центры фотосинтетической активности, в которых сосредоточены весь хлорофилл и все вспомогательные пигменты, связанные с фотосинтезом.

У высших растений хлоропласты по форме напоминают линзу. Диаметр их равен 5—8 мкм, а толщина — приблизительно 1 мкм. Каждый хлоропласт окружен двойной мембраной (обладающей избирательной проницаемостью) и содержит также сложную внутреннюю систему мембран. Основная структурная единица хлоропластов — *тилакоид* — представляет собой тонкий, плоский мешочек, ограниченный однослойной мембраной. В нем находятся хлорофилл, вспомогательные пигменты и ферменты, принимающие участие в фотохимических реакциях фотосинтеза. Тилакоиды собраны в группы наподобие стопки монет. Эти стопки называются *гранами*. Все пространство между гранами заполнено бесцветной *стромой*, в которой содержатся многие ферменты, участвующие в фиксации CO_2. В клетке имеется в среднем около 50 хлоропластов, причем каждый хлоропласт развивается, как полагают, из *пропластиды*. По-видимому, пропластиды способны реплицироваться путем какого-то деления (именно так и увеличивается их число в клетке); зрелые хлоропласты также иногда проявляют способность к репликации, однако это наблюдается реже. У этиолированных (выросших в темноте) растений пропластиды называются *этиопластами*.

Будучи мельче хлоропластов, пропластиды не обладают и свойственной хлоропластам ламеллярной (слоистой) структурой. Вместо этого они содержат *проламеллярное тело* — упорядоченный, «паракристаллический» центр каналов, которые пос-

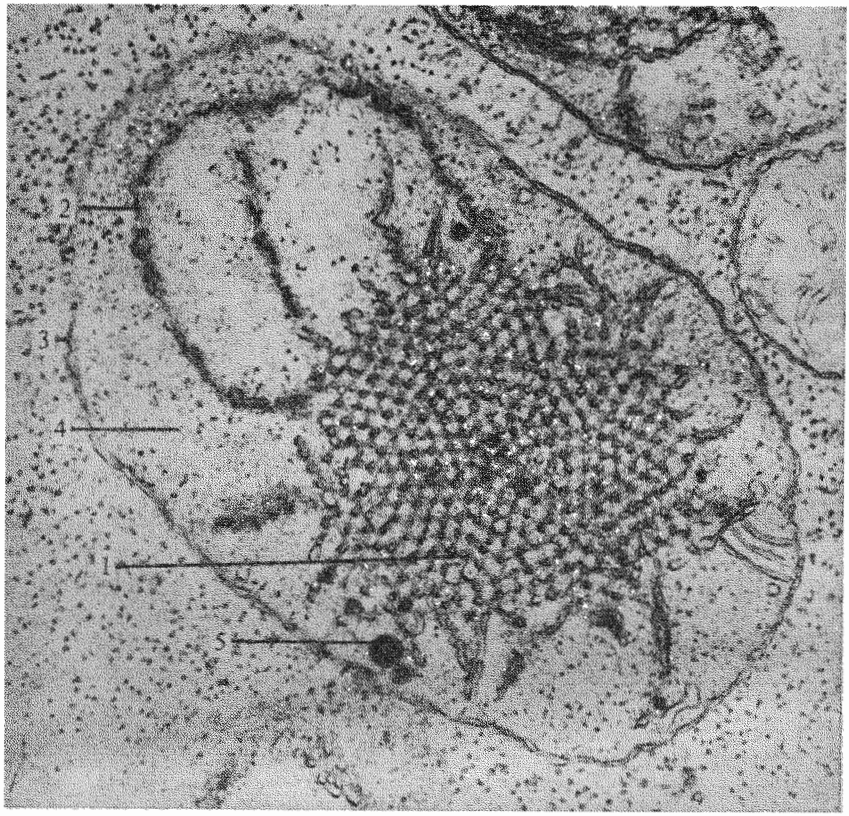


Рис. 2.21. Этиопласт (пропластида) из первичного листа 10-дневного растения гороха, выращенного в темноте. (С любезного разрешения Hurkman W. J., Purdue University.)

Отметьте высокоупорядоченную структуру проламеллярного тела (*1*), из которого при освещении должны развиться граны. Видно, что в левом верхнем углу одна грана (*2*) уже начала развиваться. Видны также две мембраны оболочки (*3*) пластиды, строма (*4*) и жировая капелька (*5*). (×44 000.)

ле надлежащей стимуляции светом изменяют свою ориентацию и превращаются в параллельные слои (рис. 2.21). У цветковых, или покрытосеменных, растений зрелые хлоропласты могут развиться из пропластид только при освещении, тогда как у некоторых голосеменных это превращение завершается и в полной темноте. Другое различие между большинством голосеменных и покрытосеменных связано с их относительной способностью превращать пигмент протохлорофиллид в хлорофилл, т. е. осуществлять реакцию, в которой к молекуле протохлорофиллида присоединяются два атома водорода и остаток фитола («фитоль-

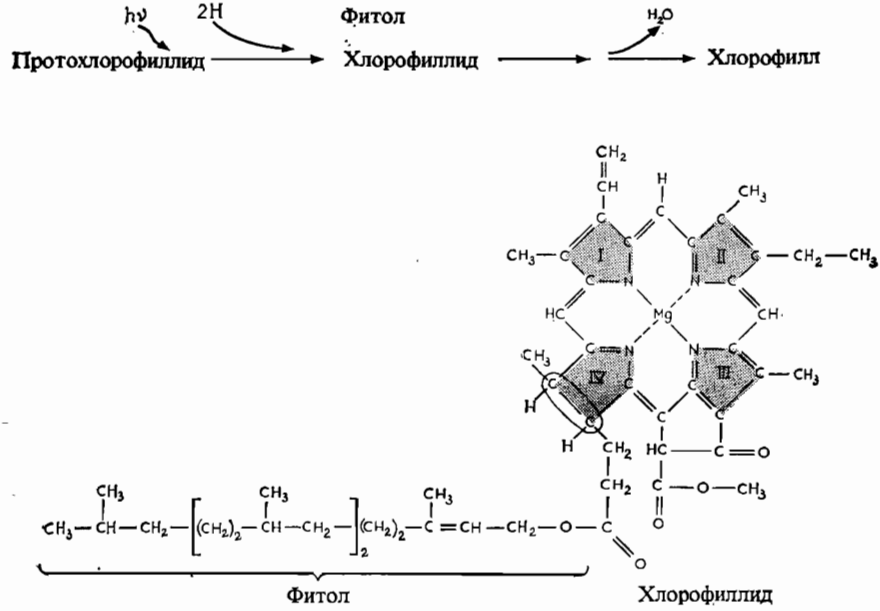


Рис. 2.22. У покрытосеменных к протохлорофиллиду под действием света присоединяются два атома водорода, в результате чего он превращается в хлорофиллид. Последующее присоединение остатка фитола переводит хлорофиллид в хлорофилл. Внизу показана структура хлорофилла *а*. Обратите внимание на атом магния, занимающий центральное положение, и на присоединенные к нему четыре пиррольных кольца (I—IV). Эта структура напоминает гем, у которого в центре находится атом железа, также соединенный с четырьмя пиррольными кольцами. В протохлорофилле группа —С—С— в кольце IV (отмечена овальной рамкой) заменена группой —С=С—.

ный хвост») (рис. 2.22). У всех покрытосеменных для этого превращения необходим свет, а у некоторых голосеменных оно может происходить и в темноте. В тканях корня хлоропласты обычно не развиваются даже на свету, однако у некоторых растений, в частности у моркови и у ипомеи, клетки корня могут на свету зеленеть. Вопрос о том, почему пластиды в цитоплазме некоторых клеток не достигают зрелости, остается пока открытым.

Хлоропласты содержат свою, специфическую, ДНК, которая отличается от ядерной ДНК и передается по наследству через пропластиды, находящиеся в цитоплазме материнской клетки (яйцеклетки); от отцовского растения (через пыльцевую клетку) хлоропластная ДНК не наследуется. Содержащиеся в хлоропласте ферменты кодируются либо ядерной, либо хлоропластной ДНК, некоторые же из них, например рибулозобисфосфаткарбоксилаза, состоят из двух белковых субъединиц, из

которых одна кодируется ядерной ДНК, а другая — ДНК пластиды. В хлоропластах содержатся также рибосомы, РНК, аминокислоты и ферменты, необходимые для синтеза белка. Все это придает хлоропластам известную автономность, т. е. делает их в какой-то мере независимыми от остальных клеточных структур. Поэтому некоторые биологи полагают, что хлоропласты — это потомки каких-то посторонних организмов, которые когда-то случайно внедрились в незеленые клетки и тем самым сделали их автотрофными (способными самостоятельно создавать необходимые им питательные вещества путем фотосинтеза). Согласно этой гипотезе, фотосинтезирующие одноклеточные организмы, лишенные окруженных мембраной органелл *(прокариоты)*, некогда случайно объединились с гетеротрофными организмами (неспособными к фотосинтезу и, следовательно, зависящими в своем питании от предобразованных питательных веществ). В эволюционном смысле это оказалось выгодным, и потому такой симбиотический (взаимовыгодный) союз сохранился в виде современной *эукариотической* растительной клетки, имеющей окруженное мембраной ядро и другие органеллы. В пользу такой точки зрения свидетельствуют результаты исследований ультраструктуры клеток. В этих исследованиях выявилось разительное сходство между хлоропластами высших растений и сине-зелеными водорослями, у которых нет ни ядра, ни окруженных мембраной хлоропластов, а имеются только пронизывающие цитоплазму ламеллы (рис. 2.23). Митохондрии также содержат специфическую ДНК и аппарат белкового синтеза, а следовательно, и они, возможно, являются потомками каких-то свободноживущих организмов. Отмечено, что митохондрии обнаруживают известное структурное сходство с некоторыми примитивными бактериями, а их ДНК в химическом отношении родственна ДНК прокариотических организмов.

Сторонники гипотезы, о которой идет речь, указывают, что если, например, одноклеточное жгутиковое *Euglena* выращивать на протяжении нескольких поколений при довольно высоких температурах, то размножение самих клеток будет опережать размножение их хлоропластов, так что клетки будут постепенно все больше и больше бледнеть. В конце концов в результате такого «разбавления» образуются совсем бесцветные клетки, в которых не будет уже ни одного хлоропласта и ни одной пропластиды. Эти клетки так и останутся незелеными, навсегда утратившими способность к автотрофии. Можно также вызвать исчезновение хлоропластов, воздействуя на клетки стрептомицином и некоторыми другими веществами. Иными словами, клетки можно «вылечить» от «заселивших» их хлоропластов с помощью либо тепловой терапии, либо химиотерапии.

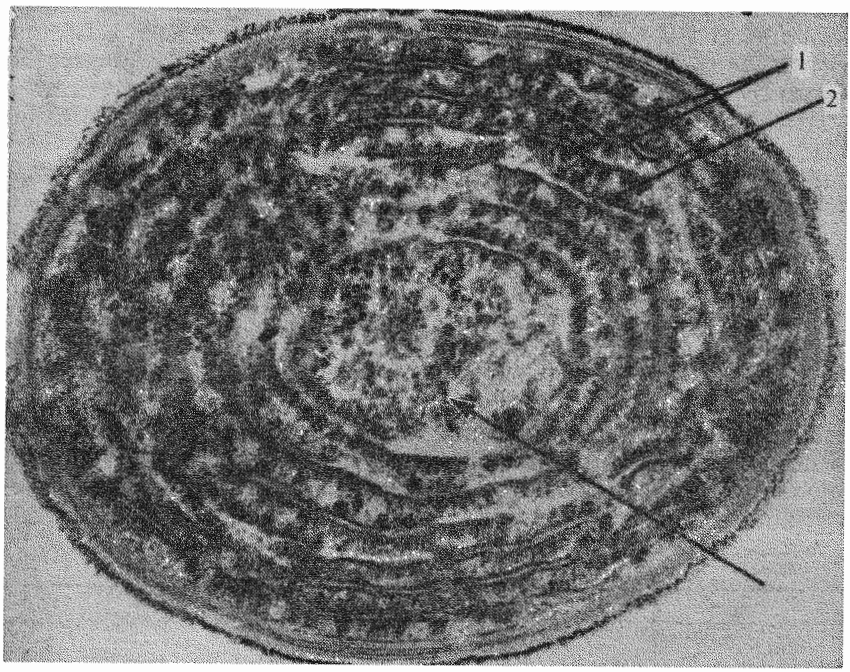


Рис. 2.23. Электронная микрофотография сине-зеленой водоросли *Synechococcus lividus*. (Edwards M. R. опубликована в статье Gantt E. 1975. BioScience, **25**, 781—788.)

Видно, что фотосинтетические ламеллы (*1*) и строма (*2*) распределены по всей клетке. На ламмелах находятся дисковидные фикобилисомы (показаны стрелкой), содержащие несколько различных пигментов. (×54 000.) Обратите внимание на сходство между этой клеткой и хлоропластом высшего растения (рис. 2.19).

Биологи научились выделять из клеток интактные хлоропласты методом дифференциального центрифугирования. Можно показать, что эти хлоропласты в течение некоторого времени сохраняют все свойства, присущие фотосинтетическому аппарату клетки. Изолированные интактные хлоропласты на свету фиксируют CO_2, высвобождают O_2 и генерируют высокоэнергетические фосфатные связи. Однако вне клетки хлоропласты не в состоянии ни поддерживать свое собственное существование, ни размножаться. Если они действительно присутствуют в клетке как «захватчики», некогда проникшие в нее извне, то приходится признать, что существование их теперь в большой мере зависит от остальных клеточных структур.

В хлоропластах локализуются различные пигменты. Самый важный из них, *хлорофилл*, — единственный пигмент, непосредственно участвующий в фотосинтезе, — встречается в несколь-

ких формах, слегка отличающихся одна от другой по спектрам поглощения. У некоторых водорослей хлоропласты особенно богаты *фикобилинами* — синим или красным, а в хлоропластах большинства высших растений присутствуют окрашенные в желтый, оранжевый или красный цвет *каротиноиды*. По-видимому, каротиноиды на свету защищают хлорофилл от разрушающего действия молекулярного кислорода. Кроме того, они повышают эффективность фотосинтеза, поглощая и передавая хлорофиллу энергию тех длин воли, которые хлорофиллом не поглощаются, благодаря чему эта энергия может все же использоваться для фотосинтеза. На протяжении почти всего вегетационного периода каротиноиды в листьях незаметны, поскольку их окраска маскируется высокой концентрацией хлорофилла; осенью же, когда концентрация хлорофилла в стареющих листьях снижается, ярко окрашенные каротиноиды выступают на первый план, так что осенняя окраска листвы зависит в основном именно от них. В какой-то мере, правда, на нее влияют и некоторые другие пигменты, находящиеся вне хлоропластов, например ярко-красные антоцианы, присутствующие в клеточных вакуолях.

СПЕКТРЫ ПОГЛОЩЕНИЯ И ПИГМЕНТЫ

Пигменты представляют собой соединения, способные в силу своей электронной структуры поглощать излучение определенной длины волны в видимой части спектра. График, описывающий зависимость поглощения от длины волны, носит название *спектра поглощения*. Спектр поглощения данного соединения может быть уникальным, т. е. он может однозначно характеризовать это соединение, но если даже это не так, то он все же позволяет нам составить хотя бы некоторое представление о структуре поглощающего вещества.

Для того чтобы исследовать спектр поглощения какого-либо соединения, требуется монохроматический свет. Его получают при помощи призмы, дифракционной решетки или же светофильтра. Затем световой пучок пропускают через раствор изучаемого пигмента и сравнивают прошедшую через раствор световую энергию с энергией падающего пучка света. Поглощение энергии зависит от *коэффициента поглощения* (α) пигмента, от его концентрации (c) и от длины оптического пути (l). Эту зависимость — ее часто называют законом Бэра-Ламберта — можно записать в следующем виде:

$$\ln \frac{I_0}{I} = \alpha c l,$$

где I_0 — энергия падающего света, а I — энергия света, прошедшего через раствор. Для растворов обычно пользуются десятич-

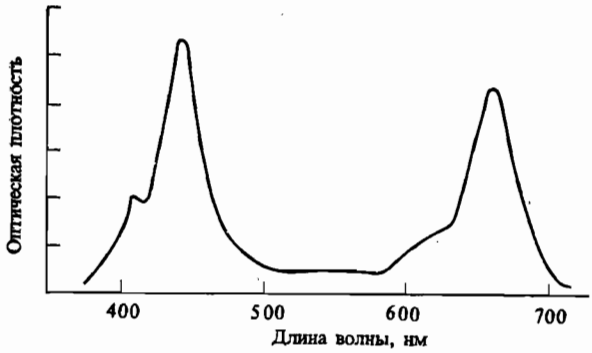


Рис. 2.24. Спектр поглощения хлорофилла *b* в органическом растворителе.

ным логарифмом и вместо коэффициента поглощения (α) используют коэффициент экстинкции (ε). Мы можем теперь написать

$$\lg \frac{I_0}{I} = \varepsilon c l,$$

где c — концентрация в моль/л, l — оптический путь в см и ε — коэффициент молярной экстинкции в л/моль/см. Величину $\lg \frac{I_0}{I}$ называют *поглощением* (A), или оптической плотностью (OD).

В *спектрофотометре* осуществляются получение монохроматического светового пучка, пропускание его попеременно через раствор изучаемого вещества и через чистый растворитель, измерение I_0 и I и регистрация логарифма их отношения. Типичный спектр поглощения хлорофилла *b* в органическом растворителе представлен на рис. 2.24. Этот пигмент окрашен в зеленый цвет, потому что он поглощает в синей (400—450 нм) и красной (600—700 нм) областях спектра, но пропускает зеленые и желтые лучи.

В клетках высших растений помимо хлоропластов содержатся еще и другие типы пластид, лишенные характерных для хлоропластов ламеллярной структуры и фотосинтетического аппарата. Среди этих пластид различают бесцветные *лейкопласты* и окрашенные *хромопласты,* окраска которых определяется высокой концентрацией каротиноидных пигментов. Подобно хлоропластам, эти тельца, по-видимому, передаются по наследству через какие-то структуры типа пропластид, присутствующие в материнской цитоплазме. Лейкопласты играют в клетке роль

хранилищ для запасных питательных веществ, таких, например, как крахмал, а потому, вероятно, у них имеется и ферментный аппарат, необходимый для синтеза этих веществ из более мелких молекул-предшественников. Хромопласты, по всей вероятности, способствуют опылению растений и распространению семян, так как они придают цветкам и плодам их яркую окраску, привлекающую животных. Как правило, хромопласты в клетке не развиваются, если в ней имеются хлоропласты. В некоторых зреющих плодах, например в томатах, переход от зеленой окраски к желтой, а затем к красной отражает три последовательные стадии развития: преобладание хлоропластов, убыль хлоропластов и рост числа хромопластов, нагруженных каротиноидами. Причины этого перехода не вполне ясны.

ВАКУОЛЬ

Вакуоль — это обширный центральный отдел цитоплазмы, окруженный избирательно проницаемой мембраной (*тонопластом*) и заполненный водным раствором солей и органических веществ, а также различными отходами метаболизма. В молодой клетке имеется множество мелких вакуолей, общий объем которых составляет, однако, лишь весьма небольшую долю от объема всей клетки (рис. 2.25). С ростом клетки эти мелкие вакуоли увеличиваются в результате поступления воды (гл. 6) и в конечном счете сливаются в одну большую центральную вакуоль, занимающую иногда свыше 90% общего объема клетки. Центральная вакуоль оказывает давление на цитоплазму и клеточные стенки. Это давление вносит свой вклад в поддержание формы растительного организма и придание ему надлежащей жесткости.

Тонопласт формируется по-разному. Часто он возникает из предобразованных мембран эндоплазматического ретикулума или *аппарата Гольджи* (последний мы опишем ниже). При определенных условиях тонопласт, по-видимому, образуется в результате ограниченной гидратации одного из участков цитоплазмы с последующим синтезом новой мембраны. На электронных микрофотографиях тонопласт толще плазмалеммы и окрашен более интенсивно. Поскольку вакуоль сильно отличается от цитоплазмы по составу растворенных веществ, следует заключить, что и по характеристикам проницаемости тонопласт и плазмалемма различны. Возможно, что различны также их *ионные насосы* — присутствующие в мембранах специализированные белки, транспортирующие растворенные вещества через мембранный барьер с использованием энергии АТР. У большей части растений pH (см. ниже) вакуолярного сока колеблется в пределах 3,5—5,5, но есть и такие виды, у которых он равен

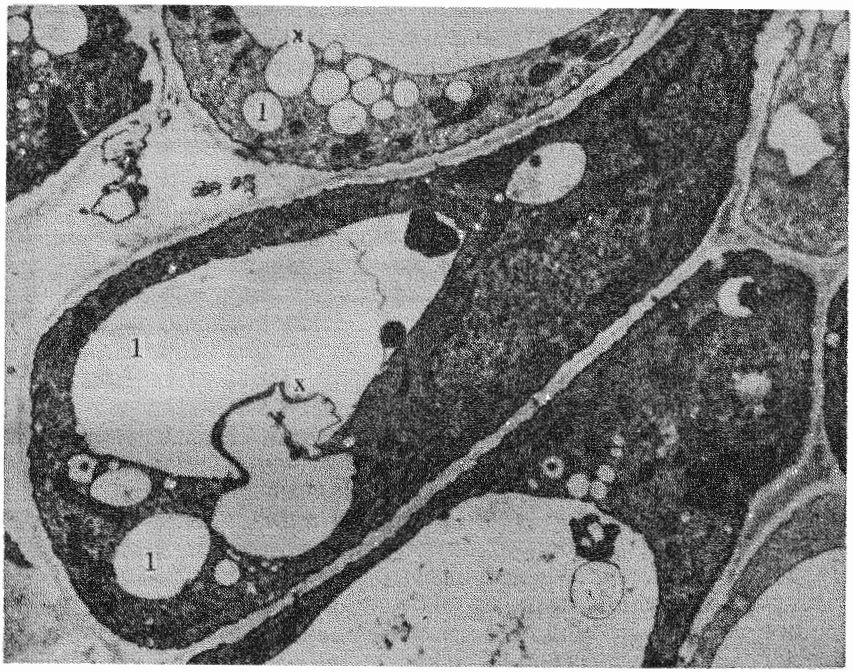


Рис. 2.25. Молодые паренхимные клетки, выращиваемые в культуре. (С любезного разрешения Wilson H. T., University of Alabama at Huntsville.)
Эти клетки начали увеличиваться с формированием в цитоплазме одной или нескольких вакуолей (*1*). В верхней клетке много мелких вакуолей, а в нижней мелкие вакуоли сливаются в одну крупную. Обратите внимание на слияние двух вакуолей на участках, отмеченных крестиком (X): видно, что и мембраны, и цитоплазма между сливающимися вакуолями распадаются.

1,0, тогда как pH цитоплазмы близок к 7,0. Столь большая разница в концентрации водородных ионов между вакуолярным соком и цитоплазмой заставляет предположить, что в тонопласте имеются какие-то насосы, перекачивающие ионы H^+ из цитоплазмы в вакуоль. По всей вероятности, эти насосы способствуют поддержанию pH цитоплазмы на должном уровне. Такой контроль жизненно важен, поскольку регулирующие метаболизм ферменты сосредоточены главным образом в цитоплазме, а активность ферментов очень сильно зависит от pH. В вакуоли могут, следовательно, храниться и накапливаться ионы и различные вещества, которые в противном случае могли бы нарушить клеточный метаболизм. К таким веществам относятся, в частности, органические кислоты или их соли (часто встреча-

ется, например, оксалат кальция), пигменты (такие, как антоцианы) и фенольные соединения (например, таннины).

Все наши современные представления о свойствах тонопласта основываются, во-первых, на результатах ультраструктурных исследований и, во-вторых, на выявлении различий в составе вакуоли и цитоплазмы. Попытки выделить тонопласт из прочих мембранных фракций не имели успеха вплоть до недавнего времени, когда наконец удалось разработать методику отделения интактных вакуолей от остального клеточного содержимого (рис. 2.26). Первый этап этой процедуры сводится к получению сферических *протопластов* путем ферментативного переваривания клеточных стенок в высококонцентрированном растворе какого-нибудь осмотически активного вещества. Затем протопласты переносят в менее концентрированную (гипотоническую) среду. Здесь они поглощают воду, набухают и в конце концов разрываются, высвобождая вакуоли. После этого дифференциальным центрифугированием отделяют вакуоли от органелл и от инкубационной среды. Первые же анализы таких изолированных вакуолей показали, что в тонопласте сосредоточены ферменты, регулирующие транспорт солей. В настоящее время во многих лабораториях проводятся дополнительные эксперименты, цель которых состоит в том, чтобы определить характеристики проницаемости и ферментный состав тонопласта; такого рода сведения значительно расширили бы наши представления о роли тонопласта в регуляции клеточного метаболизма.

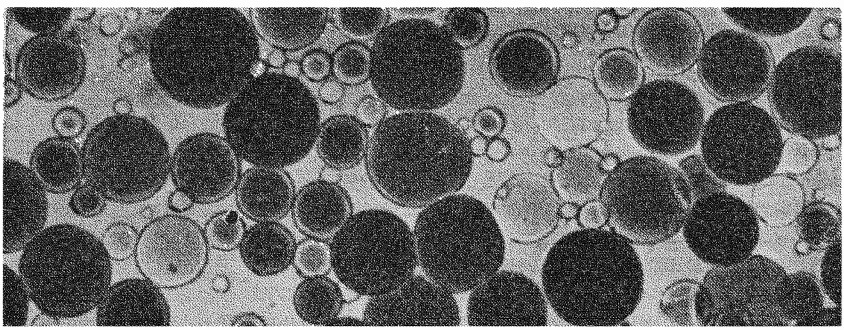


Рис. 2.26. Микрофотография вакуолей, выделенных из двух окрашенных видов *Tulipa*. (Wagner G. J., Siegelman H. W. 1975. Science, 190, 1200.)

Для того чтобы выделить вакуоли, лепестки сначала разрезали бритвенным лезвием на мелкие кусочки. Эти кусочки инкубировали с ферментом, растворяющим клеточные стенки, и таким путем высвободили протопласты. Протопласты в свою очередь инкубировали в растворе, вызывающем их набухание, завершающееся разрывом плазмалеммы. После этого легким помешиванием удалось высвободить из цитоплазмы вакуоли и другие органеллы.

КИСЛОТНОСТЬ, pH И БУФЕРЫ

Кислотность и щелочность. Кислотой называют вещество, способное отдавать протон (H^+), а основанием — вещество, способное его присоединять. Если добавить к какой-либо водной системе кислоту, то концентрация протонов в системе повысится; если же добавить основание, то оно будет присоединять протоны и тем самым снижать их концентрацию. Это в свою очередь приведет к возрастанию концентрации ионов OH^-, потому что при диссоциации воды

$$H_2O \rightleftarrows H^+ + OH^-;$$

между H^+, OH^- и H_2O поддерживается равновесие.

Таким образом, в водных системах кислотность=$[H^+]$, а щелочность=$[OH^-]$ (квадратные скобки означают здесь концентрацию в грамм-атомах или грамм-молекулах на литр, т. е. молярность раствора). В водных растворах $[H^+] \times [OH^-] = 10^{-14}$. Поскольку $[H^+]$ и $[OH^-]$ связаны обратно пропорциональной зависимостью, мы можем, зная $[H^+]$, определить $[OH^-]$. В нейтральном растворе (с равными концентрациями ионов водорода и гидроксила) $[H^+] = [OH^-] = 10^{-7}$ М.

pH. Кислотность клеточного сока колеблется у растений от 10^{-1} до 10^{-7} М, т. е. может различаться в миллион раз. При таком большом диапазоне различий для удобства приходится выражать кислотность в логарифмической шкале, через десятичный логарифм концентрации водородных ионов (выраженной в моль/л), взятый с обратным знаком. Для этой величины принято обозначение pH:

$$pH = -\lg [H^+].$$

Следовательно, если $[H^+] = 10^{-x}$М, то pH=x. Соответственно снижение pH на одну единицу означает десятикратное увеличение кислотности, а повышение на одну единицу — десятикратное ее уменьшение.

Кислотность для растений очень важна, и в частности важна для их роста. Оптимальный для деятельности ферментов диапазон pH крайне узок — обычно ферменты наиболее активны при значениях pH, близких к нейтральному. В цитоплазме поддерживается pH ~ 7 благодаря буферам (см. ниже), а также насосам, перекачивающим ионы H^+ в вакуоль или из вакуоли. Вакуоль у растений служит резервуаром для органических кислот, поэтому pH ее содержимого колеблется обычно в пределах 3,5—5,5; однако в клетках некоторых плодов pH вакуолярного сока равен 1,0. Активность АТР-генерирующих систем в хлоропластах и митохондриях зависит от разности pH между двумя сторонами мембраны, окружающей органеллу (гл. 4 и 5).

Когда биохимики выделяют какие-нибудь органеллы или вещества из растительных клеток, они всегда следят за тем, чтобы экстрагирующая среда была соответствующим образом забуферена (обычно в пределах pH 6—8), т. е. чтобы содержащиеся в клеточных вакуолях кислоты были нейтрализованы, так как в противном случае может произойти денатурация клеточных ферментов. Рост растений в большой степени зависит от pH почвенного раствора, главным образом потому, что именно pH определяет доступность находящихся в почве питательных веществ, а крайние значения pH могут обусловливать также и токсические эффекты (оптимальным для роста оказывается обычно pH, близкий к нейтральному; см. гл. 7 и 14).

Титруемая кислотность. Истинную кислотность растительного сока выражают через концентрацию водородных ионов, а *титруемую кислотность* определяют по количеству щелочи, расходуемой на нейтрализацию сока (на доведение его pH до 7). Предсказать титруемую кислотность по концентрации водородных ионов невозможно, потому что в растительном соке содержатся слабые кислоты, у которых степень диссоциации мала. Истинная кислотность равна титруемой лишь в том случае, если кислота полностью диссоциирована, т. е. если это *сильная кислота.* По определению

$$1{,}0 \text{ н. } HCl = 1 \text{ г-атом/л (титруемая кислотность)},$$

$$[H^+] \text{ в } 1 \text{ н. } HCl = 1, \quad \text{или} \quad 10^0 \text{ М}.$$

При полной диссоциации 1 н. HCl соответствует pH 0, поскольку $-\lg 1 = 0$. (В действительности, однако, диссоциация не бывает полной и 1,0 н. HCl соответствует pH 0,10.)

Слабой кислотой называют такую кислоту, у которой диссоциирована лишь небольшая часть молекул. В 1 н. уксусной кислоте (CH_3COOH) доля диссоциированных молекул составляет всего 0,42%.

$$[H^+] \text{ в } 1 \text{ н. } CH_3COOH = \frac{0{,}42}{100} \times 1 = 0{,}0042, \quad \text{или} \quad 10^{-2{,}37}.$$

Таким образом, 1 н. CH_3COOH, соответствует pH 2,37, поскольку $-\lg 0{,}0042 = 2{,}37$.

Однако, хотя истинная кислотность 1 н. HCl в 200 с лишним раз выше, чем у 1 н. CH_3COOH, на титрование равных объемов этих растворов расходуется одно и то же количество щелочи. Дело в том, что, по мере того как щелочь связывает ионы H^+ в растворе уксусной кислоты, часть ранее недиссоциированных молекул уксусной кислоты диссоциирует, так что общее количество диссоциированной формы все время поддерживается на уровне 0,42%. Иными словами, количество ионов H^+ в растворе непрерывно пополняется, пока все потенциально присутствовавшие в нем ионы H^+ не будут связаны щелочью.

Буферы. В растительных клетках содержатся так называемые *буферы* — смеси веществ, способные поддерживать pH на постоянном уровне. У слабой кислоты почти все ее титруемые водородные ионы присутствуют в виде *потенциальных* ионов H^+. Поэтому если приготовить смесь из такой кислоты и какой-нибудь ее соли, то даже при добавлении больших количеств H^+- или OH^--ионов pH среды будет оставаться практически постоянным. Подобную смесь называют «буфером» за ее способность предотвращать изменения pH. Для слабой кислоты HA (где A означает любой анион, например ацетат)

$$\frac{[H^+] \times [A^-]}{[HA]} = K \text{ (константа диссоциации)}.$$

В состоянии равновесия отношение между недиссоциированными молекулами и ионами остается постоянным; у слабой кислоты оно может быть, например, равно $9HA : 1H^+ : 1A^-$. С добавлением того или иного основания равновесие нарушается, так как вводятся OH^--ионы, связывающие ионы H^+. Однако характерное для равновесия отношение немедленно снова восстанавливается благодаря диссоциации некоторой части молекул HA, запас которых очень велик; поэтому концентрация водородных ионов $[H^+]$ остается практически неизменной.

Для того чтобы pH не менялся также и при добавлении ионов H^+, буфер должен иметь еще и резерв анионов (A^-). С этой целью к нему добавляют соль слабой кислоты, диссоциирующуюся в высокой степени; для NaA, например, отношение недиссоциированных молекул к ионам может быть равно $1\ NaA : 9\ Na^+ : 9\ A^-$. Когда кислоту и соль смешивают, устанавливается новое равновесие, но содержание недиссоциированных молекул HA (источник ионов H^+, способных соединяться с OH^--ионами) и анионов A^- (способных соединяться с ионами H^+) остается высоким. При равных количествах кислоты и соли pH будет поддерживаться на постоянном уровне. Если, например, добавить одну каплю концентрированной HCl к 1 л воды, то это снизит pH на 3,7 ед; но если то же количество HCl добавить к 1 л буфера, состоящего из 0,1 н. слабой кислоты и ее соли, то добавление HCl практически вообще не окажет влияния на pH. Именно таким образом забуферено содержимое клеточных вакуолей: в нем присутствуют органические кислоты, например лимонная или яблочная, и одновременно соли этих кислот.

Буферы в протоплазме. В протоплазме главными буферами служат белки и аминокислоты, потому что суммарный заряд аминокислот может быть как положительным, так и отрицательным, в зависимости от pH. Добавляемые ионы H^+ присоединяются к карбоксильным группам молекулы, а добавляемые ионы OH^- соединяются с ионами H^+, отщепляющимися от ее

аминогрупп. Для того чтобы представить себе это, следует обратиться к общей формуле аминокислот, изображенной на рис. 2.12.

ДИКТИОСОМЫ (АППАРАТ ГОЛЬДЖИ)

Диктиосома, или *аппарат Гольджи,* — это крупная органелла дисковидной формы, состоящая из плотно упакованных мембранных *цистерн,* выполняющих секреторную функцию (рис. 2.27). С цистернами связаны плотные *пузырьки* и более крупные вакуоли; по-видимому, и те и другие возникают, отпочковываясь от цистерн. Поскольку диктиосомы видны только на электронных микрофотографиях, а для электронной микроско-

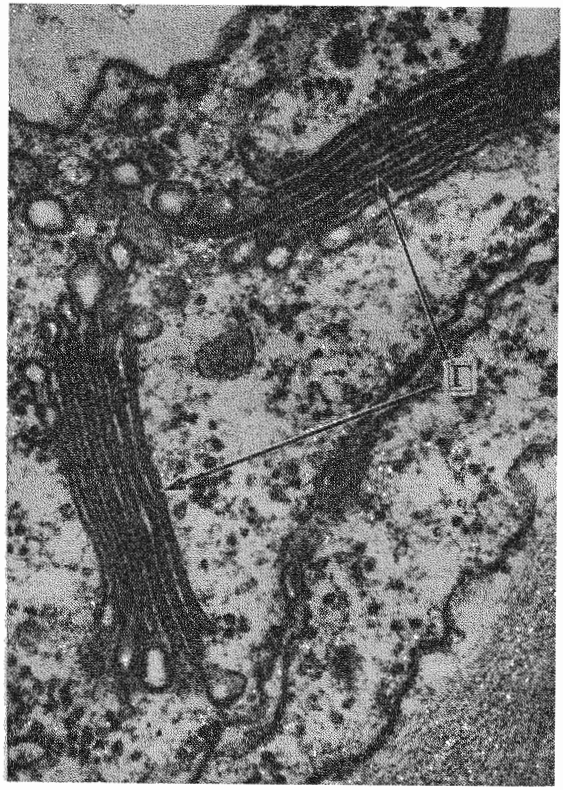


Рис. 2.27. Аппарат Гольджи (*Г*) в клетке *Chamaedora oblogonia.* (С любезного разрешения Parthasarathy M. V., Cornell University.)

нии клетки приходится убивать, проследить непосредственно за относительным перемещением отдельных частей диктиосом не представляется возможным. Однако, используя метод серийных срезов, можно прийти к выводу, что в цистернах диктиосом протекает синтез полисахаридов клеточной стенки и что в пузырьках транспортируется к периферии клетки синтезированный материал. В конце концов пузырьки сливаются с плазматической мембраной и синтезированный материал отлагается вне протопласта. Предполагают, что новый материал для клеточной стенки проходит именно этот путь от места синтеза до места отложения. Ниже мы увидим, что в клеточной стенке содержатся также и некоторые белки, в синтезе и секреции которых совместно участвуют диктиосомы и шероховатый эндоплазматический ретикулум.

Уплощенные мембранные цистерны имеют толщину около 15 нм, а ширина интрацистернального пространства составляет 20—30 нм. Толщина всего комплекса в целом варьирует в зависимости от числа цистерн. По мнению некоторых цитологов, в клетке имеется непрерывная, постоянно меняющая свою конфигурацию сеть мембран, включающая ядерную мембрану, эндоплазматический ретикулум, диктиосомы и плазмалемму. Подобную «мембранную сеть», постулируемую этой все еще спорной теорией, можно было бы, очевидно, рассматривать как механизм, обеспечивающий быструю связь между клеточным ядром и внешней средой.

ЛИЗОСОМЫ, ПЕРОКСИСОМЫ, ГЛИОКСИСОМЫ

Во многих клетках, в том числе и в клетках некоторых высших растений, содержатся мелкие, сферические, окруженные мембраной тельца, в которых находятся те или иные ферменты или группы ферментов. Число этих телец, их распределение и свойственный им набор ферментов весьма сильно варьируют в зависимости от условий, в которых находится клетка. В лизосомах обычно содержатся ферменты, катализирующие литические процессы (процессы распада); *протеазы* разрушают белки, *нуклеазы* катализируют распад ДНК и РНК, а *липазы* осуществляют расщепление жиров. До тех пор пока лизосомы остаются интактными, ферменты эти не могут войти в контакт с клеточным содержимым; однако любое повреждение клетки, способное вызвать разрыв лизосом, освобождает ферменты. В результате этого в клетке начинаются некоторые биохимические реакции, иногда вредные для нее, а иногда и полезные, поскольку они могут, например, послужить средством борьбы с патогенами, такими, как вирусы, бактерии или грибы.

В *пероксисомах* и *глиоксисомах* находятся ферменты, катализирующие биохимические реакции, которые обычно не счита-

ются главными в клеточном метаболизме, но которые могут быть важны для клетки при определенных условиях. Пероксисомы содержат ферментные системы, участвующие в образовании и потреблении перекиси, а также ферменты, катализирующие окисление двууглеродных кислот, образующихся при фотосинтезе (в процессе *фотодыхания*) и некоторых других реакциях, обсуждаемых ниже. Физиологическая роль пероксисом пока не вполне ясна. В глиоксисомах содержатся ферменты глиоксилатного цикла (гл. 5) — последовательности реакций, связанных с расщеплением жиров.

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА

Клетки растений отличаются от всех прочих клеток тем, что они заключены в довольно жесткий «футляр», как бы помещены в коробочку. Про растительную клетку вполне можно сказать, что она «живет в деревянном футляре», потому что в число химических компонентов клеточной стенки входят и те, которые придают древесине свойственную ей жесткость и прочность. У зрелой клетки стенка, очевидно, представляет собой неживое образоваиие — продукт секреторной активности протопласта, отлагающийся в виде ряда последовательных слоев на различных стадиях развития клетки (рис. 2.28). Однако в клеточной стенке имеется также и какое-то количество белка, в том числе белка, обладающего ферментативной активностью. По завершении клеточного деления прежде всего отлагается первый слой — *срединная пластинка,* состоящая вначале главным образом из студенистых пектиновых веществ, но позднее инфильтрируемая более жесткой целлюлозой, разными прочими полисахаридами и, наконец, в одревесневших тканях — лигнином.

Одновременно с увеличением объема клетки отлагается следующий слой — *первичная клеточная стенка.* Во время своего роста эта первичная клеточная стенка испытывает сильное давление со стороны клеточного содержимого, что способствует ро-

Рис. 2.28. Различные слои клеточной стенки растений. (Esau K. 1965. Plant Anatomy, 2nd ed., New York, John Wiley and Sons.)

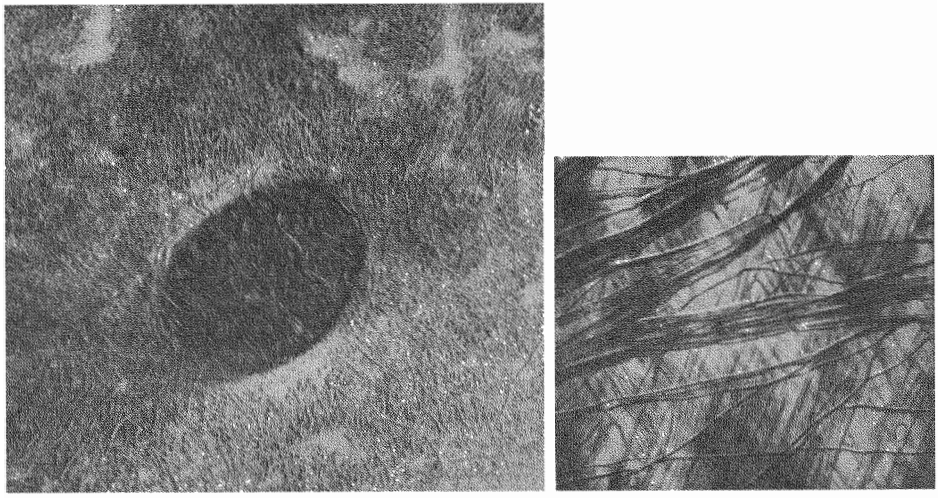
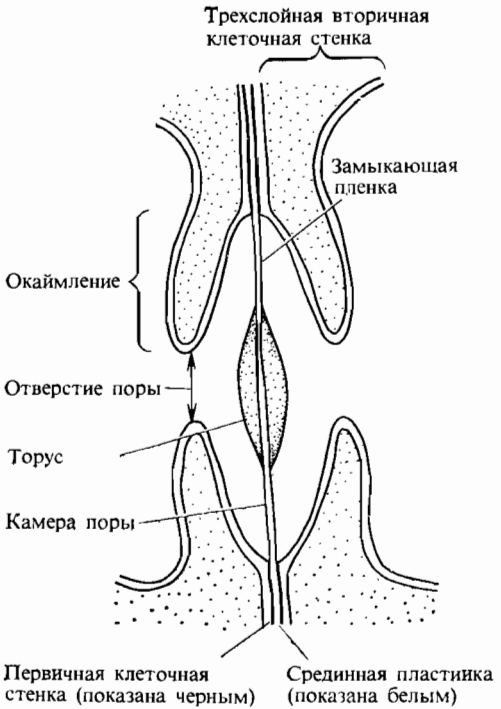


Рис. 2.29. Электронная микрофотография, на которой видна простая пора в первичной клеточной стенке паренхимной клетки.

Целлюлозные микрофибриллы, из которых слагается клеточная стенка, ориентированы беспорядочно, но у края поры их ориентация меняется. (С любезного разрешения James Cronshaw, U. of California, Santa Barbara.)
Справа микрофибриллы показаны при большем увеличении. (С любезного разрешения Israel H. W., Cornell University.)

сту, поскольку таким путем достигается и растяжение стенки и включение в нее нового материала. Растяжение до известной степени является обратимым (эластическим) и частично — необратимым (пластическим). Первичная клеточная стенка не только растягивается, но и утолщается; рост происходит путем включения новых частиц в уже существующий каркас (*интуссусцепция*) и путем добавления к ранее отложенным слоям новых слоев (*аппозиция*). В некоторых клетках, например в мезофилле, формирование клеточной стенки завершается, как только клетка достигнет своей максимальной величины. В других тканях с внутренней стороны первичной клеточной стенки, уже завершившей свой рост, отлагается *вторичная клеточная стенка,* имеющая жесткую структуру. Поскольку клетка при этом уже больше не растет, такое утолщение клеточной стенки сокращает объем протопласта; в волокнах и трахеидах, например, клеточная стенка заполняет собой иногда почти всю клетку. В таких случаях протопласт отмирает; остаются одни только полые цилиндры клеточных стенок, выполняющие опорную функцию или функцию проводящей ткани.

Вторичная клеточная стенка пронизана многочисленными *порами.* В области поры клеточная стенка очень тонка; поверх



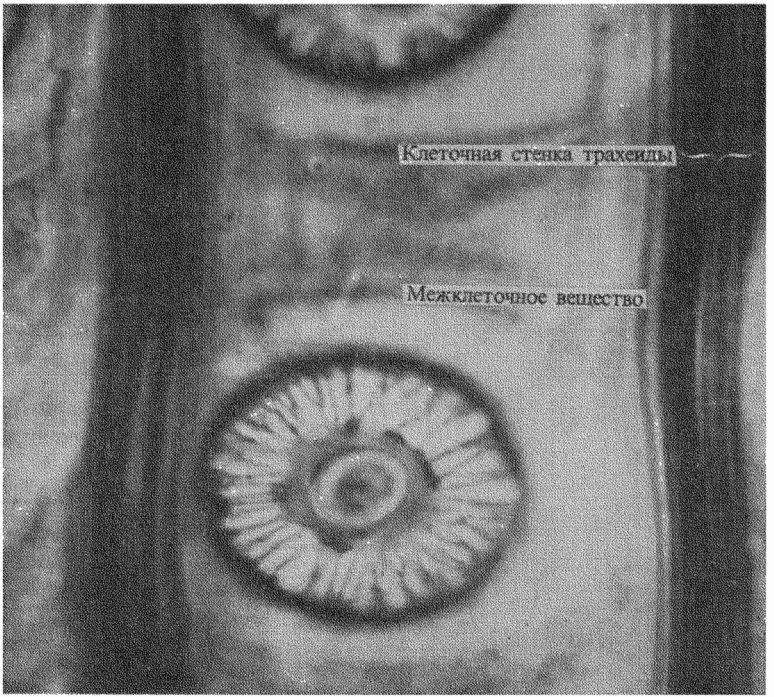


Рис. 2.30. Микрофотография, на которой видна (с поверхности) окаймленная пора в трахеиде *Picea sitchensis*. (С любезного разрешения Berlyn G., Yale University.)

На схеме слева та же пора представлена в продольном разрезе. Замыкающая плеика поры слагается из двух первичных клеточных стенок и срединной пластинки, но в области поры эта тройная структура тоньше, чем в тех участках клеточной стенки, где нет пор. Торус представляет собой утолщение первичной клеточной стеики. Наружный и внутренний слои вторичной клеточной стенки образуют окаймление вокруг отверстия поры. (С изменениями по Esau K. 1953. Plant Anatomy, first ed., New York, John Wiley and Sons.)

срединной пластинки и первичной клеточной стенки никакой материал более уже не отлагается (рис. 2.29 и 2.30). В зрелых живых клетках, например в паренхиме, поры — это просто каналы, соединяющие внутреннюю часть вторичной клеточной стенки с наружной частью первичной. Нередко поры встречаются целыми группами в особых тонких участках клеточной стенки, которые носят название *поровых полей*. У хвойных в их трахеидах, представляющих собой в зрелом состоянии мертвые клетки, вторичная клеточная стенка нависает над полостью поры в виде фланца, или окаймления; *первичная* же, служащая здесь замыкающей пленкой поры, имеет линзообразное утолщение, так называемый *торус*. В проводящей системе дерева такие *окаймленные поры* могут играть роль нагнетательных клапанов, поскольку под влиянием перепада давления торус смещается и, плотно прижимаясь к краям окаймления, полностью изолирует клетку от ее окружения.

Клеточная стенка (вторичная и первичная) пронизана также отверстиями, сквозь которые проходят цитоплазматические тяжи, или *плазмодесмы*. Протопласты соседних клеток связываются этими тяжами в единое целое — *симпласт*. Ниже мы покажем, что симпласт играет важную роль как один из путей для транспорта материалов.

Целлюлозные волокна образуют каркас как первичной, так и вторичной клеточной стенки. *Целлюлоза* — это гигантский полимер, состоящий из собранных в пучки цепей *глюкана*, каждая из которых в свою очередь представляет собой полимер шестиуглеродного сахара глюкозы (см. рис. 5.3). В первичной клеточной стенке диаметр микрофибрилл целлюлозы равен приблизительно 4 нм, во вторичной же эти микрофибриллы почти в 6 раз толще. Вещества, окружающие целлюлозные фибриллы, скрепляют их друг с другом (рис. 2.31). Таким цементирующим материалом служат *гемицеллюлозы, гликопротеиды* и *пектиновые вещества*. Гемицеллюлозы — это длинные цепи, построенные из остатков двух пентоз, ксилозы и арабинозы, к которым присоединены боковые цепи, представленные другими моносахаридами. Пектиновые вещества (полимеры, построенные из сахароподобных единиц) образуют с водой либо гели, либо вязкие растворы. Поскольку подобные переходы обратимы и связаны с изменениями температуры и некоторых других условий, они могут оказывать существенное влияние на текстуру клеточной стенки. Главный компонент жесткой клеточной стенки — *лигнин*, присутствие которого характерно для древесины. Лигнин образуется в результате окислительной конденсации типичных ароматических спиртов растительного происхождения (конифе-рилового, синапового, кумарового). Он устойчив к различным химическим воздействиям и в значительной степени увеличивает жесткость и прочность клеточных стенок. В тех клетках,

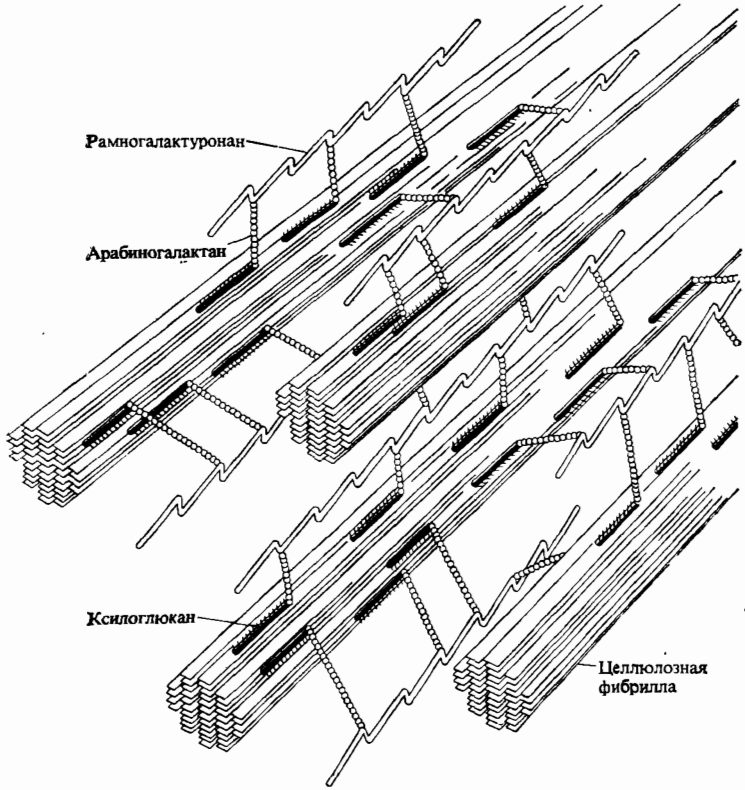


Рис. 2.31. Модель, показывающая, каким образом целлюлозные фибриллы удерживаются вместе тремя другими полисахаридами — ксилоглюканом, арабиногалактаном и рамногалактуронаном. (С изменениями по Albersheim P. 1975. Sci. Amer., 232, 80—95.)

Многочисленные поперечные связи, образуемые этими полисахаридами, скрепляют целлюлозные фибриллы и придают целлюлозному матриксу довольно большую жесткость. Связыванию структурных единиц способствуют также присоединенные к этим полисахаридам гликопротеиды и пектиновые вещества.

стенки которых инкрустируются лигнином, протопласты обычно отмирают; остаются одни только клеточные стенки в виде полых цилиндров. В клетках коры стенки инкрустируются водонепроницаемым *суберином*.

Материалы для построения клеточной стенки (в том числе полисахариды, состоящие из тысяч углеводных звеньев, и белковые молекулы) синтезируются в цитоплазме и отсюда транспортируются к месту назначения. Фитофизиологов многие годы занимал вопрос, каким образом могут проходить сквозь плазмалемму эти гигантские молекулы. Новейшие исследования показали, что шероховатый эндоплазматический ретикулум и дик-

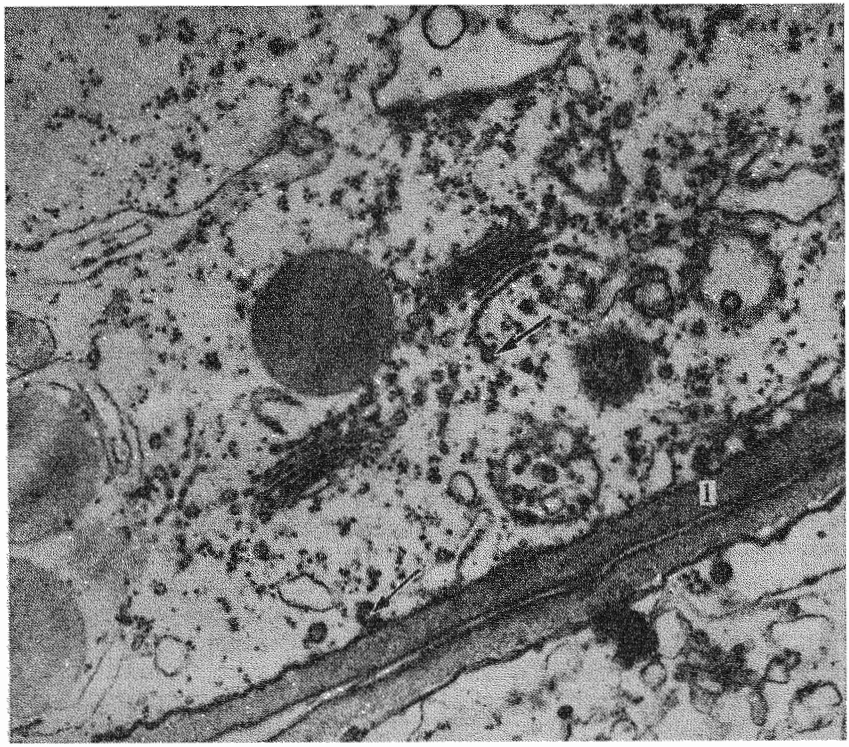


Рис. 2.32. Участие аппарата Гольджи в образовании клеточной стенки в волокнах хлопчатника. (Ramsey, Berlin. 1976. Amer. J. Bot., **63**; 872—876.)

Стрелками отмечены пузырек, отпочковывающийся от аппарата Гольджи, и два пузырька, недавно слившиеся с плазмалеммой и присоединяющие свое содержимое к клеточной стенке (*I*).

тиосомы участвуют в синтезе материала клеточной стенки в качестве функционально единой мембранной системы (рис. 2.32). Полипептидные цепи белков, входящих в состав клеточной стенки, синтезируются на шероховатом эндоплазматическом ретикулуме точно так же, как и другие белки. Однако по завершении синтеза эти полипептиды поступают в просвет ЭР. По нему они движутся к диктиосомам, претерпевая в процессе этого перемещения различные структурные изменения. Затем белки вместе с полисахаридами, синтезированными в диктиосомах, упаковываются в секреторные пузырьки. Пузырьки направляются к плазмалемме, сливаются с ней и опоражниваются, открываясь наружу, т. е. присоединяя свое содержимое к клеточной стенке. Рис. 2.32 поясняет, как происходит этот процесс, который называют *обратным пиноцитозом*. (Обычный пиноцитоз — это «заглатывание» материалов плазматической мембраной, в результате которого вещества поступают в клетку.)

Гормональная регуляция роста клеток и синтеза материалов клеточной стенки

Важную роль в стимуляции роста клеток играет ростовой гормон *ауксин,* или индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Рост многих незрелых тканей (как в интактном растении, так и в культуре) усиливается при добавлении ИУК в 6 и даже в 8 раз. Механизм, посредством которого ИУК стимулирует растяжение клеток, долгое время оставался загадкой, и лишь недавно внимание было обращено на то обстоятельство, что эффект ИУК можно частично воспроизвести, инкубируя ткань при низком pH. Отсюда напрашивалось предположение, что ИУК активирует какой-то механизм подкисления, например ионный насос в плазмалемме, перекачивающий ионы H^+. Перемещая ионы H^+ из внутренней области клетки к тому или иному участку клеточной стенки, такой насос мог бы вызывать локальное понижение pH, что в свою очередь могло бы стимулировать активность ферментов, вызывающих разрыхление клеточной стенки в результате разрыва связей между входящими в ее состав молекулами. Для того чтобы происходило растяжение клеток под действием осмотических сил, за этим должно последовать усиленное поглощение воды, сопровождающееся усилением таких процессов, как цитоплазматический синтез материала клеточной стенки, перенос этого материала через плазмалемму и включение его в клеточную стенку. Таким образом, и повышение клеточного тургора, и биохимические изменения в клеточных стенках в равной мере необходимы для того, чтобы растяжение и рост клеток происходили непрерывно (см. гл. 9).

Благодаря своей жесткости клеточные стенки обеспечивают растительным клеткам определенную форму и некий минимальный размер, т. е. служат для растения своего рода скелетом. В клетках с сильно лигнифицированными вторичными клеточными стенками, например в древесине, этот скелет может обеспечить сохранение размера и формы даже при отсутствии всех других поддерживающих сил. В тонкостенных клетках, например в тканях листа, стенки слишком податливы и неспособны сохранять свою форму без поддержки со стороны клеточного содержимого. Поддержку эту создает главным образом давление, развиваемое вакуолью, о чем мы еще будем говорить в гл. 6.

ПЛАЗМОДЕСМЫ

Выше мы отмечали, что плазмалемма надежно отделяет протопласт от окружающей его клеточной стенки. Нельзя, однако, считать, что протопласт полностью отграничен этой мембраной от всех других протопластов в ткани. Протопласты соседних

клеток несомненно сообщаются друг с другом быстро и эффективно, потому что рост представляет собой высокоинтегрированный процесс. Это быстрое сообщение облегчается благодаря многочисленным *плазмодесмам* — цитоплазматическим тяжам, пронизывающим плазмалемму, а также клеточную стенку и соединяющим цитоплазму данной клетки с цитоплазмой всех соседних клеток (рис. 2.33). Плазмодесмы по своему строению напоминают узкие трубочки диаметром от 20 до 100 нм. Поскольку структуры размером менее 500 нм не поддаются разрешению в световом микроскопе, узнать что-либо о строении плазмодесм удалось лишь сравнительно недавно, с появлением соответствующих методов электронной микроскопии. В каждой плазмодесме, по-видимому, имеется канал — его называют *десмотрубочкой,* — по которому различные вещества могут переходить из одной клетки в другую. По мнению некоторых биологов, десмотрубочки представляют собой одну из модификаций эндоплазматического ретикулума, поскольку они образуют единое целое с эндоплазматическим ретикулумом в тех клетках, которые они между собой связывают. Другие исследователи полагают, однако, что десмотрубочки больше напоминают структуры, называемые *микротрубочками,* которые мы опишем ниже.

Плазмодесмы связывают между собой бóльшую часть клеток высшего растения. Частота их даже для разных стенок одной и той же клетки сильно варьирует: от 100 000 до 50 млн. на 1 мм^2 клеточной поверхности. Неудивительно, что более крупные и более многочисленные плазмодесмы встречаются в тех клетках, которые обмениваются между собой значительными количествами метаболитов. В участках, где сосредоточено особенно много плазмодесм, клеточная стенка часто очень тонка; такие участки называются *поровыми полями.*

ДВИЖЕНИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ

Хотя число органелл в клетке очень велико, отстоят они друг от друга на довольно значительное расстояние и каждая из них окружена избирательно проницаемой мембраной. Каким же образом осуществляется необходимый обмен всевозможным материалом между отдельными органеллами? Ответ на этот вопрос следует искать частично в диффузии, а частично в *циклозе* — довольно быстром движении, свойственном содержимому многих растительных клеток. При циклозе вся цитоплазма клетки вращается (либо по часовой стрелке, либо против нее), скользя вдоль внутренней поверхности клеточной стенки и увлекая с собой различные органеллы. Наряду с этим существуют встречные и боковые потоки, а в некоторых клетках, например в тычиночных волосках *Tradescantia,* можно наблюдать актив-

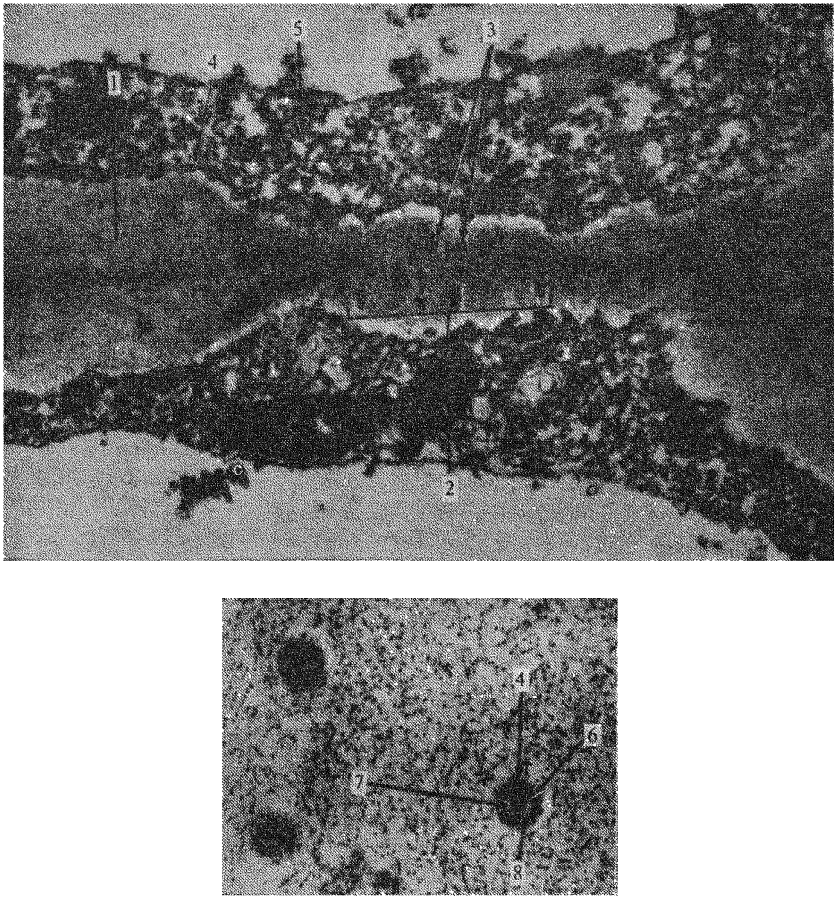


Рис. 2.33. Электронная микрофотография двух клеток листовой подушечки *Samanea,* на которой видна их общая клеточная стенка (*1*). Более тонкий участок клеточной стенки, называемый поровым полем (*2*), содержит несколько плазмодесм (*3*), которые видны здесь в продольном разрезе (×42 000.) С деталями внутренней структуры плазмодесм можно познакомиться на фотографии, помещенной внизу, где плазмодесмы представлены в поперечном разрезе при большем увеличении. Плазмодесма окружена плазмалеммой (*4*), ограничивающей цитоплазму (*5*), и содержит внутри канал, называемый десмотрубочкой (*6*), по которому проходит центральный стержень (*7*). Обратите внимание, что растворенные вещества перемещаются по двум путям: через десмотрубочку и через цитоплазматический цилиндр (*8*), примыкающий с одной стороны к десмотрубочке, а с другой — к плазмалемме. (×160 000.) (С любезного разрешения Morse M. J., Yale, University.)

ное движение цитоплазмы также и в цитоплазматических тяжах, пересекающих вакуоль.

Механизм, управляющий движением цитоплазмы, полностью еще не изучен, однако ясно, что в этом движении принимают участие органеллы, называемые *микрофиламентами*. Микрофиламенты содержат, по-видимому, *актин* и *миозин* — два белка, участвующие в мышечном сокращении у животных; сокращение мышцы происходит в результате взаимного смещения актиновых и миозиновых нитей, сопровождающегося расходованием энергии АТР. Выяснилось, что циклоз чувствителен к содержанию АТР в клетке и что он протекает активно только при тех условиях, при которых возможен синтез АТР. Вещества, нарушающие структуру микрофиламентов, подавляют циклоз. Установлено, например, что такой лекарственный препарат, как цитохалазин В, вызывает агрегацию микрофиламентов и вместе с тем подавляет, во-первых, движение цитоплазмы во многих растительных клетках и, во-вторых, движение гигантских хлоропластов различных водорослей. (Некоторые хлоропласты способны перемещаться в цитоплазме и ориентироваться — обычно в ответ на изменение освещенности — таким образом, чтобы их плоские поверхности располагались параллельно или перпендикулярно поверхности листа; см. гл. 11) Подавление, вызванное инкубацией клеток в цитохалазине В, можно снять отмыванием тканей от этого препарата.

Перемещения хромосом во время митоза и мейоза осуществляются также с помощью сократительных элементов, так называемых *микротрубочек*. Микротрубочки — это вытянутые полые структуры длиной в несколько микрометров при диаметре всего 15—25 нм и толщине «стенки» около 6 нм. В микротрубочках содержится белок *тубулин*, изменяющий свою конфигурацию в ответ на некоторые химические воздействия, например под влиянием ионов Ca^{2+}. Микротрубочки прикрепляются к особому участку хромосом, к так называемому *кинетохору*, и помогают растаскивать хромосомы к противоположным полюсам клетки во время клеточного деления. Снабженные жгутиками клетки водорослей и подвижные половые клетки (*гаметы*) различных растений движутся также благодаря сокращению микротрубочек. В поперечном сечении жгутики обычно имеют характерное строение: 9 пар микротрубочек образуют кольцо, окружающее 2 пары, находящиеся в центре. Плазмалемма (а, быть может, также и тонопласт) находится в непрерывном движении. На ней возникают как бы «волдыри», которыми она окружает и захватывает находящиеся снаружи частички или же крупные молекулы, после чего эти частички в процессе *пиноцитоза* транспортируются в цитоплазму в маленьких мембранных пузырьках. Аналогичным образом протекает и обратный процесс — выведение различных материалов из клетки наружу.

В живой клетке, как и повсюду в природе, структура и функция тесно связаны. Любая деталь специфической архитектуры каждой клеточной органеллы уникальным образом приспособлена к выполнению определенных функций, о которых мы будем говорить в следующих главах.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Подобно всем прочим эукариотическим клеткам, клетки высших растений содержат окруженное оболочкой ядро, эндоплазматический ретикулум, диктиосомы и митохондрии. Рибосомы встречаются в них как в свободном виде — в цитоплазме, так и прикрепленными к эндоплазматическому ретикулуму; кроме того, рибосомы обнаруживаются в некоторых клеточных органеллах. Репликация ДНК, ДНК-зависимый синтез РНК и РНК-зависимый синтез белка протекают в растительных клетках так же, как и в других клетках. Многие растительные белки обладают каталитической активностью, т. е. являются ферментами; другие белки выступают как важные структурные компоненты клетки.

Ниже мы перечислим особенности, свойственные только растительным клеткам.

1. Многочисленные *хлоропласты* растительной клетки осуществляют превращение лучистой энергии в химическую, что делает клетку автотрофной.

2. *Клеточная стенка,* которой окружен каждый протопласт, служит скелетом растения; протопласт заключен в ней как в неком жестком футляре, и это делает возможным резкое локальное увеличение тургорного давления.

3. *Центральная вакуоль,* на долю которой приходится около 90% объема клетки, является не просто резервуаром для отходов метаболизма; ее заключенное в мембрану содержимое — раствор различных веществ — облегчает клетке поглощение воды за счет осмотических сил. Эта вода поглощается растением без затраты энергии — диффузия самих молекул воды обусловливает их поступление в вакуоль.

4. *Плазмодесмы* — узкие каналы, по которым малые молекулы могут диффундировать из клетки в клетку, не пересекая клеточных мембран, — обеспечивают практически во всем растении непрерывность протоплазмы.

Разные клетки различаются как по толщине плазмодесм, так и по их числу, и эти различия играют, возможно, важную роль в регулировании химической связи между клетками растительного организма.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Почти все крупные организмы состоят из микроскопических единиц, называемых *клетками,* в которых содержатся еще более мелкие единицы — *органеллы.* Исследуя сложное строение клеток, биологи иммобилизуют (фиксируют) их при помощи какого-нибудь химического фиксатора, заливают в соответствующую среду — в парафин или пластмассу, приготовляют с помощью микротома тонкие срезы, окрашивают эти срезы различными красителями, дающими возможность выявить те или иные структуры, и затем изучают их либо в световом микроскопе, обеспечивающем тысячекратное увеличение, либо в электронном микроскопе при увеличении приблизительно в миллион раз. Для того чтобы уяснить себе химическую роль и определить характер биологической активности исследуемых структурных единиц, каждую из таких единиц требуется получить в чистом виде и в достаточно больших количествах. С этой целью обычно разрушают большое число клеток, а затем выделяют каждый тип органелл из полученного *гомогената* в виде *осадка,* выпадающего при *центрифугировании* с постепенно возрастающим числом оборотов. Осажденные таким путем органеллы можно затем собрать и подвергнуть анализу, чтобы изучить их химическую природу и выявить свойственную им биохимическую активность.

Растительные клетки диаметром около 50 мкм содержат *ядро,* в котором находится бóльшая часть наследственной информации клетки. Эта информация хранится здесь в форме *дезоксирибонуклеиновой кислоты* (ДНК), сосредоточенной в палочковидных структурах, называемых *хромосомами.* При каждом клеточном делении (*митозе*) хромосомы делятся, расщепляясь по всей длине надвое, благодаря чему обе дочерние клетки получают одинаковое число хромосом и качественно одинаковую ДНК. Половому воспроизведению предшествует специальное редукционное деление (*мейоз*), приводящее к появлению гаплоидных клеток, т. е. клеток с вдвое меньшим числом хромосом, чем в обычном *диплоидном* наборе. Когда эти половые клетки (*гаметы*) в процессе оплодотворения сливаются в *зиготу,* диплоидное число хромосом восстанавливается.

Отдельные участки молекулы ДНК — *гены* — определяют природу клеточных *белков.* Она закодирована в них посредством специфического расположения четырех видов *нуклеотидов,* в молекуле которых содержится одно из четырех азотистых *оснований*: *аденин* (A), *тимин* (T), *гуанин* (G) или *цитозин* (C). Три последовательно расположенных нуклеотида определяют, какая из двадцати *аминокислот* включится в растущую *полипептидную цепь.* Белки синтезируются на поверхности рибосом, построенных из двух субчастиц и состоящих в основном из

рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белка. К рибосомам прикрепляются цепи особой *информационной,* или *матричной,* РНК (мРНК). Эти цепи мРНК синтезируются на ДНК-матрице в процессе *транскрипции* и несут в себе основную заключенную в ДНК информацию, но теперь уже записанную при помощи другого нуклеотидного алфавита, а именно алфавита РНК. Третий тип РНК — это *транспортная* РНК (тРНК). Транспортная РНК присоединяется к отдельным аминокислотам и переносит их к комплексу рибосома — мРНК, где данная аминокислота включается в процессе *трансляции* в растущую полипептидную цепь, состоящую из аминокислот, соединенных пептидными связями.

Многие из синтезируемых белков — *ферменты,* т. е. специфические катализаторы определенных клеточных реакций. Фермент может быть представлен одним только белком или он может состоять из белка и прикрепленного к нему сравнительно небольшого *кофермента,* в состав которого входят определенные *металлы* или *витамины.* Одни ферменты содержатся в органеллах, а другие в свободном виде присутствуют в *цитоплазме* клетки.

Растительные клетки окружены полужесткой *клеточной стенкой,* построенной в основном из *целлюлозы,* но содержащей также различные *гемицеллюлозы,* желеобразные *пектиновые вещества* (скрепляющие клетки друг с другом), *лигнин* (в одревесневших тканях) и *суберин* (в клетках коры).

Изнутри к клеточной стенке примыкает *избирательно проницаемая плазматическая мембрана — плазмалемма,* окружающая всю цитоплазму и состоящая из белков и фосфолипидов. Отдельные органеллы, например *хлоропласты* (центры фотосинтеза) и *митохондрии* (в которых протекает процесс дыхания), также окружены мембраной. Почти все части клетки пронизывает система взаимосвязанных секреторных мембран — *эндоплазматический ретикулум.* Стопки мембранных дисков — *аппарат Гольджи* или *диктиосомы,* — принимают, по-видимому, участие в образовании *вакуолей,* также ограниченных мембраной (*тонопластом*) и содержащих раствор различных органических и неорганических веществ. Внутреннюю структуру мембран изучают методом *замораживания — травления.* Клетки при этом замораживают и раскалывают тупым ножом. Раскалываются они вдоль естественных поверхностей, обычно вдоль мембран. После этого лед удаляют возгонкой под вакуумом и обнажившиеся участки напыляют углем или металлом.

В хлоропластах и митохондриях имеется своя ДНК, которая вместе с ядерной ДНК определяет полный набор ферментов, ответственных за перенос электронов от более восстановленных к более окисленным *переносчикам.* Во время этого процесса происходит запасание энергии в форме особых химических свя-

зей *аденозинтрифосфата* (ATP). ATP синтезируется из *аденозиндифосфата* (ADP) и неорганического фосфата (P_i). В дополнительной фосфатной связи, возникающей при этой реакции, как раз и запасается та энергия, которая высвобождается при переносе электронов. Впоследствии при распаде ATP на ADP и P_i энергия, заключенная в третьей фосфатной связи, снова высвобождается. Таким образом, функция ATP состоит в том, чтобы поставлять энергию для той химической работы, которая должна совершаться в клетке.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Структура и функции растительной клетки

Albersheim P. 1975. The Wall of Growing Plant Cells, Scientific American, 232 (4), 80—95.
Gunning B. E. S., Robards A. W. 1976. Intercellular Communication in Plants, Studies on Plasmodesmata, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
Hall J. L., Flowers T. J., Roberts R. M. 1974. Plant Cell Structure and Metabolism, New York, Longmans.
Smith H., ed. 1977. The Molecular Biology of Plant Cells, Berkeley, University of Calif. Press.
Swanson C. P., Webster P. L. 1977. The Cell, 4th ed., Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
См. также рекомендуемую литературу к гл. 3.

Руководства по биохимии

Baker J. J., Allen G. E. 1965. Matter, Energy and Life, Palo Alto, Calif., Addison-Wesley.
Goldsby R. A. 1967. Cells and Energy, New York, Macmillan.
Lehninger A. L. 1970. Biochemistry, New York, Worth Publications.
Stryer L. 1975. Biochemistry, San Francisco, W. H. Freeman.

ВОПРОСЫ

2.1. В чем проявляется структурное сходство между животными и растительными клетками? Чем различаются эти клетки? Какие различия в функции соответствуют этим структурным различиям?

2.2. Какие экспериментальные методы, появившиеся в XX веке, особенно сильно способствовали расширению наших представлений о структуре и функциях клетки? Какого рода информацию позволяет получать каждый из этих методов?

2.3. Протопласт клетки и каждая находящаяся в нем органелла окружены мембраной. а. Перечислите общие особенности строения и общие свойства всех мембран. б. Укажите различия между мембранами разных органелл. Как связаны эти различия с функциями органелл?

2.4. Чем различаются прокариоты и эукариоты? В чем можно видеть адаптивную ценность эукариотической организации?

2.5. У хлоропластов и митохондрий помимо наружной мембраны имеется еще и внутренняя мембранная система. В чем заключаются функции этих внутренних мембран?

2.6. Некоторые антибиотики, например валиномицин и грамицидин, нарушают функции мембран. Как можно связать вызываемые ими изменения с антибиотической активностью этих веществ?

2.7. Можно ли считать присутствие какого-либо фермента в растительном экстракте убедительным доказательством того, что этот фермент активен также и в самом растении? Является ли отсутствие определенной ферментативной активности в гомогенате растительной ткани убедительным доказательством того, что этого фермента нет и в самом растении? Почему?

2.8. Каким образом ферменты ускоряют химические реакции? Как может фермент расщепить множество молекул субстрата и при этом не измениться сам в сколько-нибудь заметной степени?

2.9. Некоторые ферменты в присутствии своего субстрата менее подвержены влиянию изменений температуры и pH. Как можно было бы объяснить это явное защитное действие субстрата?

2.10. Для того чтобы выделить в чистом виде лубяные волокна льна, используемые в текстильной промышленности, стебли льна подвергают «мочке», т. е. выдерживают их в воде до тех пор, пока не исчезнет почти весь неволокнистый материал. Могут ли в этом процессе играть какую-нибудь роль ферменты? Как проверить такое предположение?

2.11. У мутантных растений гороха с пониженным содержанием каротиноидов фотосинтез протекает менее интенсивно. Назовите две возможные причины этого.

2.12. Грибы, живущие как гетеротрофы на зеленых растениях, служат богатым источником внеклеточной целлюлазы (фермента, расщепляющего целлюлозу). Естественно ли этого ожидать? Почему?

2.13. Плазмодесмы характеризуются как «структуры, благодаря которым растение представляет собой не просто собрание отдельных клеток, а некое сообщество живых протопластов, тесно между собой связанных». На чем основано это утверждение?

2.14. Под действием цитохалазина B микрофиламенты агрегируют. Как, по вашему мнению, должна повлиять на рост растения обработка растительной ткани этим лекарственным препаратом? Объясните свои соображения.

2.15. Что характеризуется таким показателем, как pH? Мерой чего он служит в числовом выражении? Почему так важно, чтобы pH цитоплазмы строго регулировался? Каким образом достигается эта регуляция?

2.16. Из каких компонентов мог бы состоять буферный раствор с pH 4,0? Как должен действовать каждый из этих компонентов для того, чтобы предотвратить изменение pH?

2.17. Опишите главные процессы, протекающие в каждой из органелл клетки листа.

2.18. Опишите структуру и функции клеточной стенки. Как формируется клеточная стенка?

Глава 3

Рост и формообразование у растений. Общий обзор

Развитие зрелого растения из семени — удивительный процесс. Процесс этот включает в себя клеточное деление, рост клеток путем растяжения, дифференциацию отдельных органов (корней, стеблей, листьев, цветков) и, наконец, целый ряд сложных и весьма строго координированных химических превращений. Конечная форма растения определяется и генетической программой, заложенной в оплодотворенной яйцеклетке, и действием внешних факторов, способных влиять на реализацию этой программы. Генотип задает пределы изменчивости растения, от среды же зависит, каким будет в конечном счете — в этих пределах — реализуемый тип развития (рис. 3.1).

Семя (рис. 3.2) содержит зародыш растения и запас необходимых питательных веществ. Окружает и защищает содержимое семени семенная оболочка. Зародыш растения имеет биполярное осевое строение: на одном его полюсе находится точка роста стебля, а на другом — точка роста корня. Кроме того, зародыш содержит латерально располагающиеся семядоли (или — у однодольных — одну семядолю). Есть виды растений, у которых семядоли узкие и напоминают листья; такие семядоли служат растению вначале для использования запасов *эндосперма*, но позже они превращаются в обычные зеленые фотосинтезирующие органы. В других случаях семядоли — это мясистые запасающие органы, развертывающиеся при прорастании семени над или под землей и поглощающиеся запасы эндосперма еще до созревания семени; семядоли такого типа редко становятся похожими на настоящие листья и обычно не участвуют в фотосинтезе. Мясистые семядоли, как правило, опадают, после того как содержащиеся в них запасы питательных веществ перекочуют в растущие зоны проростка.

На ранних этапах своего прорастания семя поглощает много воды, что приводит к определенным химическим изменениям, стимулирующим в точках роста митотическую активность. По неясным пока причинам корень почти всегда начинает развиваться первым. В точке роста стебля ростовая активность пробуждается позднее; иногда это отставание измеряется часами, но оно может составлять также несколько дней и даже несколько недель. На обоих полюсах оси зародыша рост осуществляется в результате образования новых клеток *меристематической*

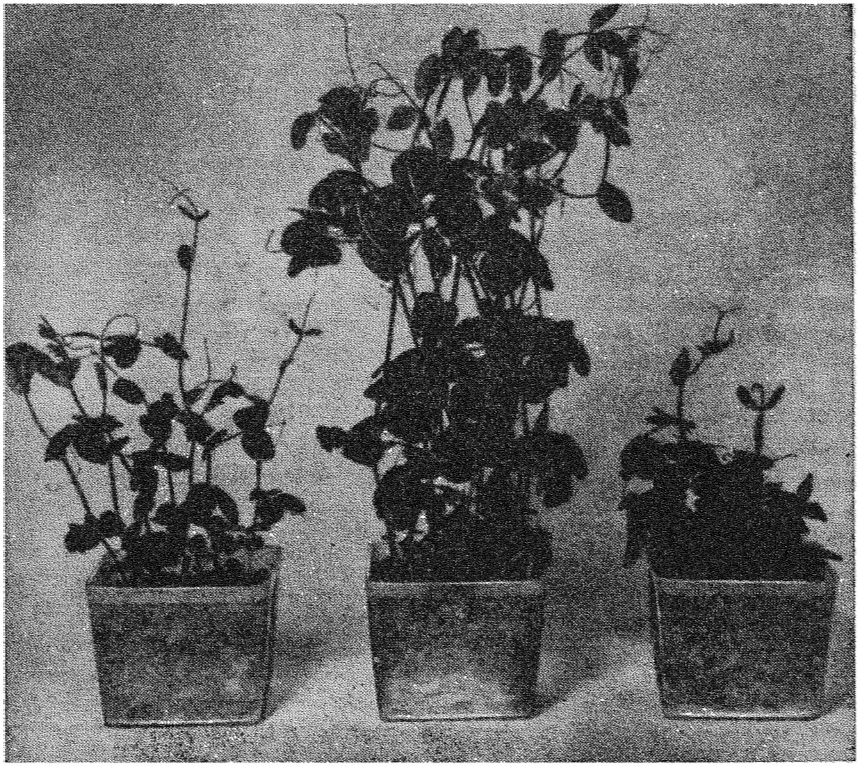


Рис. 3.1. Влияние наследственности и среды на рост растений гороха.
Показаны два сорта гороха — Аляска (высокорослый сорт; *слева* и *в центре*) и Миджет (низкорослый сорт; *справа*). Все проростки одного возраста — 14 дней. Растения сорта Аляска в среднем горшке и растения сорта Миджет выращивались в оптимальных условиях, поэтому их генетические потенции были полностью реализованы. Растения сорта Аляска в левом горшке выращивались при пониженной освещенности и при нехватке воды и минеральных веществ; их карликовость объясняется именно этими неблагоприятными условиями.

(активно делящейся, или образовательной) тканью точек роста с последующим растяжением и дифференциацией этих клеток. В корне процессы клеточного деления, растяжения и дифференциации протекают в достаточно четко очерченных зонах, которые, впрочем, довольно сильно перекрываются. Поскольку растущий кореиь на своем пути вынужден преодолевать сопротивление такой твердой среды, как почва, нежный его кончик должен быть как-то защищен от истирания. Эту задачу выполняет *корневой чехлик* — многоклеточное образование (из нескольких тысяч клеток), прикрывающее корневую меристему. Формирует-

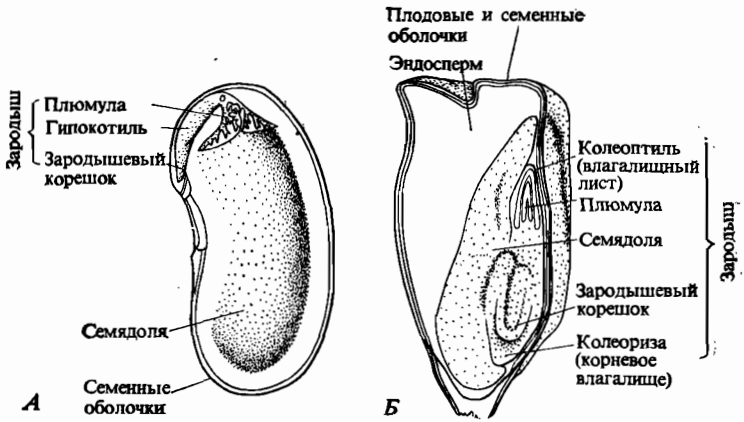


Рис. 3.2. Семена фасоли обыкновенной (*А*) и кукурузы (*Б*), показанные в продольном разрезе.

В обоих случаях семя содержит крохотное растение (зародыш) и запас питательных веществ (эндосперм или семядоли), достаточный для того, чтобы это растение могло начать развиваться. Покрывает семя защитный слой (семенная оболочка). Фасоль принадлежит к двудольным растениям (семя содержит две семядоли), а кукуруза — к однодольным (одна семядоля).

ся чехлик путем деления примыкающей к нему чехликовой меристемы; клетки его непрерывно слущиваются и столь же непрерывно замещаются новыми. У кукурузы, например, чехликовая меристема способна образовать за день до 10 000 клеток, что обеспечивает практически каждый день полное обновление чехлика. Распадающиеся клетки чехлика ослизняются, и эта слизь служит для корня своего рода «смазкой», облегчающей ему продвижение сквозь почву.

Одно из явных различий между растениями и животными заключается в том, что у первых рост приурочен к определенным ограниченным зонам, примыкающим к меристемам, а у вторых зоны роста распределены по всему организму. Удостовериться в такой строгой локализации роста у растений можно при помощи простого приема. Для этого на поверхность растущего корня или стебля наносят (каким-нибудь нетоксичным веществом, например древесным углем, смешанным с ланолиновой пастой) ряд параллельных линий на равном расстоянии одна от другой (рис. 3.3). Через несколько дней можно убедиться в том, что метки разошлись неравномерно; дальше всего они отстоят теперь друг от друга на отрезке, непосредственно примыкающем к кончику корня или верхушке стебля, так что ясно, что именно здесь и происходит наиболее быстрый рост. Это — зона растяжения клеток. Конечно, увеличение размеров растения не может быть вызвано одним только клеточным делением;

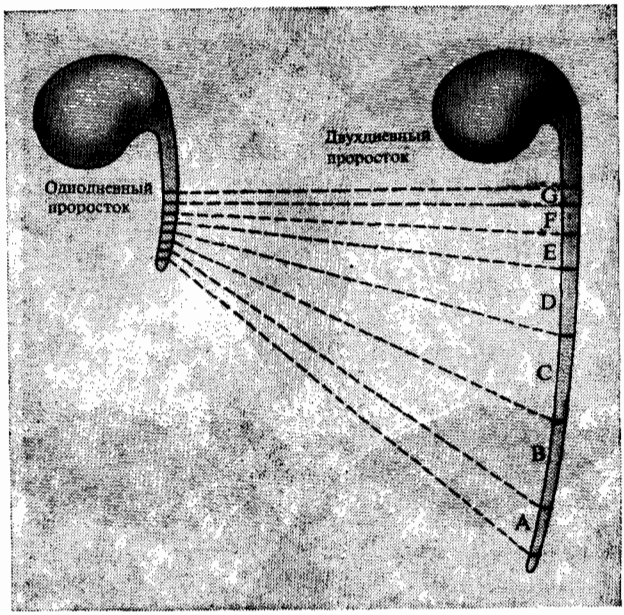


Рис. 3.3. Выявление зон, в которых происходит рост путем растяжения (метод параллельных линий).
Наиболее сильное растяжение отмечается в зонах B, C и D, непосредственно примыкающих к кончику корня.

однако процесс этот поставляет новые способные к растяжению единицы, которые увеличиваются в размерах позднее, когда верхушка органа уже несколько отодвинется от них в результате повторных делений верхушечной меристемы.

КИНЕТИКА РОСТА

Если высоту или массу растения представить как функцию времени, прошедшего с момента прорастания, то мы получим кривую, подобную той, какая изображена на рис. 3.4. Эта S-образная, или *сигмоидная,* кривая характерна для роста всех органов, всех растений, популяций растений или животных и даже для человеческих цивилизаций. Кривая состоит по меньшей мере из четырех четко разграниченных отрезков: а) начальной лаг-фазы, на протяжении которой происходят внутренние изменения, служащие подготовкой к росту; б) лог-фазы, или периода, когда зависимость логарифма скорости роста от времени описывается прямой; в) фазы постепенного снижения скорости роста и г) фазы, в течение которой организм достигает зрелости, рост прекращается и размеры стабилизируются. Если

продолжить эту кривую, то в какой-то момент ход ее может вновь измениться, отражая период старения и смерть.

Существуют растения, для которых старение и смерть не являются обязательной частью жизненного цикла. В западной части Северной Америки произрастают остистая сосна (*Pinus aristata*) и секвойя, возраст которых может значительно превышать 3000 лет. Погибают эти деревья, по-видимому, от случайных причин — от удара молнии, от инфекции или же от того, что основание дерева в какой-то момент оказывается недостаточно прочным, чтобы выдержать тяжесть ствола. Если бы можно было как-то предотвратить подобные вредные воздействия, то, видимо, рост такого дерева был бы потенциально бесконечным. Это потенциальное бессмертие растительных клеток можно продемонстрировать методом культуры тканей — от целого растения отделяют какие-нибудь его части и выращивают их на искусственных средах. Французские исследователи в 1937 г. показали, например, что если кусочки корней моркови отделить в асептических условиях и поместить в соответствующую стерильную химическую среду, то через некоторое время в них возобновится клеточное деление и возникнет быстро растущая масса недифференцированных клеток, так называемый *каллус*. Если затем кусочки этого каллуса достаточно часто переносить на свежую среду, то он будет продолжать расти все с той же постоянной скоростью. Проследить такой рост удалось на протяжении сорока с лишним лет. Морковь в норме — двулетнее растение, и, значит, тот экземпляр, от которого некогда была взята ткань, должен был давным-давно завершить свой цикл развития. Естественно напрашивается вывод, что обычное прекращение роста какого-либо растения, за которым следуют старение и смерть, связано с каким-то ингибированием и что если это ингибирование тем или иным способом устранить или обойти, то мы получим растение, способное расти непрерывно, иными словами — потенциально бессмертное. Исследования в этой области продолжаются и, очевидно, рано или поздно дадут интересные и важные результаты.

Рис. 3.4. S-образная, или сигмондная, кривая роста. Такой тип роста свойствен отдельным клеткам, тканям, органам, организмам и популяциям.

Кривые роста ценны тем, что они свидетельствуют о существовании разных типов физиологической регуляции роста. По

длительности лаг-фазы мы можем, например, судить о характере тех изменений, которые должны произойти, прежде чем начнется рост. У многих семян лаг-фаза длится не более нескольких часов, и это показывает, что здесь уже имеются в наличии все системы, необходимые для роста, и требуется только вода для активации. Известны, однако, и семена, у которых лаг-фаза измеряется сутками, неделями и даже месяцами. У таких *покоящихся* семян в тканях обычно присутствуют какие-то ингибиторы роста и прорастание не может начаться до тех пор, пока эти вещества не будут разрушены в процессе метаболизма или удалены каким-нибудь механическим способом — вымыванием и т. п. Скорость роста в лог-фазе нередко определяется гормонами, о чем мы еще будем говорить далее. По наклону кривой можно часто довольно успешно судить о генетическом фоне, определяющем ростовой потенциал данного растения, а также о том, насколько хорошо отвечают потребностям растения условия, в которых оно растет. Конечная высота растения и сроки наступления стационарной фазы часто также бывают заданы генетически, но эти характеристики могут в какой-то мере меняться под влиянием среды. Старение и смерть организма не обязательно жестко определяются его генотипом, их сроки тоже может определять среда.

Клеточное деление, растяжение и дифференциация

Растение — это сообщество разных клеток, возникших в результате клеточного деления и последующей дифференциации. Активно делящиеся, или меристематические, клетки, сосредоточенные в участках, которые называются *меристемами* (рис. 3.5), сохраняют на протяжении всей жизни растения способность непрерывно делиться и порождать новые клетки. Меристемы имеются на кончиках корней и на верхушках побегов у всех растений, а также в базальной части листьев и междоузлий у некоторых однодольных. Таким образом, у двудольных стебель растет за счет верхушки, тогда как у однодольных рост может происходить либо за счет верхушки, либо за счет базальной части стебля или междоузлия. *Узлы*, т. е. те участки стебля, от которых отходят листья, также могут содержать меристематические клетки. Между листом и стеблем, в *пазухах* листьев, закладываются пазушные почки. Пазушные почки, длительное время не дающие побегов, называются спящими; при определенных условиях они пробуждаются и из них развиваются побеги. Развитие боковых побегов подчинено гормональной регуляции, и мы еще будем говорить об этом позднее, в гл. 9 и 10. Рост в толщину у стеблей и корней двудольных происходит в результате тангенциального деления меристематических клеток камбия — образовательной ткани, расположенной однорядным цилиндрическим

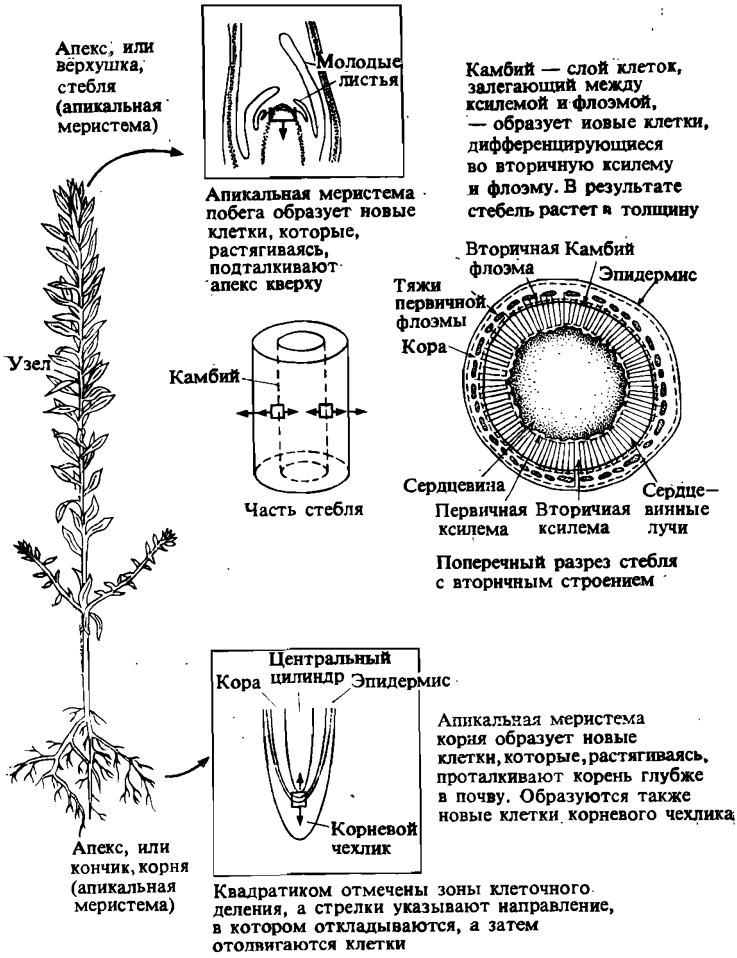


Рис. 3.5. Строение сосудистого растения. (Esau K. 1953. Plant Anatomy, 1-е изд., New York, John Wiley and Sons.)

слоем между *ксилемой* древесины и *флоэмой* коры. Возникающие в результате деятельности камбия клетки дифференцируются и образуют вторичную флоэму (кнаружи) и вторичную ксилему (кнутри).

В стебле или корне растения, в этом высокоорганизованном сообществе клеток, каждая клетка в своем развитии проходит (в определенной последовательности) через ряд фаз. Меристематические клетки — мелкие, тонкостенные, приблизительно кубической формы с множеством мелких вакуолей и относительно большим ядром (рис. 3.6). Увеличиваются клетки (в

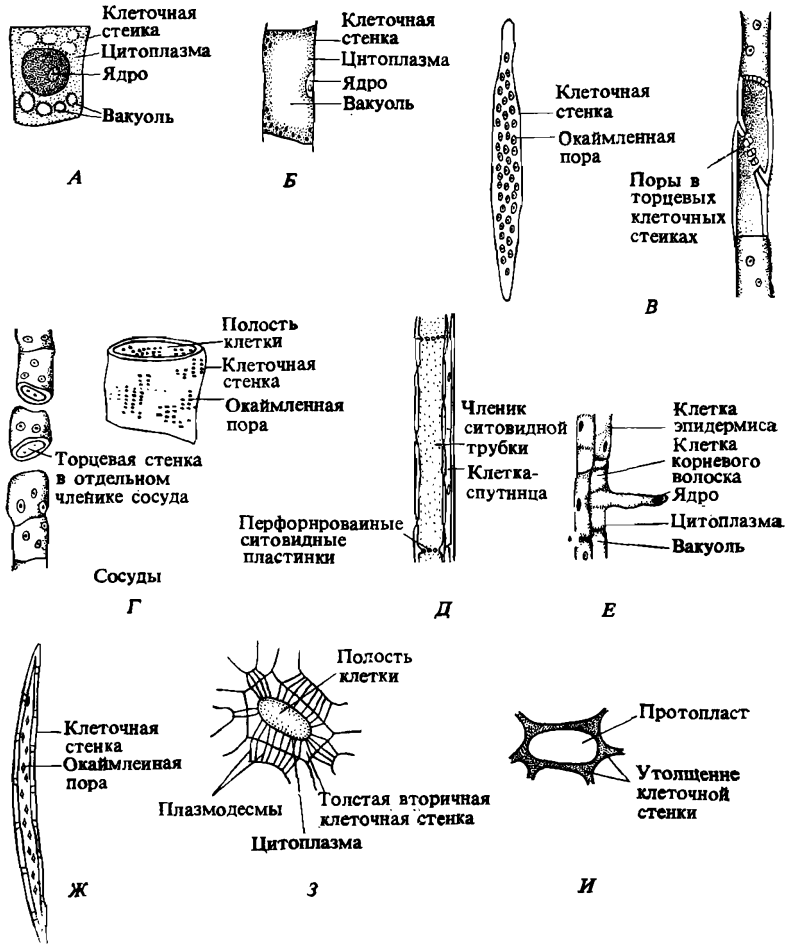


Рис. 3.6. Различные типы растительных клеток (масштаб не соблюден). *А.* Меристематическая клетка. *Б.* Паренхимная клетка. *В.* Две трахеиды; видны поры в их торцевых (соединяющихся) стенках. *Г.* Несколько члеников сосудов, соединенных конец в конец и образующих трубку. *Д.* Членик ситовидной трубки и клетки-спутницы. *Е.* Обычная клетка эпидермиса и клетка корневого волоска. *Ж.* Волокно. *З.* Каменистая клетка. *И.* Клетка коллеихимы.

основном вытягиваются в длину) главным образом в результате поступления воды в вакуоли. Каждая из многочисленных мелких вакуолей по мере притока воды растет, и в конце концов все они сливаются в одну большую центральную вакуоль, ограниченную мембраной. Вся остальная клетка вместе с ростом вакуоли тоже увеличивается; растягиваются клеточные стенки, синтезируются новые порции материала для клеточных стенок

и цитоплазмы, различные клеточные органеллы делятся и растут. Таким образом, рост путем растяжения под контролем гормонов и сопутствующее ему увеличение сырого веса происходят в основном именно в той зоне, где клетки вытягиваются в длину.

Обычно в одно время с удлинением клеток, а иногда после его завершения происходит и *дифференциация*. Дифференциацией называют процесс, в результате которого клетки, казавшиеся до того сходными, приобретают морфологические различия и начинают выполнять разные физиологические функции (см. рис. 3.6). Процесс этот — одна из труднейших загадок биологии. Коль скоро каждая клетка многоклеточного организма возникает в конечном счете, как это принято считать, в результате деления одной и той же исходной клетки — зиготы, имеющей двойной набор хромосом, то, очевидно, все эти клетки должны иметь совершенно одинаковые наборы генов. Мы уже знаем, что это не совсем так; из-за нарушений, которые иногда случаются в процессе митоза, число хромосом в разных клетках одного и того же растения может и не совпадать. Однако между наборами генов в тех клетках, которые приобретают в конце концов совершенно разную форму, нет, видимо, все же никаких качественных различий; в культуре можно осуществить регенерацию целого растения из отдельных клеток, откуда бы они ни были взяты — из листа, стебля или корня. Итак, дифференциация, по-видимому, не изменяет основной генетической информации, содержащейся в клетке. Вновь возникшая клетка обладает широкими потенциями и может развиваться (в морфологическом и физиологическом смысле) по любому из нескольких возможных путей, в зависимости от физических и химических воздействий, а также от пространственных соотношений. Пройдя однажды дифференциацию в том или ином направлении, клетка обычно более уже не возвращается в недифференцированное состояние и не переходит в иную форму; однако в условиях культуры тканей может происходить как дедифференциация, так и редифференциация. В настоящее время принято считать, что в любой клетке выражена только какая-то часть общего генетического потенциала, т. е. что одни гены в ней «включены», а другие «выключены». Природа клетки зависит, таким образом, от того, какой комплекс генов оказывается в ней активным. Проблема, следовательно, переходит в иную плоскость и может быть сформулирована так: какой стимул включает и выключает гены?

Знакомясь с физиологией высших растений, мы можем научиться регулировать те или иные процессы дифференциации при помощи химических или физических воздействий. Однако такое умение достигается чисто эмпирическим путем. В сущности, мы похожи при этом на человека, который вставляет ключ

в замочную скважину и отпирает дверь, не зная ровным счетом ничего об устройстве самого замка. Совершенно ясно, что будущие успехи экспериментальной биологии должны в значительной мере зависеть от подробного изучения тех явлений, которые происходят в промежутке между воздействием данного специфического агента и появлением соответствующей измененной формы.

ОРГАНИЗАЦИЯ ТКАНЕЙ

Корни

Клетки наружного слоя (*проэпидермиса*) молодого корня превращаются со временем либо в уплощенные *эпидермальные* клетки, либо в *корневые волоски* (см. рис. 3.6). У некоторых видов растений судьба этих клеток определяется уже в самый момент их возникновения — при клеточном делении, потому что, хотя ядерный материал материнской клетки проэпидермиса делится между дочерними клетками поровну, ее цитоплазма (при образовании клеточной пластинки) распределяется между ними неравномерно. В результате такого неравномерного деления возникают две неодинаковые клетки: бóльшая из них превращается в конце концов в эпидермальную клетку, а меньшая — в корневой волосок. Корневые волоски — это отдельные клетки эпидермиса, снабженные длинными нитевидными выростами (по этим выростам они и названы «волосками»); большая поверхность позволяет им очень эффективно поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества. Во время быстрого роста этих клеток ядро почти всегда находится в самом кончике волоска и служит, по-видимому, центром высокой метаболической активности. Корневые волоски сравнительно недолговечны, сидят они на корнях очень густо и быстро образуются вновь по мере того, как кончик корня продвигается в почве. Было, например, подсчитано, что общая длина корней у одного-единственного растения ржи, росшего в течение четырех месяцев в набитом землей ящике (30×30×55 см), составила около 717 км. При этом подсчете суммировали длину всех 13 миллионов основных и боковых корней, а также 15 миллиардов корневых волосков. Из этих данных легко видеть, насколько сильно наличие корневых волосков увеличивает площадь поверхности корня, находящуюся в прямом контакте с внешней средой.

Сердцевина в корнях обычно отсутствует, и центральная ткань, дифференцируясь, превращается в проводящие элементы (см. рис. 3.5). Этот тип изменений можно наблюдать даже в культуре тканей. Здесь редко удается увидеть трахеиды или сосуды, дифференцирующиеся на поверхности каллусной массы,

но в глубине такой быстро растущей массы недифференцированной ткани обнаруживаются небольшие, в виде мутовок, скопления нефункциональных трахеид, напоминающих по своей морфологии трахеиды функциональной ксилемы. Можно предположить поэтому, что именно внутри тканевой массы есть нечто благоприятствующее ксилемному типу дифференциации. Это «нечто», возможно, заключается в недостатке кислорода или в особых условиях питания внутри массы клеток или, наконец, в отсутствии контакта с внешней средой.

Ксилема — главный путь, по которому в растении транспортируются вода и минеральные вещества. Ткань эта включает несколько разных типов мертвых вытянутых в длину проводящих клеток, находящихся в тесном контакте с живыми паренхимными клетками. Одну группу образуют сильно одревеснев-шие *трахеиды, сосуды* и *волокна,* в зрелом состоянии лишенные живого содержимого. В сосудах и трахеидах внутри имеется довольно обширная полость, по которой транспортируется вода. Иногда эта полость наглухо забивается выростами соседних паренхимных клеток, так называемыми *тилами,* и тогда такой сосуд теряет способность проводить воду. Волокна сходны с трахеидами и отличаются от них лишь тем, что их стенки толще, а полость у́же; они выполняют в основном механическую, или опорную, функцию — поддерживают данный орган. Все упомянутые клетки имеют окаймленные поры; крупные отверстия в поперечных стенках имеются только в сосудах. Опорную функцию выполняет также *колленхима,* оболочки клеток которой утолщены лишь по углам.

Вокруг клеток ксилемы в корне располагаются пучки флоэмы, меристематический *перицикл,* в котором закладываются боковые корни, и *эндодерма,* окружающая весь центральный цилиндр, или *стелу.* В то время как боковые побеги стебля развиваются из почек, закладывающихся на поверхности, в узлах стебля, боковые корни образуются из внутренних частей главного корня, а именно из перицикла, и, для того чтобы выйти на поверхность, им приходится прорывать ткани, лежащие снаружи от стелы, т. е. кору и эпидермис. Флоэма служит в растении главным путем для транспорта углеводов — продуктов фотосинтеза. Так же как и ксилема, ткань эта состоит из клеток разных типов. *Ситовидные трубки* (главный проводящий элемент флоэмы) представляют собой продольные ряды вытянутых клеток (члеников) с перфорированными перегородками, сквозь которые проходят цитоплазматические тяжи, составляющие единое целое с содержимым самих члеников. Членики ситовидных трубок в зрелом состоянии не содержат ядер, но лежащие с ними рядом мелкие *клетки-спутницы* имеют крупные ядра. К ситовидным трубкам примыкают также и многочисленные клетки флоэмной паренхимы.

Клетки эндодермы характеризуются наличием *пояска Каспари* — особого утолщения из водонепроницаемого материала, охватывающего в виде полосы радиальные стенки клетки. Поясок Каспари служит барьером, препятствующим диффузии веществ между корой и стелой по клеточным стенкам; он направляет движение всех веществ из *апопласта* (пространственного континуума вне плазматических мембран) через избирательно проницаемую мембрану клеток эндодермы в *симпласт* (пространственный континуум внутри плазматических мембран и плазмодесм). Последствия, вытекающие из этого изменения, мы обсудим в гл. 6 и 7.

Между центральным цилиндром и эпидермисом корня находится его *кора,* состоящая из крупных, тонкостенных, рыхло упакованных клеток (см. рис. 3.5). Эти паренхиматозные клетки с крупным ядром, центральной вакуолью и многочисленными лейкопластами служат главным образом хранилищем для таких запасных веществ, как крахмал. С появлением *камбия,* закладывающегося между ксилемой и флоэмой центрального цилиндра и делящегося в тангенциальной плоскости, начинается утолщение корня, представляющее собой результат камбиальной активности. Кора под напором этого прироста трескается и по периферии слущивается, а раны затягиваются благодаря активности многочисленных отдельных участков *пробкового камбия.* В конечном счете у более старого корня и эпидермис, и кора сбрасываются целиком, а из теперь уже непрерывной вторичной меристемы — пробкового камбия — образуется новая покровная ткань — *перидерма,* существенным компонентом которой является пробка.

Стебли

Процессы клеточного деления и дифференциации в стеблях во многих отношениях напоминают соответствующие процессы в корнях. Верхушка (*апекс*) стебля двудольного растения содержит меристематическую зону, которая состоит из быстро делящихся клеток (рис. 3.7). За этой зоной делящихся клеток лежит область быстрого роста путем растяжения, а за ней в свою очередь следует сливающаяся и перекрывающаяся с ней область клеточной дифференциации. В зоне дифференциации прослеживается развитие эпидермиса, центрального цилиндра и первичной коры. От корней стебли отличаются главным образом наличием *сердцевины,* а также иным порядком расположения ксилемы и флоэмы. У двудольных вокруг сердцевины размещена ксилема, а вокруг ксилемы — флоэма; у однодольных содержащие ксилему и флоэму сосудистые пучки могут быть рассеяны и в коре, и центральном цилиндре, которые не разделены здесь четкой границей. Хотя анатомия стебля любого

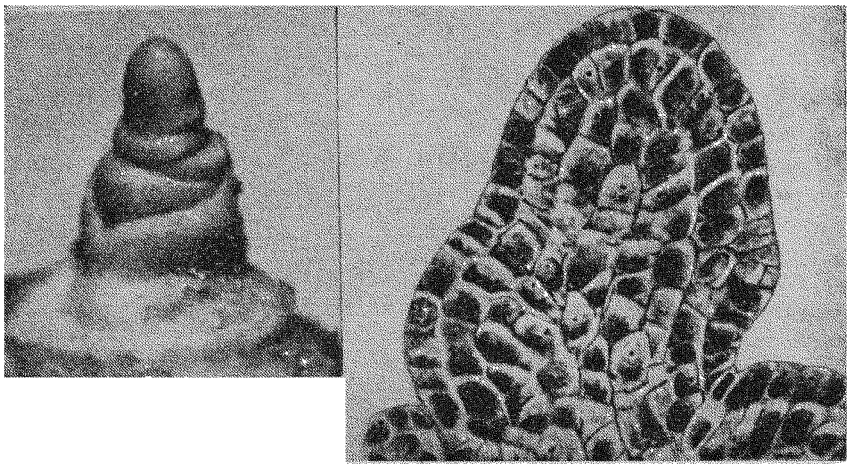


Рис. 3.7. *Слева* — апикальная меристема пшеницы. *Справа* — медиальный продольный разрез через апикальную меристему. Бугорок *слева* — зачаток цветка; меньший бугорок справа разовьется в листообразный орган — нижнюю цветковую чешую. Более крупные бугорки в нижней части — ранее образовавшиеся зачатки цветков. (С любезного разрешения Barnard C. and the Division of Plant Industry, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australia.)

растения детерминирована генетически, внешние условия способны в какой-то мере на нее влиять; например, стебли, выращенные на свету, не содержат обычно четко выраженной эндодермы, тогда как в стеблях, выращенных в темноте, эндодерма по большей части имеется.

В стебле, так же как и в корне, камбиальный слой закладывается между ксилемой и флоэмой; делясь интенсивно в обоих направлениях, этот камбий образует клетки, которые с внутренней стороны дифференцируются в элементы ксилемы, а с наружной — в элементы флоэмы. Стебель, как и корень, растет в толщину за счет внутреннего прироста. Наружные слои стебля под напором этого внутреннего прироста разрываются и со временем сбрасываются. Растение образует при этом на оголенных участках новые защитные клетки. Здесь также появляется пробковый камбий, порождающий клетки с толстыми стенками, содержащими *суберин* — водонепроницаемый материал, характерный для опробковевших тканей. По мере того как стебель растет в толщину, последовательные слои пробки, составляющей теперь компонент коры, разрываются, слущиваются и заменяются новыми клетками, которые откладываются либо старыми, либо вновь возникшими слоями пробкового камбия. Ценная для технического использования пробка, срезаемая

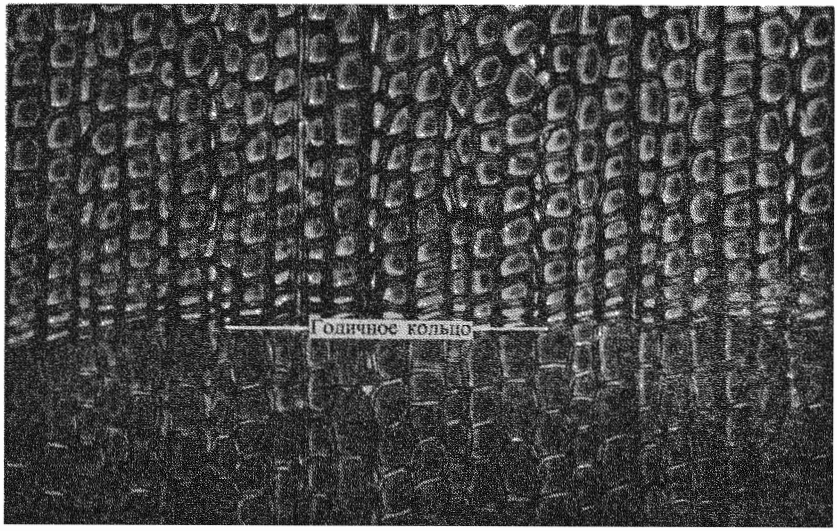


Рис. 3.8. Годичные кольца в древесине возникают в результате изменения размера трахенд, образуемых камбнем. Весной образуются более крупные трахеиды. Таким образом, само годичное кольцо есть не что иное, как граница между летнимн трахеидами, отмечающими конец одиого года, н весеннимн, отмечающимн начало следующего года.

со стволов пробкового дуба (*Quercus suber*), представляет собой продукт именно такого процесса.

Характерные для древесных стволов годичные кольца возникают как следствие различий в погодных условиях в разное время года. Весной при обильном снабжении водой и прочих благоприятных условиях камбий образует сравнительно тонкостеные клетки с широкой полостью. Летом и осенью, когда растение нередко испытывает нехватку воды, у вновь образующихся трахеид стенки бывают толще, а полость у́же. Именно вледствие такого регулярного чередования весенней и летней древесины и возникает годичное кольцо (рис. 3.8). Обычно переход от весенней древесииы к летней в любом году оказывается плавным, тогда как переход от летней древесины, образовавшейся в конце одного вегетационного периода, к весенней древесине, образовавшейся в следующем году, бывает резким, и граница между ними имеет вид четкой линии; по этим линиям и определяют возраст дерева.

Регулярность годичных колец позволяет датировать сохранившиеся остатки деревьев и уцелевшие деревянные предметы, а по ним и древние цивилизации. Допустим, нам известно, что в тех или иных районах имели место определенные климатические циклы, включавшие изменения в количестве осадков и

температуре. В годы, особо благоприятные для роста, образуются очень широкие годичные кольца, а в годы засушливые — очень узкие. Сопоставив, скажем, структуру древесины в крепежной стойке какого-нибудь строения, относящегося к ныне исчезнувшей цивилизации, с материалом, возраст которого нам известен, мы можем таким путем датировать и саму цивилизацию. Этим методом удалось, например, выяснить, что круглый стол в Уинчестерском соборе в Англии, принадлежавший, как предполагали, королю Артуру, на самом деле был сделан гораздо позднее, в 1538 г. Метод этот, хотя и очень полезный, не может считаться, однако, вполне надежным, во-первых, потому, что в необычных условиях за год образуется иногда не одно кольцо, а два и более, и, во-вторых, потому, что соседние годичные кольца не всегда бывают четко разграничены. Когда требуются дополнительные свидетельства, приходится прибегать и к каким-нибудь другим способам датировки, например к радиоуглеродному методу.

Листья

В конусе нарастания стебля периодически в результате клеточного деления возникают группы клеток, превращающиеся в *листовой зачаток*. Такие листовые зачатки вначале имеют вид небольших бугорков, образованных слоями ткани. Часть меристемы остается в *пазухе* листа (угол между листом и стеблем) и дает начало закладывающейся здесь почке. Из почек могут затем развиться побеги, в свою очередь несущие листья или при соответствующих условиях цветки. Природа закладывающейся почки часто зависит от температуры и от освещенности; об этом мы еще будем говорить в гл. 12.

Первые образующиеся почки почти всегда дают облиственные побеги. У некоторых видов растений в стеблевом узле закладывается одна почка, а у других — две, три и более. При одиночной закладке последовательно развивающиеся листья часто располагаются на стебле по спирали; две почки дают обычно супротивно расположенные листья. Характер листорасположения зависит от вида растения и определяется генетически.

Порядок расположения листьев на стебле (*филлотаксис*) может быть выражен дробью. Листорасположение $^2/_5$ означает, например, что, двигаясь по стеблю от листа, с которого начат счет, к листу, сидящему непосредственно над ним, мы получим два оборота спирали и что на эти два оборота приходится пять листьев.

Самые крайние клетки на верхней и нижней стороне листового бугорка дифференцируются в клетки эпидермиса, покрытые с поверхности пропитанной воском пленкой — *кутикулой*.

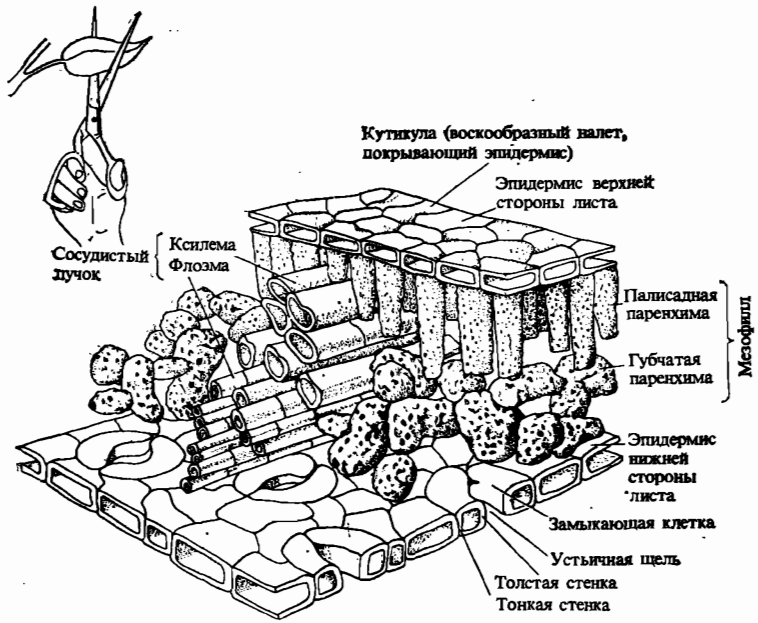


Рис. 3.9. Схематическое изображение листа в поперечном разрезе. Лист состоит из двух защитных слоев — верхнего и нижнего эпидермиса, между которыми располагаются активно фотосинтезирующие клетки. К верхнему эпидермису примыкает слой палисадной паренхимы, а к нижнему — губчатая паренхима. Эпидермис пронизан устьичными щелями, отверстость которых регулируется тургором замыкающих клеток. Межклеточные воздухоносные пространства создают тот путь, по которому происходит газообмен, т. е. обмен CO_2, кислородом и водяными парами. По мелким сосудистым пучкам в лист поступают вода и минеральные вещества, а из листа оттекают синтезированные сахара. Как верхний, так и нижний эпидермис бывает обычно покрыт воскообразной, практически водонепроницаемой кутикулой.

Эта пленка, сравнительно мало проницаемая для воды, предохраняет листья от высыхания. В эпидермисе имеется, особенно на нижней стороне листа, большое число специализированных, так называемых *замыкающих,* клеток, которые, изменяя соответствующим образом свою форму, тем самым регулируют открывание и закрывание *устьичных щелей* (гл. 4). От того, насколько широко открыты устьица, зависит газообмен (т. е. обмен водяными парами, кислородом, двуокисью углерода и прочими газами) между внутренним пространством листа и окружающим лист воздухом. Между эпидермисом верхней и нижней стороны листа заключена фотосинтезирующая ткань листа — *мезофилл*, которую иногда называют также *хлоренхимой*, потому что клетки ее содержат большое число хлоропластов. Хлоренхима делится на *палисадную* и *губчатую*. Клетки пер-

вой упакованы плотно и их продольные оси перпендикулярны поверхности листа; клетки второй расположены рыхло, а межклетники сообщаются непосредственно с устьичными щелями (рис. 3.9).

Фотосинтезирующую ткань листа пронизывают многочисленные «жилки», или проводящие пучки, состоящие из клеток ксилемы и флоэмы. По этим клеткам вода и минеральные вещества поступают в лист, а продукты фотосинтеза выводятся из него. Все эти проводящие пучки связаны в конечном счете со срединной жилкой листа, проходящей сквозь его черешок и соединяющейся с главной сосудистой системой растения.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ

Один из самых ярких примеров резкого изменения формы у растений — это переход от вегетативного роста к репродуктивному. У многих покрытосеменных растение на протяжении долгого времени образует только корни, побеги и листья. Затем, в какой-то момент жизненного цикла, бурный вегетативный рост прекращается и начинается ряд превращений, приводящих в конце концов к появлению репродуктивных органов. Первые морфологические изменения отмечаются в конусе нарастания стебля, который из узкого цилиндра превращается в уплощенный бугорок. На этом бугорке развиваются теперь зачатки цветков, содержащие *чашелистики, лепестки, тычинки* и *плодолистики.* В тычинках и плодолистиках происходит важный процесс — мейоз, завершающийся образованием гаплоидных клеток и полового поколения растения — гаметофита, имеющего одиночный набор хромосом (рис. 3.10). В тычинках (мужском органе) в результате мейоза образуются гаплоидные *микроспоры,* развивающиеся в мужской гаметофит (пыльцевое зерно); в завязи (женском органе), формирующейся из одного или нескольких плодолистиков, в процессе мейоза образуется гаплоидная мегаспора, развивающаяся в женский гаметофит (зародышевый мешок). Мужской и женский гаметофиты в конечном счете дают начало половым клеткам, т. е. *спермию* и *яйцеклетке.* Спермий по пыльцевой трубке проникает в семязачаток и оплодотворяет яйцеклетку. В результате слияния двух половых клеток восстанавливается бесполое поколение — спорофит, имеющий двойной набор хромосом.

В последние десятилетия биологам удалось гораздо полнее изучить физиологию размножения растений и те химические изменения, с которыми связан переход от вегетативного роста к репродуктивному. Позднее мы обсудим этот важный процесс более подробно. Теперь же мы рассмотрим систему, более простую чем покрытосеменное растение, а именно заросток папоротника (рис. 3.11). У папоротника заросток представляет со-

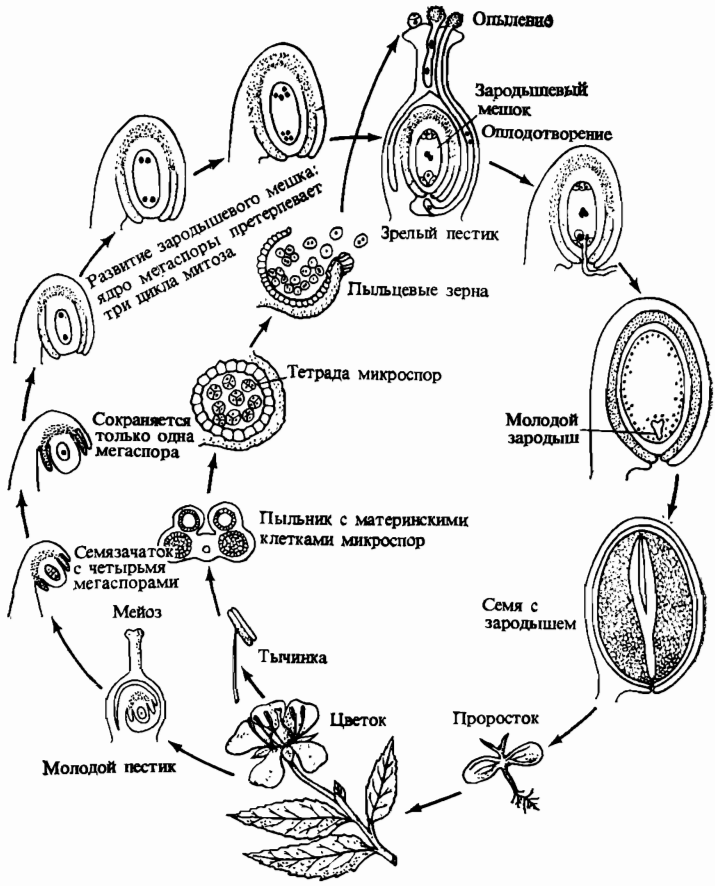


Рис. 3.10. Жизненный цикл покрытосеменного растения.

бой гаметофит, поскольку каждая его клетка содержит вдвое меньшее число хромосом, чем клетка зрелого папоротника — спорофита. У некоторых водорослей, у мхов и папоротников гаплоидное поколение занимает значительную часть жизненного цикла, в то время как у покрытосеменных на долю его приходится гораздо более короткий промежуток времени.

Гаметофит папоротника образуется в результате повторных митотических делений из одноклеточной гаплоидной споры. Развивающиеся на листьях в спорангиях споры папоротника представляют собой продукт мейоза. После прорастания из такой споры образуется путем клеточных делений либо нитевидная структура (в темноте), либо тонкая пластинка — слой клеток (на свету). Полностью сформировавшийся заросток имеет

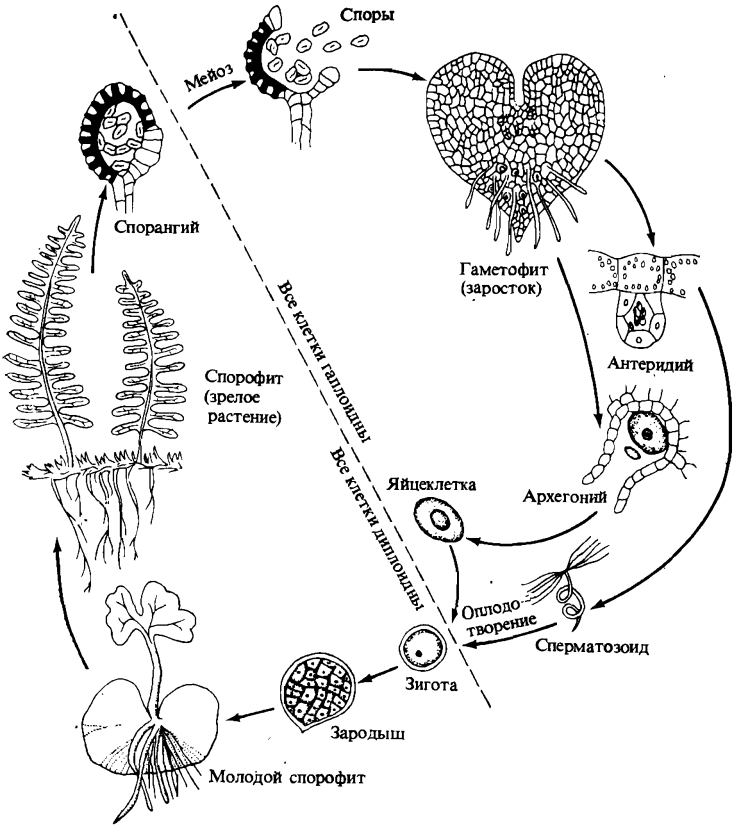


Рис. 3.11. Жизненный цикл папоротника.

сердцевидную форму и в средней своей части состоит из нескольких слоев клеток, от которых отходят врастающие в землю ризоиды (образования, напоминающие корни). Через некоторое время в ткани заростка возникают как мужские, так и женские половые органы — *антеридии* и *архегонии*. Антеридий дает начало группе сперматозоидов, а в архегонии развивается одна-единственная яйцеклетка.

Что же вынуждает клетки заростка папоротника дифференцироваться в мужские и женские половые органы? Ответ на этот вопрос следует, по-видимому, искать в существовании каких-то особых веществ, стимулирующих возникновение антеридиев. Если споры чувствительного вида папоротника *Onoclea* поместить по одной в пробирки, содержащие подходящую для роста папоротника синтетическую среду, то заростки будут развиваться нормально во всем, за исключением одного — на

них никогда не появятся антеридии. Если же мы будем выращивать эти заростки в среде, где находится много других заростков, или добавим к среде фильтрат культуральной жидкости от более старых заростков *Onoclea* (можно взять также и от родственного вида, *Pteridium*), то антеридии появятся на заростках очень быстро. Простые опыты с разведением показывают, что в среде из-под старых заростков *Pteridium* присутствует какое-то вещество, способное специфическим образом стимулировать дифференциацию антеридиев на заростках, но не оказывающее сколько-нибудь заметного влияния на рост последних. При добавлении в среду больших количеств этого вещества почти каждая клетка зрелого заростка может дать начало антеридию.

Подробное изучение феномена, о котором идет речь, выявляет любопытный факт: оказывается, к тому времени, когда зароток приобретает способность вырабатывать фактор, стимулирующий образование антеридиев, сам он бывает уже слишком старым для того, чтобы на него реагировать. Поэтому если имеется только один зароток, то он не может стимулировать образование антеридиев в себе самом. Естественный вывод отсюда заключается в том, что образование антеридиев в природе требует одновременного присутствия многих заростков разного возраста. Старые заростки вырабатывают при этом специфический фактор, способный вызывать образование антеридиев у более молодых заростков, но сами они продолжают образовывать архегонии без предварительного формирования антеридиев. Таким образом, успешная дифференциация половых органов, приводящая в конечном счете к завершению полового процесса у этого растения, происходит только в том случае, когда заростки находятся вместе. Знакомство с различными семействами папоротников позволяет выявить известную специфичность в выработке данного вещества. Обычно все члены сем. Polypodiaceae реагируют на фактор зароста *Pteridium* и оказываются нечувствительными к веществам, продуцируемым папоротниками других семейств. Аналогичным образом гаметофиты, не принадлежащие к Polypodiaceae, обнаруживают нечувствительность к фактору зароста *Pteridium*, но зато реагируют на вещества, продуцируемые их собственными заростками. Работы по выделению и идентификации этих активных веществ показали, что они родственны *гиббереллинам* (один из классов растительных гормонов, о которых мы будем говорить позднее).

Есть данные, подтверждающие, что у некоторых водорослей и грибов, равно как и у высших растений, в образовании половых органов, их созревании, освобождении гамет и, наконец, в привлечении сперматозоидов яйцеклеткой участвуют какие-то особые вещества, вырабатываемые организмом в определенной фазе его жизненного цикла. Эти данные говорят в пользу кон-

цепции, согласно которой развитие состоит из ряда этапов, причем каждый этап инициируется тем или иным химическим или физическим процессом, нередко связанным с образованием мобильного химического стимула, или *гормона*. На каждом этапе вновь возникшие клетки, дифференцируясь, принимают ту форму, которая соответствует их конкретным функциям. На протяжении всего времени неизменно поддерживаются гармония в организме и его целостность.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Зрелое растение развивается из зародыша в результате ряда координированных событий, общий ход которых запрограммирован в генах, а реальное воплощение зависит от внешней среды. Рост в длину связан, во-первых, с образованием новых клеток в центрах клеточного деления (*меристемах*), расположенных на верхушках стеблей, корней и почек, и, во-вторых, с удлинением самих этих клеток. Точно так же и рост в толщину происходит путем образования и последующего растяжения новых клеток, порождаемых в этом случае латеральной (боковой) меристемой, или *камбием,* залегающим (обычно в виде однорядного цилиндра) между древесиной и корой. *Дифференциацией* называют процесс, в результате которого образованные меристемой идентичные клетки в конце концов становятся разными и приобретают специфические характеристики.

Семя состоит из *зародыша,* запаса питательных веществ в *эндосперме* или в мясистых *семядолях* зародыша и из *семенной оболочки. Прорастание* наступает после того, как семя поглотит достаточное количество воды и в нем начнутся процессы клеточного деления и растяжения. Скорость роста вначале бывает небольшой (*лаг-фаза*), затем поддерживается логарифмическая зависимость скорости роста от времени (*лог-фаза*), а позже рост снова замедляется и наконец прекращается вообще. Продолжительность жизни у разных видов растений варьирует от нескольких недель до 3000 лет и более. Однако на искусственных питательных средах можно неограниченно долго выращивать, путем пересевов, ткани даже и тех растений, которые в норме быстро заканчивают свой жизненный цикл. Ткани, культивируемые таким образом, остаются обычно недифференцированными, но при помощи соответствующих химических веществ, в том числе и *гормонов*, в них можно вызвать дифференциацию.

Молодые корни покрыты *эпидермисом*, состоящим из плоских клеток, выполняющих защитную функцию, и *корневых волосков*, приспособленных для всасывания воды и растворенных в ней минеральных веществ. Центральную часть корня занимает *ксилема* с ее водопроводящей тканью, состоящей из *трахеид* и

сосудов, паренхимными клетками и *волокнами.* Вокруг ксилемы располагается *флоэма,* состоящая из *ситовидных трубок, клеток-спутниц* и *паренхимных клеток;* по флоэме перемещается водный раствор органических веществ. Кнаружи от флоэмы лежит *перицикл* — образовательная ткань, в которой зарождаются *боковые корни,* пробивающие себе путь наружу через внешние ткани. Весь этот центральный цилиндр, или *стела,* окружен *эндодермой,* в клетках которой имеются водонепроницаемые *пояски Каспари.* Вследствие этого ток растворенных веществ, перемещавшийся ранее по влажным клеточным стенкам, изменяет здесь свой путь и движется далее уже сквозь мембраны. Между центральным цилиндром и эпидермисом располагается состоящая из паренхиматозных клеток *первичная кора,* часто играющая роль запасающей ткани. Когда камбий, лежащий между ксилемой и флоэмой, активируется, эпидермис и часть первичной коры под напором внутреннего прироста растрескиваются и сбрасываются. Трещины затягиваются благодаря деятельности новой меристемы — *пробкового камбия,* формирующего новую защитную ткань — *перидерму.* Стебли по своему строению сходны с корнем, хотя и отличаются от него рядом признаков: как правило, они имеют состоящую из паренхимных клеток сердцевину, эндодерма в них по большей части отсутствует, и боковые побеги образуются эндогенно, а не закладываются в глубине, как боковые корни.

Вследствие неодинаковой активности камбия в разное время года образуются неодинаковые по величине трахеиды и сосуды. Возникает характерный узор, позволяющий различать ежегодный прирост древесины, — *годичные кольца.* Их используют иногда для датировки тех или иных деревянных предметов, а также для получения информации о климате в давно прошедшие времена и об археологических событиях.

Лист — это обычно плоский орган. Его основная, фотосинтезирующая, ткань (*мефозилл*) пронизана сильно разветвленными жилками, состоящими из ксилемы и флоэмы. Лист окружен *эпидермисом,* покрыт воскообразной *кутикулой.* Многочисленные *устьица,* отверстость которых регулируется тургором *замыкающих клеток,* обеспечивают газообмен между внутренним пространством листа и атмосферой.

Репродуктивные органы (цветки) не являются непременной принадлежностью растения на протяжении всего его жизненного цикла; обычно они развиваются в ответ на определенные — зависящие от времени года — сигналы среды, такие, как длина дня или изменения температуры. В цветке мужские и женские органы (*тычинки* и *плодолистики*) образуют клетки, претерпевающие мейоз. Гаплоидные *микроспоры* развиваются в мужские гаметофиты (пыльцевые зерна), в которых формируются спермии; гаплоидные мегаспоры в процессе развития превра-

щаются в женские гаметофиты (зародышевые мешки), дающие начало яйцеклеткам. В результате слияния спермия и яйцеклетки (*оплодотворения*) возникает *зигота* и восстанавливается диплоидное число хромосом (образуется бесполое поколение — спорофит). У папоротников и, по всей вероятности, также у цветковых растений ряд этапов репродуктивного цикла находится под контролем особых химических «посредников», или *гормонов*.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Esau K. 1977. The Anatomy of Seed Plants, 2nd ed., New York, Wiley. (Имеется перевод: Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 1 и 2. — М.: Мир, 1980.)

Clowes F. A. L., Juniper B. E. 1968. Plant Cells, Oxford and Edinburgh, Blackwell.

Gunning B. E. S., Steer M. W. 1975. Plant Cell Biology: An Ultrastructural Approach, London, Edward Arnold.

Ledbetter M. C., Porter K. R. 1970. Introduction to the Fine Structure of Plant Cells, New York and Heidelberg, Springer-Verlag.

O'Brien T. P., McCully M. E. 1969. Plant Structure and Development, New York, Macmillan.

Steeves T. A., Sussex I. M. 1972. Patterns in Plant Development, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.

ВОПРОСЫ

3.1. В «большом периоде роста» органов, организмов и популяций быстрый рост сменяется более медленным. В чем причина этого замедления?

3.2. Охарактеризуйте сравнительное значение для роста проростка двух процессов — клеточного деления и растяжения клеток.

3.3. Наиболее быстро удлиняющаяся часть корня расположена в нескольких миллиметрах от его кончика, тогда как зона максимальной интенсивности клеточного деления лежит гораздо ближе к кончику. Как это объяснить?

3.4. При скашивании газона злаки и двудольные сорняки ведут себя по-разному: злаки продолжают расти в вышину, а у двудольных растений из боковых почек развиваются новые побеги. Чем можете вы объяснить это разное поведение?

3.5. Опишите различные процессы, от которых зависит рост вновь образовавшейся клетки.

3.6. Что такое дифференциация? Какого рода влияния могли бы вызвать появление различий в клетках с одинаковым генотипом?

3.7. Какова вероятная причина дифференциации на различные клеточные типы в растительном организме? Приведите доводы, подтверждающие ваши соображения.

3.8. Если кончик корня отрезать и поместить на искусственную питательную среду, то он будет продолжать расти на ней как некое организованное целое, сохраняя свое нормальное строение. Из участка стебля, расположенного чуть ниже верхушки, при таком же выращивании получается обычно в той или иной степени дезорганизованная ткань — каллус. Какие выводы можно из этого сделать о природе воздействий, регулирующих дифференциацию в растительном организме?

3.9. Способны ли дифференцировавшиеся клетки вновь дедифференцироваться и возобновить прерванный активный рост? Что можно на основании этого сказать о природе дифференциации?

3.10. Как могут использоваться различные химические воздействия для регулирования дифференциации у растений? Можно ли предположить, что сами эти вещества определяют специфический тип органов и тканей?

3.11. Сравните жизненный цикл папоротников и покрытосеменных. Охарактеризуйте продолжительность и сравнительное значение гаплоидной и диплоидной фазы (гаметофита и спорофита) у тех и других.

3.12. Как рост корня зависит от других частей растения?

Глава 4

Фотосинтез. Запасание энергии

Подобно всем другим организмам, зеленые растения используют в качестве источника энергии углеводы и прочие окисляемые органические вещества; однако в отличие от большинства организмов зеленые растения — *автотрофы* («питающиеся самостоятельно»). Растения создают свою пищу сами, превращая химическим путем атмосферную двуокись углерода (CO_2) в сахара и родственные им соединения за счет лучистой энергии, поглощаемой фотосинтетическим аппаратом хлоропластов. Таким образом, растения играют в природе роль первичных продуцентов органических веществ; иными словами, они не нуждаются в поступлении органических веществ извне.

Часть образующихся в процессе фотосинтеза сахаров почти немедленно превращается в высокополимерное соединение — крахмал, запасающийся в виде крахмальных зерен в хлоропластах и лейкопластах; одновременно другая часть сахаров выводится из пластид и перемещается в растении в какие-нибудь другие места. Сахар, превращенный в крахмал, тем самым на время изымается из дальнейших метаболических превращений, однако крахмал может вновь расщепляться до сахара, который легко окисляется и при этом обеспечивает клетку необходимой энергией. Эту главу мы посвятим рассмотрению механизмов, при помощи которых в растении из CO_2 и H_2O синтезируются сахара.

ФОТОСИНТЕЗ. ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

Когда излучение соответствующей длины волны поглощается хлоропластом, двуокись углерода химически восстанавливается[1] до сахаров, а газообразный кислород выделяется в объеме, равном объему восстановленной CO_2. Эти изменения противоположны по направлению изменениям, происходящим при окис-

[1] Под *восстановлением* какого-либо соединения понимают присоединение к нему электронов, а под *окислением* — их отнятие. За передаваемым электроном может последовать и протон, так что в конечном счете при восстановлении произойдет присоединение водорода, а при окислении — его отнятие. По большей части роль конечного акцептора электронов, или окислителя, играет кислород; однако известны и такие процессы окисления, в которых кислород сам по себе не участвует.

лении питательных веществ в процессе дыхания; следовательно, важная роль растений в балансе природы связана и с тем, что они возвращают в атмосферу кислород, который необходим для дыхания подавляющему большинству организмов. Обозначив формулой (CH_2O) элементарную единицу молекулы углевода (молекула глюкозы $C_6H_{12}O_6$ построена из шести таких единиц), мы можем записать общее уравнение фотосинтеза в следующем виде:

$$\underset{\text{Двуокись углерода}}{CO_2} + \underset{\text{Вода}}{H_2O} \xrightarrow{\text{Энергия света}} \underset{\text{Углевод}}{(CH_2O)} + \underset{\text{Кислород}}{O_2}.$$

Все компоненты этой реакции содержат кислород, так что приведенное уравнение ничего не говорит о том, откуда берется выделяющийся при фотосинтезе кислород: из CO_2 или из H_2O. В течение многих лет биологи полагали, что световая энергия расходуется на расщепление молекулы CO_2 и перенос атома С на H_2O с образованием (CH_2O). Однако наблюдения над фотосинтезирующими микроорганизмами поколебали это представление. Биохимические пути у фотосинтезирующих микроорганизмов, в целом аналогичные соответствующим процессам у высших растений, все же несколько отличаются от них. Например, фотосинтезирующие пурпурные бактерии используют при фотосинтезе не H_2O, а H_2S и в качестве побочного продукта фотосинтеза выделяют не кислород, а серу:

$$CO_2 + 2H_2S \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S.$$

Во многих местах земного шара важным природным источником элементарной серы служат отложения серы, образовавшиеся именно таким путем. Совершенно очевидно, что эта сера может происходить только из H_2S, расщепляемого в процессе фотосинтеза. Аналогичным образом ведут себя некоторые водоросли, которые можно «приучить» использовать вместо воды газообразный водород H_2 для восстановления CO_2 до (CH_2O), т. е. до уровня углевода:

$$CO_2 + 2H_2 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O.$$

Ясно, что в обоих этих механизмах световая энергия расходуется на разложение (*фотолиз*) донора водорода, а восстановительная сила, генерируемая таким путем, используется для превращения CO_2 в (CH_2O).

Если у разных организмов существует какой-то общий путь фотосинтеза, то приведенные данные позволяют предположить, что и у высших растений световая энергия расходуется на разложение воды. Убедиться в том, что это предположение верно, удалось, когда биохимики стали применять для изучения фотосинтеза H_2O или CO_2, меченные тяжелым изотопом кислорода (^{18}O). В этих опытах было показано, что выделяющийся кисло-

род всегда соответствует по своему изотопному составу кислороду, содержащемуся в воде, а не в CO_2. В сущности, фотолиз воды — это ключ ко всему процессу фотосинтеза, так как именно на этом этапе световая энергия используется для производства химической работы.

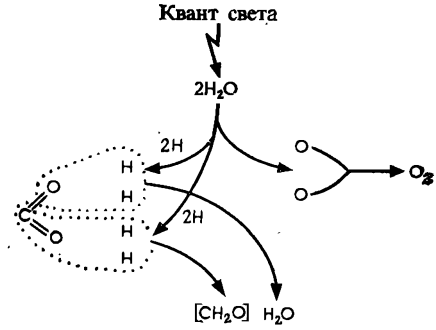


Рис. 4.1. Общий ход фотосинтеза.

В молекуле кислорода, выделяющегося при фотосинтезе у высших растений, содержатся два атома кислорода, а в молекуле воды — только один такой атом, и это означает, что в реакцию должны вступать две молекулы воды. Чтобы получить сбалансированное уравнение, правильно отражающее механизм суммарной реакции, мы должны ввести в обе части этого уравнения еще по одной молекуле воды. Если вода будет содержать ^{18}O, то мы получим

$$CO_2 + 2H_2{}^{18}O \xrightarrow{\text{Энергия света}} (CH_2O) + {}^{18}O_2 + H_2O.$$

Если же мы пометим при помощи ^{18}O двуокись углерода, то уравнение примет следующий вид:

$$C^{18}O_2 + 2H_2O \xrightarrow{\text{Энергия света}} [CH_2{}^{18}O] + O_2 + H_2{}^{18}O.$$

Выделяющийся при фотосинтезе кислород получается из вступающей в реакцию воды, образующаяся же молекула воды отличается от тех двух молекул, которые подверглись фотолизу. На рис. 4.1 приведена схема, которая может помочь читателю нагляднее представить себе общий ход рассматриваемой реакции. Из этой схемы видно, что световая энергия используется для разложения воды. При этом выделяется кислород и образуется также «водород» (или «восстановительная сила»), расходуемый 1) на восстановление CO_2 до конечного продукта фотосинтеза (CH_2O) и 2) на образование новой молекулы воды. Конечно, это самое краткое описание фотосинтеза, и в каждой из представленных здесь простых реакций в действительности имеется много промежуточных этапов. Одни из этих этапов связаны с превращением световой энергии в химическую, другие же могут происходить как на свету, так и в темноте. Эти последние называются «темновыми реакциями» фотосинтеза.

МАТЕРИАЛЬНАЯ БАЗА ФОТОСИНТЕЗА

CO_2, используемая для фотосинтеза, попадает в зеленую клетку листа или стебля через *устьица* и сильно разветвленную сеть межклеточных воздухоносных каналов. Лист (см.

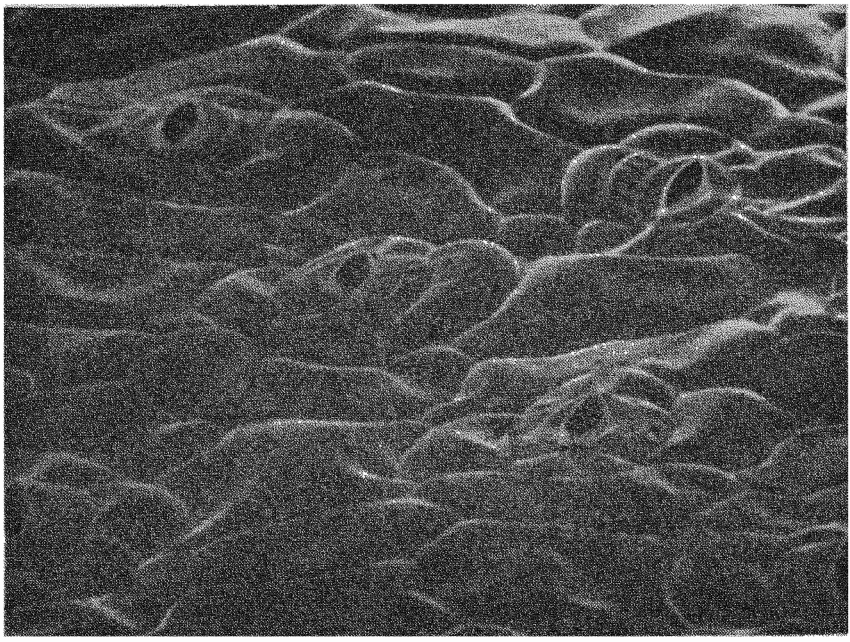


Рис. 4.2. Открытые устьица на эпидермисе нижней стороны лиофилизированных листьев *Commelina communis*. (С любезного разрешения H. Saxe, Copenhagen University.)
Изображение получено при помощи сканирующего электронного микроскопа; ×700.

рис. 3.9) — главный орган растения, осуществляющий фотосинтез, — состоит из нескольких слоев активно фотосинтезирующих клеток (клеток *мезофилла*), окруженных защитным слоем (*эпидермисом*) и снабженных проводящими элементами (*жилками*), предназначенными для переноса веществ в двух противоположных направлениях: по жилкам вода и питательные вещества поступают в лист и по ним же ассимиляты и прочие продукты жизнедеятельности удаляются из листа. Жилки настолько сильно ветвятся, что в мезофилле практически нет ни одной клетки, которая отстояла бы от ближайшей к ней жилки дальше, чем на несколько клеточных диаметров.

Устьица, пронизывающие эпидермис (рис. 4.2), открываются и закрываются под влиянием изменений в тургоре замыкающих клеток. Каждое устьичное отверстие окружено двумя такими клетками, имеющими форму боба (рис. 4.3). Ясно, что способность замыкающих клеток к подобным движениям обусловлена их структурными и физиологическими особенностями. Стенки

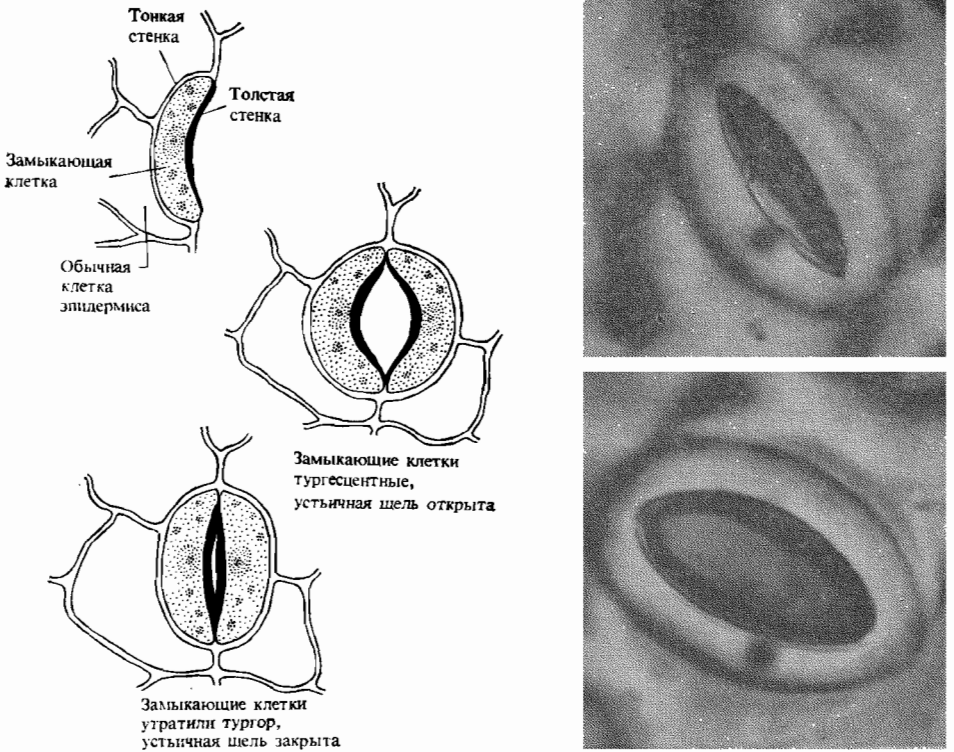


Рис. 4.3. Открывание и закрывание устьиц. (J. Bonner, A. W. Galston. 1952. Principles of Plant Physiology, San Francisco, W. H. Freeman and Company.)

На фотографии справа — изображения открытого и закрытого устьица табака, полученные методом наложения пленки из силиконовой резины. (С любезного разрешения I. Zelitch, Connecticut Agricultural Experiment Station.)

этих клеток весьма эластичны в отличие от жестких стенок, окружающих большинство зрелых растительных клеток. Кроме того, целлюлозные микрофибриллы, составляющие каркас клеточной стенки, ориентированы здесь не продольно, как это обычно бывает, а радиально. Далее, стенки у замыкающих клеток со стороны, обращенной к устьичной щели, толстые и не поддающиеся растяжению, а с противоположной стороны — более тонкие и более растяжимые. Вследствие этого, когда замыкающие клетки в результате усиленного осмотического поглощения воды становятся тургесцентными (см. гл. 6), они набухают и изгибаются, выпячиваясь наружу, так что устьичная щель открывается. Когда же эти клетки теряют воду, а следовательно, и тургор, они сжимаются, и устьичная щель при этом плотно закрывается. Сравнительно недавно удалось показать, что этот осмотический приток и отток воды, а значит, и тургесцентность замыкающих клеток регулируются интенсивным перемещением ионов калия, хлора и водорода между замыкающими клетками устьиц и другими клетками эпидермиса.

Пройдя сквозь устьичный барьер, атмосферная CO_2 попадает в подустьичную *воздушную полость*, а затем в сообщающиеся воздушные ходы, по которым она диффундирует через весь мезофилл листа. На влажной клеточной поверхности CO_2 растворяется в воде, гидратируется и превращается в угольную кислоту (H_2CO_3). Часть этой угольной кислоты нейтрализуется катионами клетки с образованием бикарбонат-ионов (HCO_3^-). Этот бикарбонат служит для клетки резервом потенциальной CO_2, которую клетка может использовать для фотосинтеза.

Двуокись углерода, от которой мы все зависим, присутствует в атмосфере в следовых количествах: на десять тысяч частей воздуха приходится всего лишь около трех частей CO_2 (0,03%). В разных местах земного шара эта концентрация несколько варьирует; она выше над городами, т. е. там, где сжигаются большие количества угля, нефти и бензина, и ниже в сельских местностях, где идет интенсивный фотосинтез. В теплицах в светлое время дня концентрация CO_2 в воздухе также падает, а потому иногда ее здесь искусственно повышают, чтобы таким путем добиться усиления фотосинтеза у растений, достаточно хорошо обеспеченных и светом, и влагой. Правда, это таит в себе известную опасность: листья особо чувствительных растений могут при этом пострадать; быть может, это объясняется тем, что при высоком уровне CO_2 в воздухе у некоторых растений закрываются устьица.

Эволюционисты высказывают мнение, что в сравнительно недавнее геологическое время содержание CO_2 в атмосфере менялось довольно сильно и что эти изменения, возможно, сказывались на характере растительности и климате. Ясно, например, что повышение уровня CO_2 в атмосфере могло бы привести

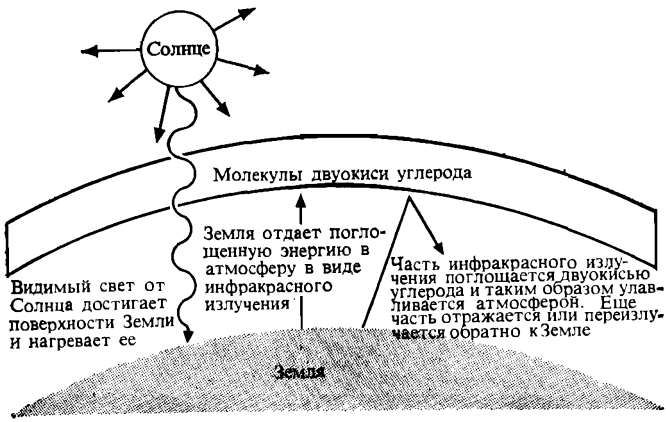


Рис. 4.4. «Парниковый эффект», обусловленный присутствием CO_2 в земной атмосфере.

не только к усилению фотосинтеза, а значит, и к усиленному накоплению растительной массы на Земле, но и к потеплению климата. Дело в том, что нагреваемая Солнцем Земля отдает часть поглощенной энергии обратно в космическое пространство в виде инфракрасного излучения. Двуокись углерода интенсивно поглощает именно инфракрасное излучение, задерживая тем самым эту тепловую энергию в атмосфере и создавая так называемый *парниковый эффект* (рис. 4.4). Нагревание Земли в результате такого эффекта могло бы привести к частичному таянию ледников и снеговых шапок на полюсах, а следствием этого явилось бы затопление равнинных местностей, на которых расположено большинство крупных городов. Таким образом, наблюдающееся сейчас поистине чудовищное потребление запасов ископаемого топлива и связанное с этим выбрасывание в атмосферу больших количеств CO_2 могут иметь весьма важные последствия для человека. Правда, процесс, о котором идет речь, принадлежит, по-видимому, к саморегулирующимся, а возможно, даже, что это — циклический процесс. Повышение температуры и увеличение концентрации CO_2 должно в конечном счете привести к усилению фотосинтеза и буйному росту растений, подобно тому что имело место в каменноугольном периоде. Такое усиление фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза со временем будет, конечно, заметно снижать уровень CO_2 в атмосфере, что вызовет охлаждение Земли и обращение описанного цикла.

Количество воды, расходуемой на фотосинтез, составляет лишь очень малую часть от общего ее количества, поглощаемого и испаряемого растением. Для того чтобы фотосинтез проис-

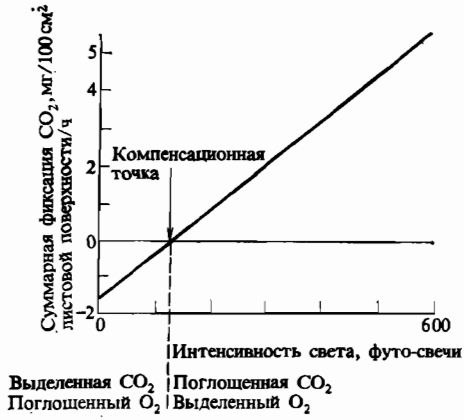


Рис. 4.5. Влияние света низкой интенсивности на фотосинтез типичного теневыносливого растения. В компенсационной точке (130 футо-свечей=0,7 Вт/м²) суммарный газообмен равен нулю: количество кислорода, выделившегося при фотосинтезе, равно количеству кислорода, поглощенного в процессе дыхания, а количество фиксированной в процессе фотосинтеза CO_2 равно количеству CO_2, выделившейся при дыхании.

ходил наиболее эффективно, листья должны быть тургесцентными и устьица открыты. Поэтому нехватка воды снижает скорость фотосинтеза, хотя и косвенно: процесс тормозится из-за того, что с закрыванием устьиц прекращается поступление CO_2 в лист.

Выделяющийся в процессе фотосинтеза кислород попадает в окружающую среду через устьица, пройдя путь от поверхности клетки мезофилла до подустьичной полости по одному из связанных с ней воздушных ходов. Закрывание устьиц, вызванное ослаблением тургора замыкающих клеток, прекращает этот газообмен, но не подавляет полностью ни фотосинтеза, ни дыхания, поскольку и внутри листа эти процессы взаимно питают друг друга, будучи замкнуты в цикл, так что кислород или CO_2, выделяющиеся в одном из них, поглощаются в другом. Фотосинтез, однако, в этих условиях (т. е. при закрытых устьицах) ограничен объемом дыхания, тогда как в оптимальных условиях он может происходить с интенсивностью, превышающей максимальную интенсивность дыхания в 10 и даже 20 раз.

Итак, для того чтобы фотосинтез протекал в оптимальном режиме, лист должен получать достаточно световой энергии, воды и двуокиси углерода. Если это условие не выполняется, то фактор, которого в сравнении с другими недостает больше всего, становится *лимитирующим* (рис. 4.5). Важно также, чтобы отток продуктов фотосинтеза из листа происходил с достаточной скоростью, потому что накопление углеводов будет тор-

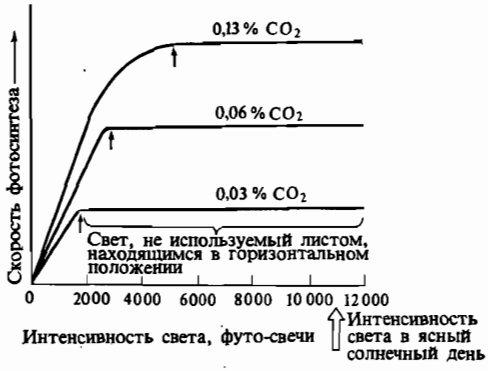


Рис. 4.6. Влияние света высокой интенсивности на фотосинтез при трех разных концентрациях CO_2 (две из них превышают уровни, характерные почти для всех природных условий). Стрелки указывают световое насыщение. Слева от точки, отмеченной стрелкой, скорость фотосинтеза лимитируется светом.

мозить процесс. Большинство растений лучше всего растет при чередовании световых и темновых периодов, так как в этих условиях продукты фотосинтеза, накопившиеся на свету, в темноте удаляются из листьев. Исключение составляют растения самых высоких северных и южных широт, которые должны успеть завершить вегетацию за отпущенный им короткий летний срок; растительность этих мест развивается наиболее хорошо при непрерывном освещении.

«Световое насыщение» фотосинтеза достигается почти у всех растений не на ярком солнечном свету, соответствующем примерно 10 000 футо-свечей (400—500 Вт/м^2), а при несколько меньшей интенсивности света. У отдельных листьев оно обычно отмечается при 1000 футо-свечей и ниже, в зависимости от вида растения, но, поскольку листья затеняют друг друга, для всего растения в целом световое насыщение наступает лишь при интенсивности света порядка нескольких тысяч футо-свечей (см. гл. 14). Растения, принадлежащие к так называемому *теневыносливому* типу, способны расти при сравнительно слабом освещении (рис. 4.6); им достаточно, например, света, проникающего сквозь полог леса. Естественно, что в затененных местах такие виды успешно конкурируют с растениями *светолюбивого* типа; светолюбивым видам для оптимального фотосинтеза требуются гораздо более высокие интенсивности света, и потому в тени они растут плохо.

БИОХИМИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Лучше всего познакомиться с процессом фотосинтеза можно, вероятно, рассмотрев четыре главных вопроса: 1) каким

образом поглощается световая энергия? 2) каким образом она переводится в форму, пригодную для выполнения химической работы? 3) какая последовательность реакций приводит к высвобождению кислорода из молекул воды? 4) какой путь ведет к превращению двуокиси углерода в сахар? Каждый из этих вопросов в отдельности мы теперь и обсудим.

Поглощение лучистой энергии

Свет может вызвать фотохимический эффект лишь после того, как он будет поглощен. Вещества, поглощающие видимый свет, называются *пигментами*. Поглощение пигментом кванта света (*фотона*) определяется характером распределения электронов в молекуле данного пигмента; какие именно длины волн будет поглощать пигмент, зависит от числа и от расположения двойных связей в его молекуле, а также от присутствия в ней ароматических колец. В результате поглощения фотона пигментом распределение электронов в его молекуле несколько изменяется и пигмент переходит в иную, «активированную», форму. Поскольку между длиной волны поглощаемого света и структурой поглощающего вещества существует определенная связь, мы можем установить характеристики пигмента, играющего роль фоторецептора в определенной фотохимической реакции, по данным, показывающим, как изменяется его активность в зависимости от длины волны.

Направляя на зеленый лист монохроматический свет различной длины волны, полученный с помощью светофильтра, призмы или дифракционной решетки, и измеряя скорость фотосинтеза, соответствующую каждой длине волны, можно убедиться в том, что свет в синей (~ 420 нм) и красной (~670 нм) областях спектра обеспечивает наибольшую эффективность фотосинтеза, а свет в зеленой (~ 500—600 нм) области — наименьшую (рис. 4.7). Такой *спектр действия* (зависимость относительной эффективности процесса от длины волны) можно объяснить, исходя из спектра поглощения хлорофилла, главного пигмента хлоропластов. Экстрагированный из листьев хлорофилл интен-

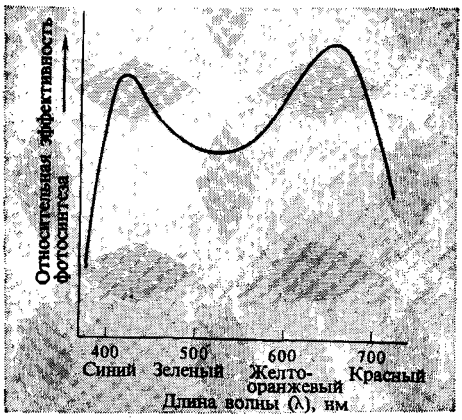


Рис. 4.7. Спектр действия фотосинтеза для зеленого листа.

сивно поглощает как раз в тех диапазонах длин волн, которые наиболее эффективны в фотосинтезе (рис. 4.8). Само это сходство между «спектром поглощения» хлорофилла и «спектром действия» фотосинтеза является одним из лучших доказательств того, что роль главного рецепторного пигмента в фотосинтезе играет именно хлорофилл. Отдельные особенности спектра действия фотосинтеза указывают, что в поглощении света при этом процессе участвуют также и желтые пигменты — каротиноиды, которые наряду с хлорофиллом в большом количестве содержатся в хлоропластах. В отсутствие хлорофилла каротиноиды неспособны осуществлять фотосинтез, поэтому принято считать, что активированные светом каротиноиды передают поглощенную ими энергию хлорофиллу, который в конечном счете и выполняет собственно фотосинтетическую работу.

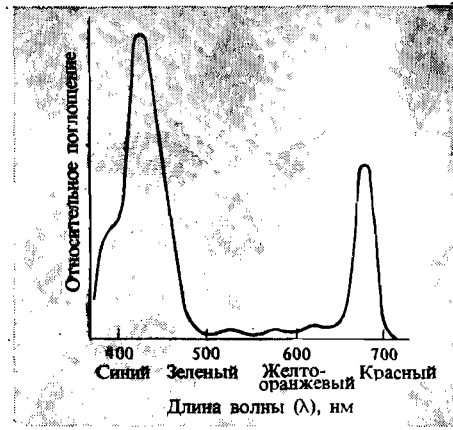


Рис. 4.8. Спектр поглощения хлорофилла *а* в эфире.

Расчеты показывают, что в перенос электронов при фотосинтезе в действительности вовлекается только небольшая часть молекул хлорофилла. Прочие его молекулы выполняют лишь роль *светособирающего комплекса,* или *светособирающей антенны.* Передача энергии от каротиноидов к хлорофиллу и от одной молекулы хлорофилла к другой происходит в результате процесса, который называют *резонансным переносом.* Участвующие в этом процессе молекулы должны быть плотно упакованы, для того чтобы колебательная энергия могла непосредственно передаваться от одной молекулы к другой. В гранах хлоропластов у высших растений фотосинтетические пигменты именно так и упакованы, о чем мы уже говорили в гл. 2; поэтому энергия, поглощенная одним из пигментов, легко может быть передана молекулам некоторых других пигментов.

У пурпурных фотосинтезирующих бактерий имеется пигмент *бактериохлорофилл* — структурный аналог хлорофилла. Этот пигмент поглощает в зеленом и инфракрасном участках спектра, т. е. в тех областях, где высшим зеленым растениям интенсивное поглощение не свойственно. Красные, бурые и сине-зеленые водоросли содержат наряду с хлорофиллом также и большие количества пигментов из группы *фикобилинов* (фико-

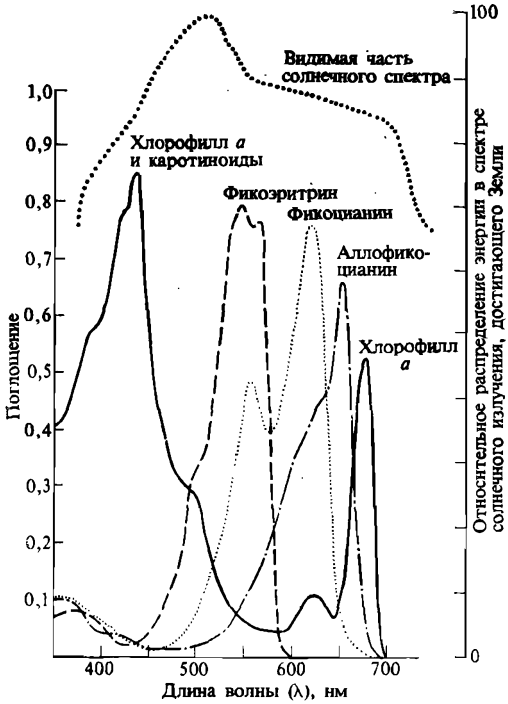


Рис. 4.9. Спектры поглощения пигментов, экстрагированных из сине-зеленых водорослей. (E. Gantt. 1975. BioScience, 25, 781—788.)

У хлорофилла *a* (сплошная линия) главные максимумы поглощения лежат при 435 и 675 нм. Поглощение фикобилинов (фикоэритрина, R-фикоцианина и аллофикоцианина), выделенных в виде фикобилипротеидов из фикобилисом, хорошо заполняет разрыв в той области, где хлорофилл поглощает очень слабо. Спектры флуоресценции этих пигментов достаточно хорошо перекрываются, что создает целостную систему переноса энергии. В верхней части рисунка показано распределение энергии в видимой части солнечного спектра.

эритрин, фикоцианин, аллофикоцианин и другие, родственные желчным пигментам животных); кроме того, в них присутствуют и *каротиноиды*, такие, как фукоксантин и перидинин. Перечисленные пигменты образуют ассоциации, которые у этих водорослей играют роль главной светопоглощающей системы. Фикоэритрин поглощает в сине-зеленой области спектра и потому кажется красным, тогда как фикоцианин и аллофикоцианин наиболее интенсивно поглощают в желтом и красном диапазонах и соответственно окрашены в синий или зеленый цвет (рис. 4.9). Спектр действия фотосинтеза у этих водорослей (рис. 4.10) заметно отличается от спектра зеленых растений.

Пигменты водорослей, присоединенные к белкам, сгруппированы в структурные единицы, *фикобилисомы*, располагающиеся

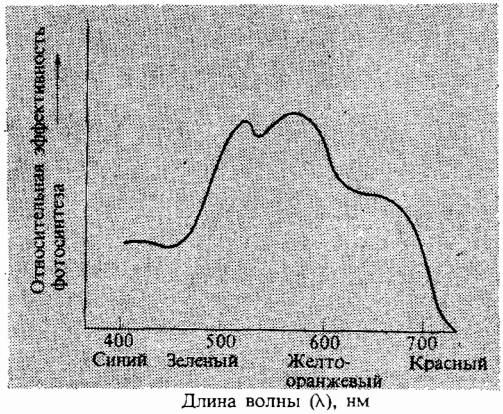


Рис. 4.10. Спектр действия фотосинтеза у красной водоросли *Porphyra*. (F. T. Haxo, L. R. Blinks. 1950. J. Gen. Physiol., 33, 389—422.)

в хлоропластах на той стороне ламелл, которая обращена к строме. Все пигменты флуоресцируют, т. е. каждый из них поглощает фотоны определенной энергии и определенной длины волны и испускает фотоны меньшей энергии с несколько большей длиной волны. Таким образом, в результате ряда актов поглощения и испускания света световая энергия в конечном счете передается хлорофиллу.

Фикобилины, на долю которых приходится у некоторых водорослей до 60% всего белка, образуют достаточно эффективную светособирающую систему, хотя передача энергии между этими пигментами происходит все же не столь эффективно, как в хлоропластах высших растений. Есть водоросли, у которых соотношение различных фикобилинов меняется в зависимости от спектрального состава света. Такие водоросли при освещении светом разных длин волн меняют свою окраску. Это явление получило название *хроматической адаптации*. Если, например, выращивать такие водоросли на красном свету, то у них будет преобладать фикоцианин, если же освещать их зеленым светом, то главное место займет фикоэритрин. Подобная приспособляемость позволяет водорослям, растущим на разной глубине, поглощать достаточно света, необходимого для фотосинтеза, хотя свет с увеличением глубины меняет свой спектральный состав, так как часть его энергии при прохождении через слой воды поглощается или же рассеивается молекулами воды или взвешенными в воде частицами. Не все водоросли обладают способностью к хроматической адаптации. Некоторые из них выживают на разной глубине благодаря тому, что с увеличением глубины они синтезируют больше пигмента.

Преобразование лучистой энергии в химическую

Фотохимическая работа, выполняемая при фотосинтезе, в конечном счете сводится к разложению молекул воды или какого-нибудь ее аналога, например H_2S. Однако, прежде чем это произойдет, «физическая» энергия уловленных фотонов должна быть как-то видоизменена, преобразована в «химическую» энергию. В осуществлении этого этапа фотосинтеза, т. е. этапа, сводящегося к преобразованию энергии, участвует лишь небольшая часть всех пигментных молекул, сосредоточенная в фотохимически активных центрах хлоропластов. Энергия, поглощенная хлорофиллом и другими фотоактивированными пигментами, передается молекулам хлорофилла, находящимся в этих фотохимически активных центрах, или *ловушках*. В результате отдельным электронам сообщается достаточное количество энергии для того, чтобы они могли перейти от молекул хлорофилла в фотохимически активных центрах к другим, находящимся поблизости молекулам, к так называемым *переносчикам электронов*. Переносчик поглощает определенную часть этой энергии активации и передает электрон следующему переносчику, где тот же процесс повторяется. В хлоропластах различные переносчики электронов размещены на мембране или внутри мембраны и образуют здесь некий ряд, в пределах которого они располагаются в соответствии с их способностью при-

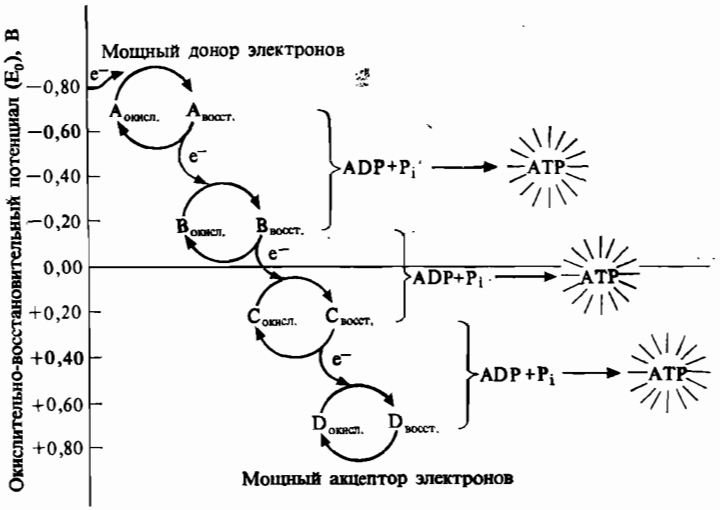


Рис. 4.11. A, B, C и D — переносчики электронов, расположенные в порядке убывания их окислительно-восстановительного потенциала (который становится при этом менее отрицательным).

Разность потенциалов между двумя соседними переносчиками, превышающая 0,16 В, достаточна для присоединения P_i к ADP, т. е. для синтеза ATP.

соединять электроны (иными словами, с их «окислительно-восстановительным потенциалом»). Таким образом, электрон переходит от одного переносчика к другому, подобно тому как низвергается по каскаду вода — с одного уступа на другой. Во время перемещения электрона по такой цепи переносчиков часть его энергии переводится в химическую форму, поскольку за счет этой энергии из аденозиндифосфата (ADP) и неорганического фосфата (P_i) синтезируется аденозинтрифосфат (ATP) (рис. 4.11). В химической связи между ADP и P_i запасается значительное количество энергии (8—10 ккал/моль) и эта энергия высвобождается в процессе реакций, в которых указанная связь разрывается. Синтез ATP, протекающий с использованием энергии видимой части солнечной радиации, носит название *фотофосфорилирования*. ATP — это «энергетическая валюта» живых клеток. Многие реакции, идущие в клетке с потреблением энергии (*эндергонические реакции*), получают эту энергию именно в результате распада ATP до ADP и либо P_i, либо какого-нибудь другого фосфорилированного соединения.

1. $ADP + P_i + Энергия \longrightarrow ATP + H_2O$
   (световая или высвобождаемая в процессе дыхания) — (энергия, запасенная в фосфатной связи)

2. а) $ATP + H_2O + X \longrightarrow ADP + XP$ — (часть энергии остается запасенной в XP)
   или
   б) $ATP + H_2O \longrightarrow ADP + P_i + Энергия$ — (выделяющаяся в виде тепла или используемая для осуществления какой-нибудь другой реакции)

Более 20 лет назад Роберт Эмерсон обнаружил, что красный свет с длиной волны более 700 нм, относительно малоэффективный в фотосинтезе высших растений, становится вполне эффективным, если использовать его совместно с более коротковолновым красным светом. Это явление, названное «эффектом усиления Эмерсона», было положено в основу гипотезы, согласно которой фотосинтез включает две разные световые реакции и оптимальные условия создаются для него в том случае, когда две эти реакции протекают одновременно. Гипотезу подкрепило выделение из хлоропластов высших растений двух отдельных систем, получивших названия *фотосистема I* и *фотосистема II* (рис. 4.12). Каждая из этих фотосистем характеризуется своим особым набором молекул хлорофилла и связанных с ними переносчиков электронов и каждая осуществляет свои, присущие

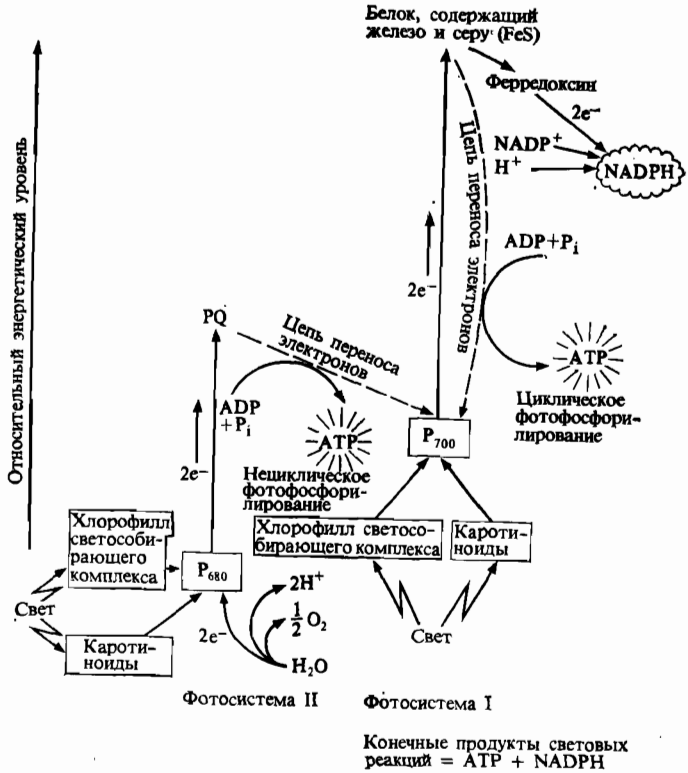


Рис. 4.12. Z-схема световых реакций фотосинтеза.

только ей фотосинтетические реакции. Фотосистема I — единственная, имеющаяся у бактерий — работает без участия кислорода, поскольку бактерии — это самые примитивные автотрофы; фотосистема I, по-видимому, преобладала на ранних этапах биологической эволюции, когда кислорода в земной атмосфере было мало. С развитием фотосистемы II растения получили возможность выделять молекулярный кислород из воды. Именно это обстоятельство, очевидно, и определило изменение свойств земной атмосферы: из анаэробной она стала теперь аэробной.

Хлорофилл, являющийся энергетической ловушкой фотосистемы I, обозначают символом P_{700}, поскольку максимум поглощения приходится у него на 700 нм. При поглощении кванта света один из электронов P_{700} переходит на более высокий энергетический уровень. В этом состоянии он захватывается белком, содержащим железо и серу (FeS), а затем передается переносчику, который называется *ферредоксином.* Далее электрон следует по одному из двух возможных путей. Один путь *(цикличе-*

ское фотофосфорилирование) состоит из поэтапного переноса электрона от ферредоксина обратно к P_{700} через ряд промежуточных переносчиков, среди которых имеются флавопротеиды, содержащие витамин B_2, и гемсодержащие цитохромы. В то время как электрон перемещается по этому циклическому пути, энергия его используется для присоединения P_i к ADP с образованием ATP. Кислород в циклическом фотофосфорилировании не участвует, и поскольку газообмена между внутренним пространством листа и атмосферой не происходит, теоретически фотосинтез такого типа может протекать и при закрытых устьицах. Циклическое фотофосфорилирование — единственный функциональный путь фотосинтеза в монохроматическом свете с длиной волны более 700 нм, потому что для активации фотосистемы II необходимо более коротковолновое излучение. Однако нам пока еще трудно судить о том, насколько важную роль играет циклическое фотофосфорилирование в листьях.

Нециклическое фотофосфорилирование и выделение кислорода

Когда устьица листа открыты, а хлоропласты поглощают смешанный свет разных длин волн, одновременно с фотосистемой I включается и фотосистема II. В сочетании друг с другом они составляют систему *нециклического фотофосфорилирования*. В этих условиях активированные электроны, отданные P_{700}, переносятся сначала на FeS, а затем на ферредоксин. В этой точке они отклоняются от циклического пути и переносятся — через различные флавопротеиды — на $NADP^+$, ниацинсодержащее соединение, восстановленная форма которого (NADPH) используется в последующих реакциях для восстановления CO_2 до уровня углевода. Теперь хлорофилл энергетической ловушки фотосистемы II, P_{680}, также переходит в возбужденное состояние и отдает электрон. Пройдя через ряд переносчиков (пластохинон, цитохром *f*, пластоцианин), этот электрон в конце концов достигает P_{700} и заполняет здесь «дырку», возникшую, когда эта система, перейдя в возбужденное состояние в результате поглощения света, потеряла электрон. P_{680}, входящий в фотосистему II, в свою очередь заполняет образовавшуюся в нем дырку, присоединяя электрон от иона OH^-, продукта ионизации воды. По-видимому, два возникших таким путем «свободных радикала» ($2OH\cdot$) объединяются и образуют перекись, которая в конце концов распадается, что и приводит к выделению кислорода. Для этой реакции выделения кислорода необходимы в качестве кофакторов ионы марганца и хлора, а ингибитором ее может служить синтетический гербицид диурон (дихлорфенилдиметилмочевина). Растения, обработанные диуроном, гибнут, вероятно, в результате накопления перекиси или каких-нибудь других высокоокисленных соединений. Кроме того,

при этом блокируется перенос электронов от воды, не образуется АТР и не восстанавливается $NADP^+$. Диурон, следовательно, токсичен лишь для зеленых растений на свету; для прочих же организмов, в том числе и для человека, он, по-видимому, безвреден.

При ионизации воды образуются еще и ионы H^+. Они остаются в водной среде тилакоидов хлоропластов, состоящей, как мы помним, не только из молекул воды, но также из H^+- и OH^--ионов. Однако накопление H^+-ионов на внутренней стороне мембраны тилакоидов играет определенную роль в образовании АТР (см. ниже). По фотосистемам передаются лишь отданные хлорофиллом электроны, хотя протоны (H^+-ионы) проходят вместе с электронами часть пути по цепи переносчиков. Когда два электрона присоединяются в конечном счете к $NADP^+$, из водной среды, окружающей тилакоидные мембраны, извлекаются свободные протоны и таким путем образуется NADPH. Весь этот процесс, представленный на рис. 4.12, получил название «Z-схемы».

КАК ОБРАЗУЕТСЯ АТР

Мы в своем изложении исходили из того, что основой синтеза АТР является перенос электронов. В последнее время, однако, широкое признание получила *хемиосмотическая теория* английского исследователя Питера Митчелла, в основу которой положено представление о перемещении протонов.

Рассмотрим синтез АТР в хлоропластах (рис. 4.13), где легко проследить его связь с «Z-схемой» световых реакций фотосинтеза (рис. 4.12). Фотосинтетическая цепь переноса электронов размещается в тилакоидной мембране. Один из находящихся здесь переносчиков электронов, пластохинон, переносит наряду с электронами и протоны (H^+-ионы), перемещая их через тилакоидную мембрану в направлении снаружи внутрь. Следствием этого является повышение концентрации протонов внутри тилакоида и возникновение значительного градиента pH между наружной и внутренней стороной тилакоидной мембраны: с внутренней стороны среда оказывается более кислой, чем с наружной. Эта повышенная кислотность внутри тилакоида еще более усиливается вследствие фотолиза, при котором электроны и O_2 удаляются, а протоны накапливаются. Значительный градиент pH между внутренней и наружной стороной тилакоидной мембраны представляет собой потенциальный источник энергии. Эта энергия может использоваться при обратном перемещении протонов изнутри наружу по особым каналам в «грибовидных

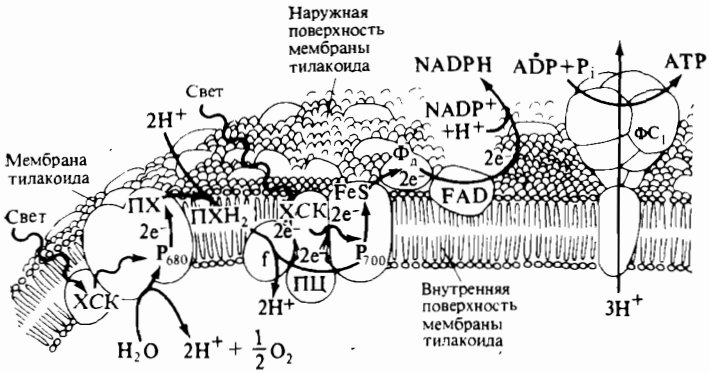


Рис. 4.13. Схематическое изображение цепи переноса электронов, поясняющее, каким образом эта система транспортирует через мембрану тилаконда протоны и осуществляет синтез АТР. (С любезного разрешения R. E. McCarty, P. C. Hinkle, Cornell University. Рисунок M. Hinkle.)

Лучистая энергия, поглощенная хлорофиллом, выполняющим роль светособирающего комплекса (ХСК), передается P_{680} и P_{700}, способным также поглощать свет непосредственно. От возбужденных молекул P_{680} и P_{700} отрываются пары электронов, в результате чего в молекулах остаются участки с избыточным положительным зарядом, называемые *дырками*. Электроны от P_{680} улавливаются особой формой переносчика электронов, пластохиноном (ПХ). В этой точке за электронами следуют два протона из стромы, находящейся снаружи от тилакоида, так что пластохинон восстанавливается в $ПХH_2$. Эти протоны затем освобождаются, поступая внутрь тилакоида, а электроны передаются сначала цитохрому *f* (f), затем пластоцианину (ПЦ) и, наконец, P_{700}, где они заполняют дырку. Электроны от P_{700} улавливаются белком, содержащим железо и серу (FeS), после чего передаются ферредоксину ($Ф_д$), флавинаденинди нуклеотиду (FAD) и, наконец, $NADP^+$. Протон, поступивший в тилакоид снаружи, присоединяется к двум электронам и $NADP^+$ с образованием NADPH. Цикл завершается после того, как H_2O внутри тилакоида претерпевает фотолиз, дающий 2 электрона, 2 протона и 1/2 O_2. Электроны заполняют дырку в молекуле P_{680}, кислород выделяется в газообразной форме, а протоны, находившиеся внутри тилакоида, перемещаются обратно, наружу, через фактор сопряжения ($ФС_1$; на схеме *справа*). Энергия, высвобождающаяся при этом перемещении протонов, используется для синтеза АТР из ADP и P_i.

выростах», находящихся на наружной стороне тилакоидной мембраны. В каналах находится белок, так называемый *фактор сопряжения* ($ФС_1$), способный осуществлять синтез АТР. Этот белок, вообще говоря, представляет собой АТР-азу, т. е. фермент, катализирующий распад АТР, но при наличии соответствующей энергии он может катализировать и синтез данного соединения. Энергию поставляют протоны, текущие сквозь мембрану, через ножки и головки грибовидных выростов. Все в целом напоминает преобразование механической энергии в электрическую в гидротурбине. Протоны текут по каналам в грибовидных выростах до тех пор, пока их концентрация внутри тилакоида превышает наружную концентрацию и, значит, пока электроны под воздействием поглощаемого хлорофиллом света

перемещаются по цепи переносчиков. На каждые два переданных по цепи электрона внутри тилакоида накапливается приблизительно четыре протона. На каждые три протона, возвращающиеся (с участием фактора сопряжения) обратно наружу, синтезируется одна молекула АТР.

Восстановление CO_2 до углевода

Конечными продуктами световых реакций фотосинтеза являются NADPH и ATP (рис. 4.14). Эти соединения используются затем соответственно как восстановительная сила и как источник энергии для превращения CO_2 в сахар. Этапы, из которых слагается это превращение, известны под общим названием «*темновых реакций*» фотосинтеза.

Последовательность реакций на пути превращения CO_2 в сахар удалось выяснить благодаря применению радиоактивного углерода, ^{14}C. Этот изотоп углерода, распадающийся с испусканием β-частиц, можно обнаружить при помощи счетчика Гейгера — Мюллера или любого другого детектора радиоактивных излучений. Вводя в фотосинтезирующие клетки радиоактивную CO_2, а затем отбирая через определенные промежутки времени различные химические фракции и измеряя их радиоактивность, можно проследить биохимический путь, который проходит в этих клетках ^{14}C. Мелвин Кальвин и Эндрью Бенсон из Калифорнийского университета в Беркли воспользовались этим методом для того, чтобы установить путь фиксации углерода у одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella*. Фотосинтез в клетках

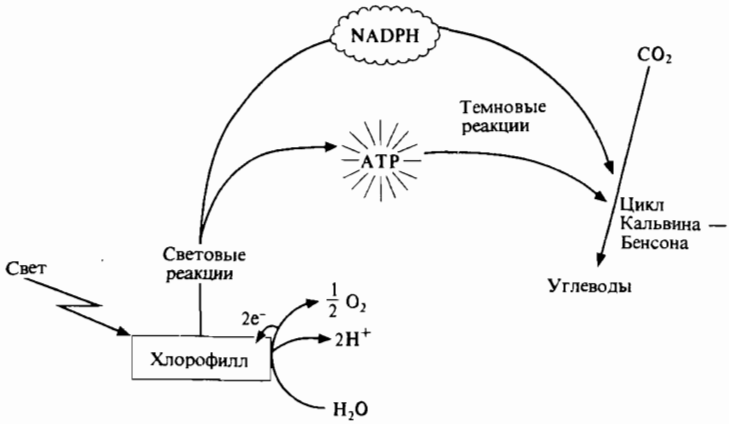


Рис. 4.14. Продукты световых и темновых реакций фотосинтеза.

Chlorella происходил в присутствии радиоактивной CO_2. Образующиеся меченые соединения экстрагировали из клеток метанолом, после чего исследуемую смесь разделяли на отдельные компоненты методом двумерной хроматографии на бумаге. Согласно этому методу, разделение смеси проводят сперва в одном направлении с помощью одной системы растворителей, а затем под прямым углом к первому направлению используют другую систему растворителей. На полученную хроматограмму накладывали рентгеновскую пленку. После проявления этой пленки темные пятна обнаруживались на ней во всех тех местах, где находились соединения, содержавшие радиоактивный углерод. Таким способом удалось выяснить, что в процессе фотосинтеза за несколько минут образуется большое число меченых соединений. Однако, когда время, отведенное на фотосинтез, сократили до 0,5 с, обнаружить удалось одно только трехуглеродное фосфорилированное соединение — 3-фосфоглицериновую кислоту (ФГК). Отсюда был сделан вывод, что ФГК — это первый стабильный продукт, образующийся из CO_2 в процессе фотосинтеза.

Ступенчатая деградация выделенной радиоактивной ФГК дает возможность показать, что радиоактивную метку (ее обозначают символом *C или ^{14}C) несет карбоксильная (COOH) группа ФГК и что, следовательно, именно она представляет собой видоизмененную форму исходной $^{14}CO_2$. Можно было бы предположить, что поглощаемая $^{14}CO_2$ соединяется с каким-то двууглеродным фрагментом, в результате чего и образуется ФГК, но это не подтвердилось. Кальвин и Бенсон занялись поисками соединения, которое накапливалось бы после исчерпания запаса $^{14}CO_2$ в процессе фотосинтеза. Они исходили из предположения, что накапливаться в этих условиях должен был как раз неиспользованный «акцептор CO_2». Такое соединение действительно было найдено (рис. 4.15 и 4.16) и было идентифицировано как *рибулозобисфосфат* (RuBP) — пятиуглеродное фосфорилированное соединение, распадающееся после присоединения CO_2 на две молекулы ФГК. Фермент, катализирующий эту реакцию, *рибулозобисфосфат-карбоксилаза,* занимает в количественном отношении первое место среди белков, содержащихся в зеленой ткани.

Фосфоглицериновая кислота, образующаяся из CO_2, еще не достигает уровня восстановленности углеводов, который соответствует альдегидной группе (H—C=O); она отстоит от него на одну ступень, т. е. степень ее окисления соответствует карбоксильной группе (HO—C=O). Восстановление до уровня альдегида осуществляется за счет восстановительной силы NADPH и энергии ATP — двух соединений, представляющих собой продукты световых реакций фотосинтеза. Этот последний этап образования сахара из CO_2 через ФГК может быть схемати-

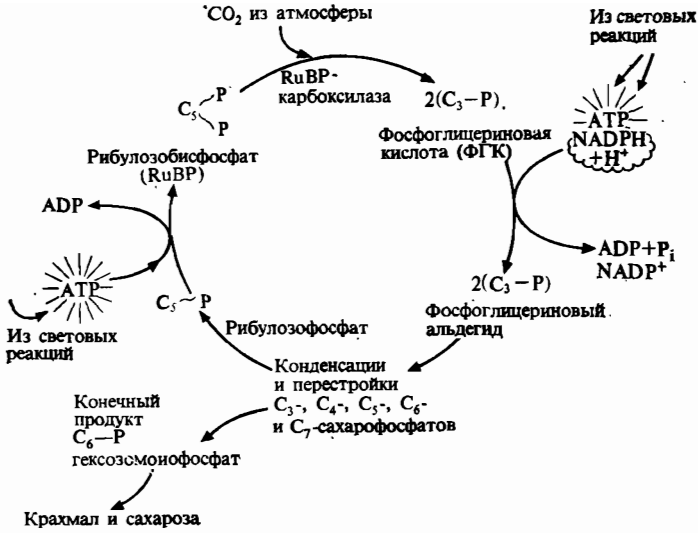


Рис. 4.15. Упрощенная схема цикла Кальвина—Бенсона для темновых реакций фотосинтеза.

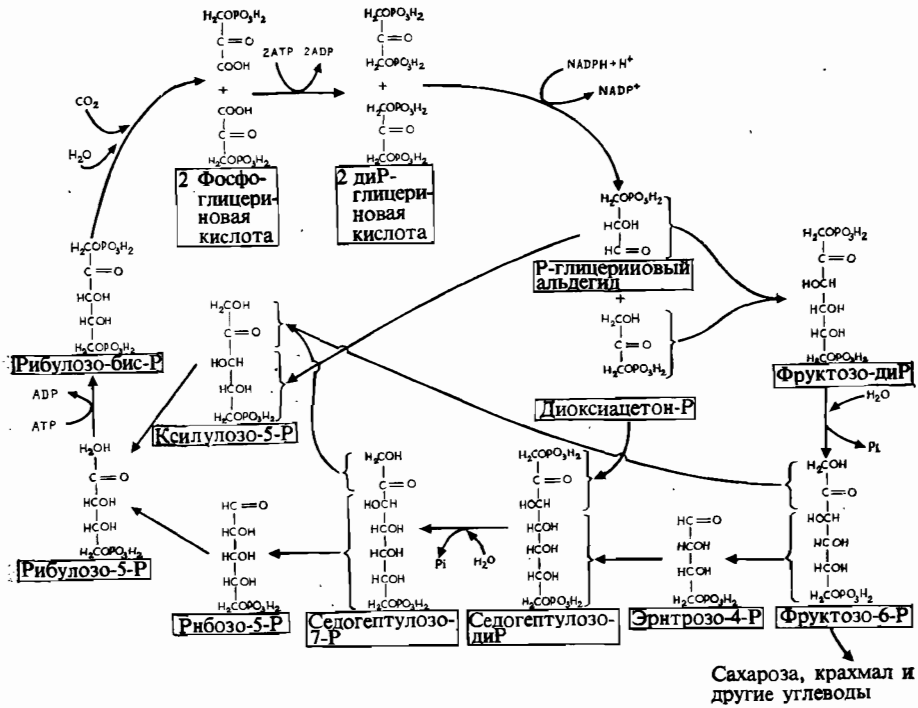
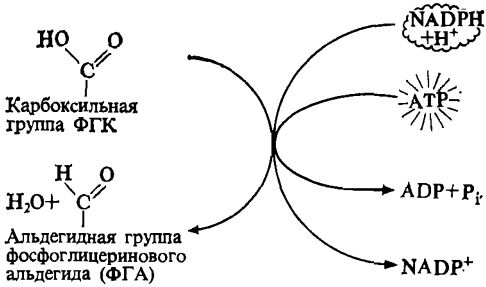


Рис. 4.16. Более подробное изображение цикла Кальвина—Бенсона. Р везде означает фосфо- или фосфат.

чески изображен в следующем виде:



Фосфоглицериновый альдегид, представляющий собой фосфорилированное производное сахара, содержит только три атома углерода. Между тем в простейшем сахаре, который накапливается в растениях в сколько-нибудь значительном количестве, содержится шесть атомов углерода. Для того чтобы образовалась *гексоза*, две молекулы фосфоглицеринового альдегида (или каких-либо простых его производных) должны соединиться «голова к голове» и продукт этого присоединения, *гексозобисфосфат*, должен подвергнуться дефосфорилированию.

После этого гексоза из цикла может направляться либо на синтез сахарозы и полисахаридов, либо — через дыхательный путь (см. гл. 5) — на построение углеродных скелетов любых других органических соединений клетки. Таким образом, сахар, образующийся в процессе фотосинтеза из CO_2, — это основное органическое вещество, которое в клетках высших растений служит источником как энергии, так и необходимых клетке строительных блоков.

ФОТОДЫХАНИЕ

Растения, использующие только путь Кальвина — Бенсона, принято называть C_3-растениями, поскольку первый стабильный продукт фотосинтеза представлен у них трехуглеродным соединением — ФГК. У C_3-растений значительная часть фиксированного при фотосинтезе углерода тут же теряется вследствие распада продуктов фиксации и выделения CO_2 в реакциях, идущих с потреблением кислорода. Процесс этот происходит только на свету, и потому он был назван *фотодыханием*. Фотодыхание открыто сравнительно недавно. Объясняется это позднее его открытие тем, что выделение CO_2 при дыхании на свету маскируется поглощением CO_2 в процессе фотосинтеза. Первоначально предполагалось, что и в количественном отношении, и в смысле используемого пути световое дыхание идентично дыханию в темноте, однако затем выяснилось, что на свету выделяется больше

CO_2. Это удалось установить в результате тщательных измерений газообмена непосредственно вслед за включением или выключением света. Наблюдающееся на свету дополнительное выделение CO_2 объясняется, как выяснилось, не усилением нормального процесса дыхания, а добавлением в этих условиях совершенно иного пути — фотодыхания.

Фотодыхание обусловлено тем, что в присутствии кислорода действующий в цикле Кальвина фермент RuBP-карбоксилаза может присоединять к RuBP не только CO_2, но и O_2, выполняя таким образом роль *RuBP-оксигеназы*. Присоединение кислорода к молекуле RuBP приводит к такому ее расщеплению, при котором вместо двух молекул ФГК, содержащих по три атома углерода, образуется одна молекула фосфогликолевой кислоты (содержащей два атома углерода) и одна молекула ФГК. Таким образом, в оксигеназной реакции не происходит никакой фиксации CO_2. Фосфогликолат позднее дефосфорилируется и превращается в гликолат, который поступает из хлоропласта в другую органеллу, также окруженную мембраной, — в *пероксисому* (рис. 4.17). В пероксисоме гликолат вступает в реакцию

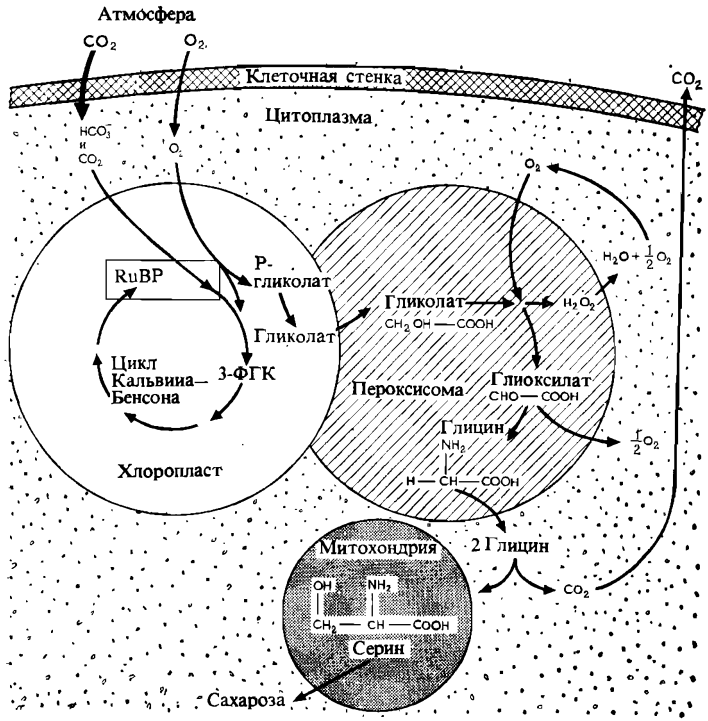


Рис. 4.17. Схема, иллюстрирующая обмен углерода в процессе фотодыхания.

с кислородом, в результате чего образуются глиоксилат и перекись водорода. Перекись тут же распадается на воду и кислород, а глиоксилат превращается в аминокислоту глицин. Затем уже вне пероксисомы, а именно в митохондриях, из глицина образуется аминокислота серин (которая может использоваться непосредственно в белковом синтезе или претерпевать дальнейшие превращения, ведущие к образованию глюкозы). При этой реакции из двух молекул глицина образуется одна молекула серина и одновременно выделяется CO_2. Таким образом, какая-то часть углерода, фиксированного в цикле Кальвина — Бенсона, теряется без того, чтобы растение могло хоть как-то этот углерод использовать. Смысл фотодыхания нам пока не ясен, но, может быть, его полезная функция (если таковая существует) связана с тем, что оно играет необходимую роль в метаболизме азотистых соединений или в их переносе из одной органеллы в другую, обеспечивая превращение гликолата в глицин. Возможно также, что фотодыхание возникло на ранних этапах существования Земли с развитием фотосинтеза. В то время в земной атмосфере, очевидно, не было кислорода, поэтому фосфогликолат не мог образовываться под действием RuBP-карбоксилазы. Однако, когда кислород, выделявшийся в процессе фотосинтеза, начал накапливаться в атмосфере, в растениях, возможно, началось накопление фосфогликолата, и, может быть, фотодыхание возникло в процессе эволюции как средство, позволявшее ограничить это накопление.

Не у всех растений фотодыхание в равной мере интенсивно. Заметно колеблется также и эффективность, с которой разные виды растений в процессе фотосинтеза фиксируют CO_2. Интенсивность фотосинтеза у субтропических злаков, например у кукурузы, сахарного тростника и сорго (табл. 4.1), вдвое с лишним выше, чем у шпината, пшеницы, риса и бобов. Растения, более эффективно осуществляющие этот процесс (их называют C_4-растениями; о них мы еще будем говорить ниже), используют иной путь усвоения CO_2 в обкладках сосудистых пучков листа (так называемый *C_4-метаболизм*), и мы здесь этот путь вкратце обсудим. К менее эффективной группе принадлежат все C_3-растения; они могут терять при световом дыхании до половины всего углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза.

Возможность регулировать фотодыхание представляет большой интерес для физиологов растений, поскольку урожаи некоторых культур можно было бы, очевидно, удвоить, если бы только удалось каким-то образом уменьшить эти потери потенциальных резервов растения. Попытки такого рода ведутся в разных направлениях. Исследуется, например, зависимость фотодыхания от экспериментальных условий с тем, чтобы, изменяя эти условия там, где это возможно, сводить таким путем фото-

Таблица 4.1

Средняя урожайность некоторых травянистых культур[1])

Культура	Тип фотосинтетического пути	Вычисленная скорость роста культуры, г сухого веса на 1 м² площади в неделю
Кукуруза (силос)	C4	47
Сорго (силос)	C4	43
Сахарный тростник (стебли)	C4	50
Шпинат	C3	13
Табак (листья и стебли)	C3	25
Сено	C3	20

[1]) С изменениями по I. Zelitch. 1971. Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity, New York, Academic Press.

дыхание к минимуму. Высокая концентрация CO_2, низкая концентрация кислорода и низкая интенсивность света ограничивают фотодыхание, чем, кстати, отчасти и объясняется тот факт, что «удобрение углекислотой» повышает скорость роста у многих растений. Испытываются также химические ингибиторы фотодыхания, которые не должны быть токсичными ни для самих растений, ни для питающихся ими животных. Селекционеры разыскивают варианты или мутанты растений с низкой интенсивностью фотодыхания и пытаются включить этот признак в генотип создаваемых сортов. Следует, однако, помнить, что подавление фотодыхания может у некоторых растений иметь вредные последствия. Недавно, например, в опытах по изучению роста растений сои, отличающихся высоким уровнем фотодыхания, выяснилось, что хотя при низких концентрациях кислорода фотодыхание снижается и растения вегетативно развиваются лучше, чем в обычной атмосфере, они не образуют зрелых семян, если концентрация O_2 оказывается ниже 5%. Отсюда можно заключить, что у некоторых растений фотодыхание или какие-то сопутствующие ему реакции необходимы для того, чтобы жизненный цикл протекал нормально. Действительно, трудно представить себе, как фотодыхание могло бы возникнуть в процессе эволюции и сохраниться на всем ее протяжении, если бы оно было лишено какой бы то ни было приспособительной ценности.

C_4-ФОТОСИНТЕЗ

В течение ряда лет считалось, что первым акцептором углерода у всех растений служит RuBP и что первыми стабильными продуктами фотосинтеза являются трехуглеродные соединения. Представление это подверглось пересмотру, после того как вы-

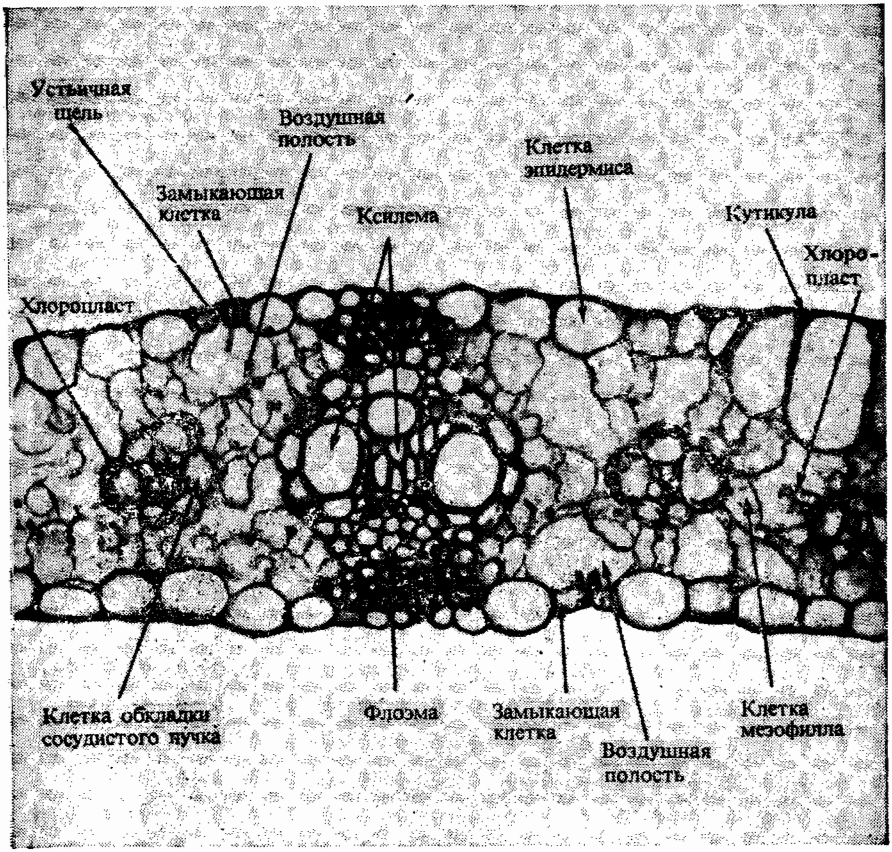


Рис. 4.18. Поперечный срез через лист кукурузы, растения C_4-типа. (С любезного разрешения G. Berlin, Yale University.)
Обратите внимание на кольцо плотно упакованных клеток обкладки, окружающих каждую жилку, и на рыхло упакованные клетки мезофилла, среди которых в разных местах видны крупные межклетники.

яснилось, что в опытах с $^{14}CO_2$ некоторые растения, например кукуруза, сахарный тростник и родственные им тропические злаки, ведут себя необычно: метка включается у них в четырехуглеродные органические кислоты (щавелево-уксусную, яблочную и аспарагиновую) гораздо быстрее, чем в ФГК. Соответственно такие растения стали называть C_4-растениями.

Листья многих C_4-растений по своей анатомии отличны от листьев C_3-растений. Каждый сосудистый пучок окружен у них слоем крупных паренхимных клеток, или так называемой *обкладкой сосудистого пучка,* которая в свою очередь окружена слоем более мелких клеток мезофилла (рис. 4.18). Подобное

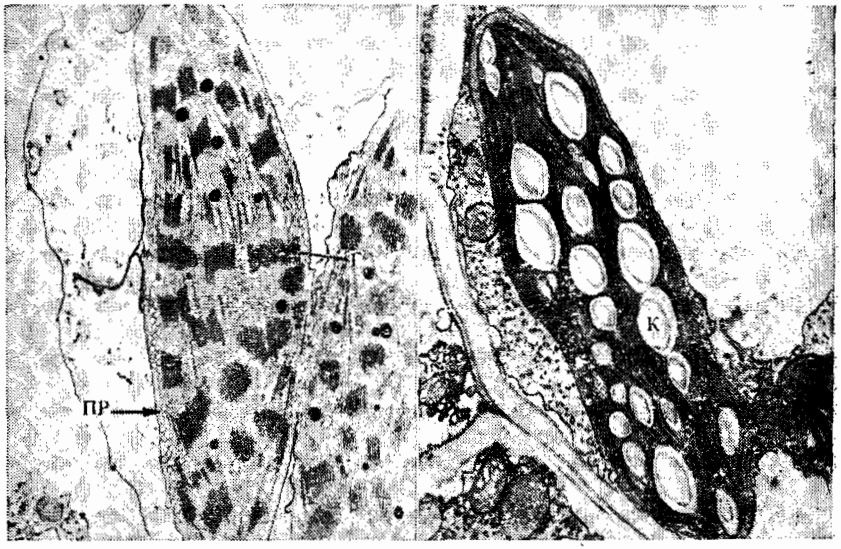


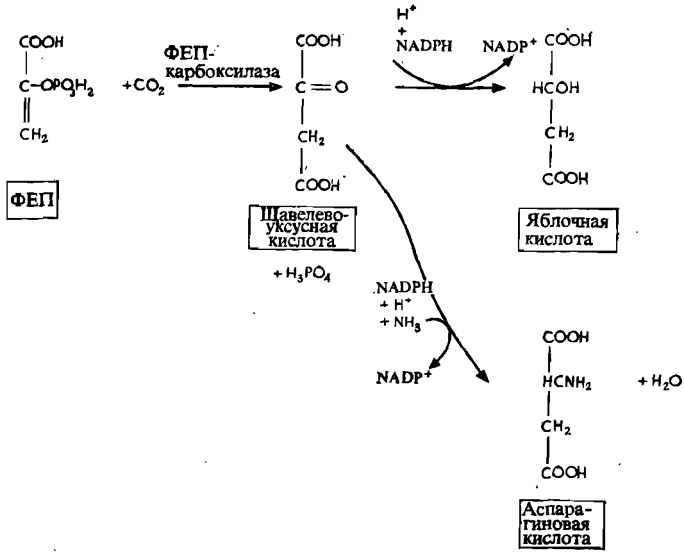
Рис. 4.19. Электронные микрофотографии хлоропластов в клетке мезофилла (×15 500; *слева*) и в клетке обкладки сосудистого пучка (×14 500; *справа*) у кукурузы, растения C_4-типа. (A. Y. Kirchanski. 1975. Amer. J. Botany, 62, 695—705.)

Пластида в клетке мезофилла содержит многочисленные стопки гран (Г), крахмальные же зерна в ней отсутствуют; пластиду в клетке обкладки заполняют крупные крахмальные зерна (К), но стопок гран здесь мало. В цитоплазме клетки мезофилла хорошо выражена также мембранная сеть, которую называют периферическим ретикулумом (ПР).

строение получило название «*кранц-анатомии*»[1]. Хлоропласты в обоих этих типах клеток морфологически различны: в клетках обкладки сосудистого пучка они содержат очень большие крахмальные зерна и часто лишены гран, тогда как в клетках мезофилла в них хорошо выражены граны, но крахмала накапливается очень мало (рис. 4.19). Если в эксперименте разделить эти два типа клеток и измерить в них активность ферментов, то обнаружатся весьма четкие различия. В клетках мезофилла выше активность фосфоенолпируват(ФЕП)-карбоксилазы, катализирующей присоединение CO_2 к ФЕП с образованием щавелевоуксусной кислоты, а клетки обкладки превосходят клетки мезофилла по активности RuBP-карбоксилазы и других ферментов, принимающих участие в цикле Кальвина — Бенсона. Складывается впечатление, что обе эти группы клеток в C_4-растениях кооперативно осуществляют превращение CO_2 в гексозу и последующее превращение гексозы в крахмал.

[1] От нем. Kranz — корона. — *Прим. ред.*

Первая из этих реакций протекает в клетках мезофилла. Здесь ФЕП присоединяет поступающую из атмосферы CO_2, в результате чего образуется щавелевоуксусная кислота, которая у одних растений превращается в яблочную кислоту, а у других — в аспарагиновую. Согласно одной из гипотез, яблочная



или аспарагиновая кислота диффундирует затем из клеток мезофилла в клетки обкладки и здесь декарбоксилируется с образованием CO_2 и трехуглеродного соединения. Последнее снова диффундирует в мезофилл, где происходит регенерация ФЕП, после чего цикл карбоксилирования повторяется с участием новой молекулы CO_2, поступившей из атмосферы. Одновременно CO_2, высвободившаяся в клетках обкладки, вступает в цикл Кальвина — Бенсона, т. е. реагирует с RuBP, что приводит к образованию ФГК и других промежуточных продуктов, свойственных C_3-растениям, и в конце концов — к гексозофосфатам. Общая схема этих превращений представлена на рис. 4.20. Ясно таким образом, что даже и у C_4-растений усвоение углерода в основном происходит при участии RuBP-карбоксилазы; конечная же реакция, приводящая к превращению гексозы в крахмал, протекает у них в клетках обкладки сосудистых пучков.

Мы уже отмечали, что C_4-растения осуществляют фотосинтез более эффективно, нежели C_3-растения, отчасти вследствие того, что фотодыхание выражено у них слабо и, значит, уже фиксированный углерод они впустую не расходуют. Такое поведение C_4-растений, возможно, связано с особенностями их ана-

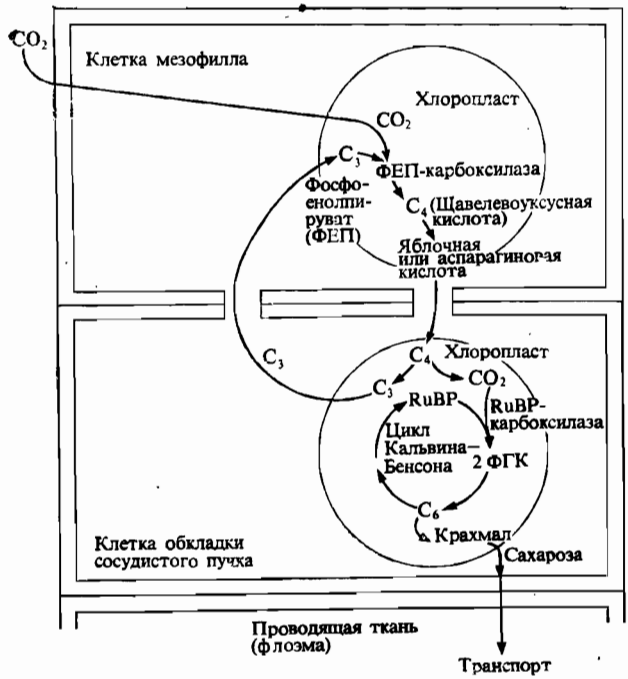


Рис. 4.20. Гипотетическая схема, позволяющая представить себе кооперативное действие клеток мезофилла и обкладочных клеток сосудистого пучка у C_4-растений. (С измененнями по U. Lüttge. 1973. Stofftransport der Pflanzen, Berlin and New York, Springer-Verlag.)

томии (с «кранц-анатомией»). Фотодыхание включает образование гликолата и его последующий распад в присутствии кислорода. В C_4-растениях конечная фиксация CO_2 в цикле Кальвина — Бенсона протекает в клетках обкладки сосудистого пучка, плотно прижатых к соседним клеткам. Считается, что в такой компактной ткани, без межклетников, кислорода очень мало и что именно этот крайне низкий уровень кислорода лимитирует фотодыхание. Ясно также, что при отсутствии межклетников вокруг клеток обкладки затруднен и доступ CO_2 к хлоропластам, так что если бы эти клетки функционировали обособленно, они не могли бы эффективно осуществлять фотосинтез. Возможно, что C_4-клетки рыхлого мезофилла играют роль коллекторов CO_2 и концентрируют ее с помощью ФЕП-карбоксилазы в виде органических C_4-кислот. Фермент ФЕП-карбоксилаза действительно способен выполнять эту задачу очень эффективно; он может фиксировать CO_2, превращая ее в органические кислоты, при гораздо более низких ее концентрациях, чем это делает RuBP-карбоксилаза. Образовавшиеся таким путем органические

кислоты транспортируются к хлоропластам, локализованным в клетках обкладки. Здесь CO_2 высвобождается в высокой концентрации и при сравнительно низком содержании кислорода, благодаря чему хлоропласты этих клеток могут весьма эффективно фиксировать CO_2 в виде сахаров через цикл Кальвина — Бенсона. С этой точки зрения C_4-фиксация представляется чем-то вроде насоса, поставляющего CO_2 для C_3-пути. К этому можно добавить, что само положение клеток обкладки создает условия для передачи конечных продуктов фотосинтеза (в частности, сахарозы) непосредственно в ситовидные трубки флоэмы, по которым эти продукты могут затем транспортироваться в другие части растения.

Впрочем, возможно, что все это объяснение, хотя и вполне логичное, тем не менее неверно с биологической точки зрения. Как выяснилось недавно, даже и в недифференцированных культурах тканей C_4-растений сохраняется низкий уровень фотодыхания. Между тем такие культуры выращиваются из одних только клеток мезофилла и, естественно, не могут обладать

Таблица 4.2

Различия между растениями с C_4- и C_3-циклами первичного фотосинтетического карбоксилирования[1])

	C_4-растения	C_3-растения
CO_2-компенсационная точка (концентрация CO_2, при которой фотосинтез уравновешивает дыхание)	0—5 ч. на млн.	30—100 ч. на млн.
Продукт карбоксилирования	Щавелевоуксусная кислота (C_4)	ФГК (C_3)
Акцептор CO_2	ФЕП	RuBP
Фотодыхание	Слабое или вообще отсутствует	Интенсивное
Эффект O_2 (0—50%)	Отсутствует	Ингибирование
Хлоропласты	Один или два типа	Один тип
Листовые жилки	Обкладка сосудистого пучка хорошо развита, хлоропластов много	Обкладка развита плохо, хлоропластов мало
Эффективность фотосинтеза	Высокая	Обычно более низкая
Максимальная скорость фотосинтеза	»	От низкой до высокой
Продуктивность	»	То же
Влияние высокой температуры	Увеличивает суммарное поглощение CO_2	Уменьшает суммарное поглощение CO_2

[1]) R. G. S. Bidwell. 1974. Plant Physiology, New York, Macmillan.

кранц-анатомией. Учитывая это обстоятельство, быть может, следует считать, что данное объяснение справедливо в своей химической, но не в структурной части.

Благодаря своей способности к особенно эффективной утилизации CO_2 C_4-растения могут фиксировать ее при более низких концентрациях, чем это делают C_3-растения. Если, например, поместить по одному растению той и другой группы под стеклянный колпак, т. е. в пространство с ограниченным запасом CO_2, то C_3-растение погибнет от истощения, до которого его доведет C_4-растение. Произойдет это потому, что вся CO_2, выделяемая C_3-растением в процессе фотодыхания, будет немедленно захватываться C_4-растением, и C_3-растение «додышится», наконец, до полного исчерпания всех своих ресурсов. В табл. 4.2 приведена сравнительная характеристнка этих двух групп растений.

Причины появления в процессе эволюции C_4-пути не вполне ясны. Среди C_4-растений встречается много тропических злаков. Поскольку с повышением температуры фотодыхание резко усиливается, способность ограничивать его в этих условиях, несомненно, можно считать преимуществом. Однако, до тех пор пока сама функция фотодыхания нам не известна, трудно судить о том, почему C_4-путь возник и почему он имеется у одних растений и отсутствует у других. В тропических областях и пустынях C_3- и C_4-растения существуют бок о бок друг с другом и ни тот, ни другой тип не обнаруживает какого-либо преобладания.

Метаболизм органических кислот у растений семейства Crassulaceae *(CAM-метаболизм)*

Суккуленты, произрастающие в засушливых областях, например *Cactus*, *Kalanchoë* и *Sedum*, также фиксируют атмосферную CO_2 с образованием четырехуглеродных соединений. Однако по своему физиологическому поведению эти растения отличаются от других представителей C_4-типа. Устьица у них открыты ночью и закрыты днем, обычно же картина бывает обратной: свет стимулирует открывание устьиц, а в темноте они остаются закрытыми. Естественно, что потеря воды на испарение через открытые устьица ночью гораздо меньше, чем днем, т. е. при максимальной температуре и минимальной относительной влажности (см. гл. 6), а потому такой тип поведения представляет несомненную выгоду для растений пустыни. Эти растения поглощают в ночное время атмосферную CO_2, образуя в результате ее фиксации четырехуглеродные органические кислоты, главным образом яблочную. Роль первичного акцептора углерода играет у них, как и у прочих C_4-растений, ФЕП (трехуглеродное соединение). Днем, когда хлорофилл активируется светом, яблочная

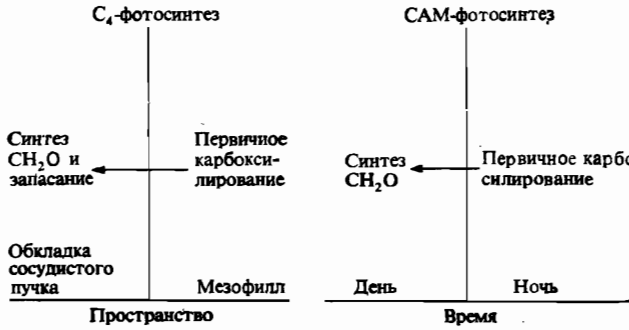


Рис. 4.21. Модель, иллюстрирующая разобщение отдельных этапов фиксации углерода в пространстве (у C_4-растений) и во времени (у САМ-растений). (С изменениями по W. M. Laetsch. 1974. Annual Rev. Pl. Physiol, 25, 27—52.)

кислота декарбоксилируется с образованием трехуглеродного соединения и CO_2, из которой затем и строятся шестиуглеродные сахара в цикле Кальвина — Бенсона. Из трехуглеродного соединения регенерируется фосфоенолпируват, который может теперь вновь выступать в роли акцептора CO_2. Подобное поведение, т. е. чередование на протяжении суток двух процессов — накопления кислот (в ночное время) и их распада (днем), получило название САМ-метаболизм[1], по семейству Crassulaceae, к которому принадлежат многие из таких суккулентов и в котором этот феномен был впервые обнаружен. У САМ-растений первичное карбоксилирование и образование шестиуглеродных сахаров протекают в одних и тех же клетках, но в разное время, тогда как у прочих C_4-растений эти процессы происходят одновременно, но могут быть приурочены к разным клеткам. Рис. 4.21 иллюстрирует эти соотношения.

Конечные продукты фотосинтеза, гексозофосфаты, переводятся в крахмал для хранения и в сахарозу для транспортировки в другие части растения; кроме того, они превращаются в процессе дыхания в различные строительные блоки, необходимые растению. Все эти процессы мы рассмотрим в следующей главе.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Зеленое растение представляет собой *автотрофный* организм, синтезирующий органические соединения путем фотосинтеза. При фотосинтезе потребляются двуокись углерода и вода, образуются органическое вещество и кислород, а лучистая энергия запасается в виде потенциальной энергии способных окис-

[1] От англ. Crassulacean acid metabolism — метаболизм кислот у Crassulaceae. — *Прим. перев.*

ляться органических молекул. Кислород, выделяющийся при фотосинтезе, происходит из воды; следовательно, в процессе фотосинтеза стабильная молекула воды разлагается (претерпевает *фотолиз*) под действием лучистой энергии, поглощенной хлоропластом, и отданные ею электроны, пройдя по цепи промежуточных переносчиков, используются для восстановления CO_2 до уровня углеводов. Газообмен в листе осуществляется через *устьица*, вода поступает в лист по ксилеме, а отток углеводов идет через флоэму.

Суммарная скорость фотосинтеза определяется тем внутренним или внешним фактором, который по сравнению с другими факторами находится в минимуме. Для большинства растений таким лимитирующим фактором является свет, однако на ярком солнечном свету эта роль переходит к CO_2. У *хлоротичных* растений (содержащих мало хлорофилла) лимитирующим фактором может быть данный пигмент. Содержание CO_2 в атмосфере составляет около 0,033%; оно увеличилось примерно на 10% в наше время, когда сжигаются такие большие количества ископаемого топлива. Поскольку атмосферная CO_2 задерживает тепловое излучение Земли, повышение ее содержания в атмосфере может со временем привести к заметному потеплению климата.

Спектр действия фотосинтеза, т. е. зависимость эффективности этого процесса от длины волны, показывает, что среди пигментов, участвующих в фотосинтезе, главную роль играет хлорофилл; функция вспомогательных пигментов сводится к тому, что они передают хлорофиллу поглощенную ими энергию. В фотосинтезе действуют совместно две *фотосистемы*; в обеих этих фотосистемах первым событием после поглощения кванта света является отрыв электрона и временный его захват соединением, для которого характерен высокий *окислительно-восстановительный потенциал*. От данного соединения электрон переходит затем к ряду других, с постепенно понижающимся окислительно-восстановительным потенциалом, и этот его переход сопровождается запасанием некоторого количества энергии в форме АТР. Такое образование АТР носит название *фотофосфорилирования*; АТР синтезируется *хемиосмотическим* путем, когда между наружной и внутренней стороной тилакоидной мембраны возникает градиент pH. Градиент устанавливается благодаря направленному переносу протонов пластохиноном, а также накоплению внутри тилакоида протонов, высвобождающихся в процессе фотолиза воды. Когда эти скопившиеся внутри тилакоида протоны диффундируют наружу по особым каналам в тилакоидной мембране, их энергия запасается путем синтеза АТР из ADP и P_i. Часть электронов, высвободившихся при фотолизе воды, присоединяется к $NADP^+$, восстанавливая его в *NADPH*. Это соединение вместе с АТР используется затем для восстановления

CO_2 до уровня углевода. ATP и NADPH представляют собой продукты световых реакций фотосинтеза; все остальные соединения образуются в ходе темновых реакций. Молекула воды быстро разлагается, когда возникший в результате ионизации ион OH^- переносит электрон на возбужденную светом молекулу хлорофилла фотосистемы II, отдавшую один из своих собственных электронов; образовавшийся свободный радикал, OH·, распадается с выделением кислорода.

CO_2 связывается с находящимся в хлоропласте ферментом — *рибулозобисфосфат(RuBP)-карбоксилазой,* с помощью которого присоединяется к RuBP. Трехуглеродный продукт этой реакции, *фосфоглицериновая кислота* (*ФГК*), может быть затем восстановлен за счет ATP и NADPH до трехуглеродного сахара. Трехуглеродные сахара, соединяясь, образуют шестиуглеродные. Поскольку RuBP-карбоксилазе свойственно также сродство к кислороду, часть RuBP не карбоксилируется, а окисляется. Образовавшийся *гликолат* расщепляется в процессе *фотодыхания,* теряя CO_2. Этот процесс, присущий C_3-растениям, у которых вырабатывается ФГК, выражен гораздо слабее у C_4-растений, обладающих другим ферментом — *фосфоенолпируват(ФЕП)-карбоксилазой*, фиксирующим CO_2 с образованием четырехуглеродных кислот. Фиксированная таким путем CO_2 высвобождается в других клетках, окружение которых характеризуется низким содержанием кислорода; здесь эффективное превращение CO_2 в ФГК происходит без заметных потерь на фотодыхание. Эффективность фотосинтеза можно, по-видимому, повысить, научившись регулировать фотодыхание.

У суккулентных растений засушливых мест устьица открываются по ночам, т. е. фиксация CO_2 происходит у них в то время, когда потери воды сведены к минимуму. CO_2 фиксируется при участии *ФЕП-карбоксилазы* в виде четырехуглеродного соединения — *яблочной кислоты.* Затем на свету яблочная кислота декарбоксилируется, и отщепившаяся от нее CO_2 с помощью RuBP-карбоксилазы включается в цикл, в котором из нее образуются ФГК и в конечном счете сахара. Такой путь превращений носит название *CAM-метаболизма*, данное ему вследствие того, что впервые он был открыт у растений сем. Crassulaceae.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Goldsworthy A. 1976. Photorespiration, Carolina Biology Reader No. 80, Burlington, N. C., Carolina Biological Co.,

Govindjee, ed. 1975. Bioenergetics of Photosynthesis, New York, Academic Press.

Gregory R. P. F. 1977. Biochemistry of Photosynthesis, 2nd ed., New York, Wiley.

Hinkle P. C., McCarty R. E. 1978. How Cells make ATP, Scientific American, 238 (3), 104—123.

Trebst A., Avron M., eds. 1977. Photosynthesis I, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Volume 5, Berlin-Heidelberg-New York, Springer Verlag.

Zelitch I. 1971. Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity, New York, Academic Press.
Smith K., ed. Photochemical and Photobiological Reviews, New York and London, Plenum Press.
См. также рекомендуемую литературу по биохимии к гл. 2.

ВОПРОСЫ

4.1. Солнечная радиация охватывает широкий диапазон длин волн, от очень малых (космические лучи) до весьма больших (радиоволны) (см. рис. 1.3). Растения и животные используют, однако, лишь очень небольшую часть лучистой энергии, примерно в одном и том же интервале длин волн — от 400 до 750 нм. Чем можно это объяснить?

4.2. В зонах с умеренным климатом концентрация CO_2 в атмосфере меняется на протяжении года циклическим образом: зимой она бывает примерно на 1,5% выше, чем летом. Объясните это явление.

4.3. Что можно сказать о соотношении световых и темновых реакций фотосинтеза? Какую количественную характеристику этого соотношения подсказывает вам рис. 4.6?

4.4. В гл. 2 мы рассмотрели ультраструктуру хлоропластов. Изложите соображения по поводу связи между тонкой структурой хлоропласта и функцией этой органеллы.

4.5. Почему поглощающим пигментом при фотосинтезе считается хлорофилл, хотя лист содержит также ряд других пигментов, поглощающих свет? Какова функция этих других пигментов?

4.6. Приведите доводы, вынуждающие нас считать, что фотосинтез включает не один этап, а состоит из ряда реакций.

4.7. Какие соединения, образующиеся в световых реакциях фотосинтеза, используются при фиксации CO_2?

4.8. Эмерсон и Арнольд в 1932 г. обнаружили, что квантовый выход фотосинтеза можно увеличить, если вместо непрерывного освещения давать свет короткими вспышками с более длительными темновыми промежутками. Чем можно это объяснить?

4.9. Гербицид диурон подавляет фотосинтез, не влияя в заметной степени на дыхание. Как можно использовать это обстоятельство в исследованиях по фотосинтезу?

4.10. Если зеленый лист освещать в отсутствие CO_2, то он будет флуоресцировать. Введение CO_2 немедленно вызовет тушение флуоресценции. Чем можно это объяснить?

4.11. Проследите пути перемещения и метаболическую судьбу атома водорода из молекулы воды от момента, когда вода в виде дождя попадает в почву, и до момента, когда этот атом заканчивает свой путь и обнаруживается в молекуле крахмала в хлоропласте листа.

4.12. Каким образом кооперативное взаимодействие электронов и протонов создает условия для образования ATP в процессе фотосинтеза?

4.13. У растений, растущих на почвах, в которых не хватает определенных минеральных веществ, фотосинтез часто замедлен. Укажите вещества, недостаток которых мог бы вызвать такой эффект.

4.14. В растениях присутствуют два важных фермента — рибулозобисфосфат (RuBP)-карбоксилаза и фосфоенолпируват (ФЕП)-карбоксилаза. Опишите реакции, в которых участвует каждый из этих ферментов, укажите локализацию ферментов в листе и охарактеризуйте их функциональные взаимосвязи.

4.15. Что служит при фотосинтезе «сырьем» для цикла Кальвина — Бенсона? На какой стадии происходит фиксация этого материала, что является конечным продуктом цикла, откуда берется энергия, необходимая для осуществления этого процесса, и на что (в химическом смысле) эта энергия расходуется?

4.16. При каких условиях RuBP-карбоксилаза может действовать также и как RuBP-оксигеназа? Каков вероятный результат такой реакции?
4.17. Почему у C_4-растений отсутствует фотодыхание?
4.18. Влияет ли свет на интенсивность дыхания? Поясните свой ответ.
4.19. При фотодыхании образуются аминокислоты. Почему же в таком случае считают, что это неэффективный процесс и что материал в нем расходуется впустую?
4.20. Какого рода опыты вы бы поставили для того, чтобы определить, принадлежит ли исследуемое растение к C_3- или C_4-типу?
4.21. Чем фотосинтез у суккулентных растений отличается от фотосинтеза у мезофитов C_3- и C_4-типа?

Глава 5

Дыхание и метаболизм. Снабжение энергией и строительными блоками

В предыдущей главе мы познакомились с тем, как растения используют солнечную энергию в процессе фотосинтеза, в результате чего энергия и углерод запасаются в растительном организме в форме фосфорилированных сахаров. Из этих гексозофосфатов не только синтезируются затем углеродные скелеты всех прочих соединений в растении, но они служат также источником энергии, расходуемой на такие синтезы. Теперь мы займемся изучением процесса дыхания и познакомимся подробно с некоторыми из механизмов, при помощи которых из молекул сахаров извлекается энергия и строятся новые углеродные скелеты.

ЗАПАСАНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ

Обсудим прежде всего процессы запасания, высвобождения и использования энергии. Химическая энергия органических соединений — преобразованная форма солнечной энергии — заключена в структуре химических связей этих соединений. При разрыве связей, обычно в процессе окисления, энергия высвобождается. Когда какой-нибудь органический материал, например древесина, сгорает (окисляется), вся содержащаяся в нем энергия высвобождается целиком, главным образом в виде тепла. В растении такое одновременное высвобождение большого количества энергии было бы, очевидно, бесполезным, поскольку ее нельзя было бы использовать в упорядоченных, многоступенчатых конструктивных процессах. Живым организмам удается использовать энергию химических связей благодаря тому, что окисление состоит у них из ряда этапов, так что энергия высвобождается небольшими порциями, которые и могут тут же расходоваться в каких-нибудь других процессах. Высвободившаяся энергия идет на образование новых богатых энергией химических связей, часто в форме АТР («энергетической валюты» клетки; рис. 5.1), о чем мы уже говорили ранее.

Одну из главных форм такого постепенного окисления составляет процесс переноса электронов, протекающий в митохондриях. При этом процессе электроны перемещаются по *цепи переноса электронов,* т. е. переходят от одного переносчика к другому, с каждым разом на несколько более низкий энергетиче-

ский уровень. Перемещаясь подобным образом «вниз» от частично восстановленного соединения (углевода) к той точке, где они в конце концов соединяются с кислородом, электроны на каждом этапе отдают какую-то часть своей энергии, определенная доля которой улавливается в виде АТР. При фотосинтезе **действуют две цепи** переноса электронов: одна — для циклического фотофосфорилирования, осуществляемого фотосистемой I, и другая — для нециклического фотофосфорилирования, связывающего фотосистемы II и I. Обе эти системы поставляют АТР, а фотосистема II — еще и восстановительную силу (NADPH) для фиксации CO_2 и для восстановления ее до уровня углевода. В прочих же клеточных реакциях используется АТР, образующийся по преимуществу в процессе *окислительного фосфорилирования*. Окислительное фосфорилирование связано с процессом дыхания и осуществляется при помощи другой цепи переноса электронов, которую мы также коротко рассмотрим.

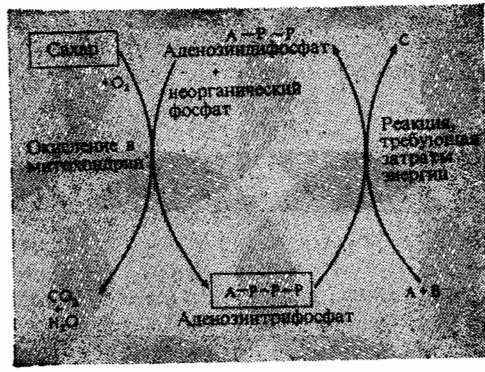


Рис. 5.1. Во время окисления сахара в клетке энергия запасается в форме особых, «богатых энергией» фосфатных связей в молекулах аденозинтрифосфата (АТР). Обычную фосфатную связь обозначают символом —Р, а связи, богатые энергией, — символом ~Р. АТР используется в реакциях, требующих затраты энергии, например при объединении двух малых молекул (А, В) с образованием более крупной молекулы (С).

Постепенно, т. е. в несколько этапов, должен совершаться не только распад органических молекул (ибо это необходимое условие эффективного запасания и использования энергии), но и синтез сложных соединений — белков, нуклеиновых кислот, липидов или полисахаридов. Когда из простых молекул строятся более крупные, этим простым молекулам нередко требуется активация; иными словами, им должно быть сообщено достаточное количество энергии для того, чтобы реакция могла завершиться. Вследствие этого синтез того или иного соединения часто протекает более сложным путем, нежели его распад.

СИНТЕЗ САХАРОЗЫ И ПОЛИСАХАРИДОВ

В цикле Кальвина — Бенсона образуется, как уже отмечалось выше, фруктозо-6-фосфат (F-6-P). Этот гексозофосфат может под действием специфических ферментов превращаться в

другие фосфорилированные гексозы, а именно в глюкозо-6-фосфат (G-6-P) и глюкозо-1-фосфат (G-1-P). Легко происходит и обратное превращение.

$$\text{F-6-P} \rightleftharpoons \text{G-6-P} \rightleftharpoons \text{G-1-P}.$$

Из этих трех гексозофосфатов строятся затем цепи углеводных молекул, используемых для транспорта, хранения и в реакциях синтеза. Чтобы такие превращения могли произойти, гексозофосфаты предварительно должны быть активированы. Это обычно достигается в результате их присоединения к нуклеотидам — сложным кольцевым структурам, сходным с адениловой кислотой ATP. Продуктом такой реакции присоединения оказываются нуклеотидные производные моносахаридов, или *нуклеотидсахара*. Чаще других встречаются уридиндифосфоглюкоза (UDPG), образующаяся в реакции между уридинтрифосфатом (UTP) и глюкозо-1-фосфатом (G-1-P). Сам UTP образуется непрямым путем, в результате переноса фосфатной группы от ATP к UDP (уридиндифосфату).

$$\text{UDP} + \text{ATP} \longrightarrow \text{UTP} + \text{ADP}$$

$$\text{UTP} + \text{G-1-P} \longrightarrow \underset{\text{(Пирофосфат)}}{\text{UDPG} + \text{PP}_i}$$

Нуклеотиды ATP и UTP присутствуют во всех клетках, потому что они используются наряду с другими нуклеотидами в синтезе ДНК и РНК.

Сахара транспортируются по растению в виде сахарозы — дисахарида, состоящего из остатков глюкозы и фруктозы (рис. 5.2). Сахароза образуется в реакции между UDPG и F-6-P:

$$\text{UDPG} + \text{F-6-P} \longrightarrow \text{GF-6-P} + \text{UDP},$$

$$\text{GF-6-P} \longrightarrow \underset{\text{(Сахароза)}}{\text{GF}} + \text{P}_i.$$

Равновесие этой реакции сильно сдвинуто в сторону синтеза сахарозы, чем обеспечивается возможность накопления данного дисахарида в значительных концентрациях. Для последующего использования сахароза должна предварительно подвергнуться расщеплению: фермент *инвертаза* катализирует ее гидролиз с образованием свободной глюкозы и фруктозы.

$$\text{GF} \xrightarrow[\text{H}_2\text{O}]{\text{Инвертаза}} \text{G} + \text{F}.$$

Энергия гликозидной связи в такой реакции растрачивается впустую, распределяясь между двумя молекулами. Поэтому если глюкозе и фруктозе предстоит распад в процессе дыхания или участие (в качестве сырья) в синтезе полисахаридов, то они

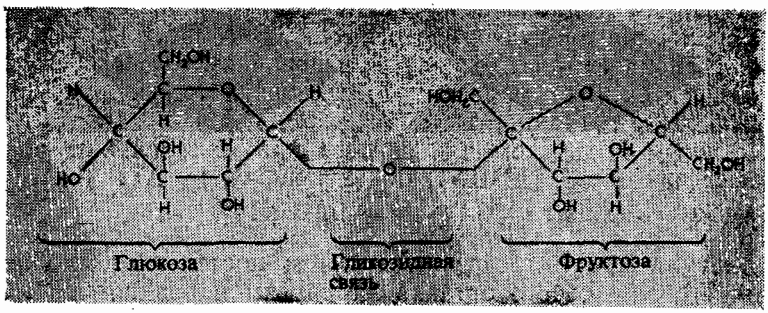


Рис. 5.2. Структура молекулы сахарозы (дисахарида).

должны предварительно вновь подвергнуться фосфорилированию за счет АТР. Процессы синтеза и распада сахарозы наглядно показывают, что часто *анаболические* и *катаболические* реакции (реакции синтеза и распада) идут по разным путям.

Синтез крахмала и целлюлозы

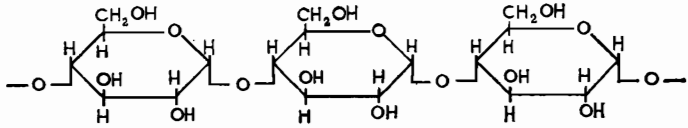
Длинные полимерные цепи крахмала и целлюлозы построены из одних и тех же элементарных звеньев — остатков глюкозы, только соединенных по-разному. Это структурное различие обусловливает то, что два рассматриваемых полимера глюкозы (*глюканы*) существенно различаются по своей природе; крахмал, например, легко переваривается в организме человека, а целлюлоза совсем не переваривается. Главное же их различие состоит в том, что 1-й и 4-й углеродные атомы двух соседних остатков глюкозы соединены у крахмала α-связями, а у целлюлозы β-связями (рис. 5.3). Крахмал представлен двумя формами: линейным полимером, или *амилозой*, не содержащим никаких других связей, кроме α-1,4-гликозидных, и разветвленным полимером, или *амилопектином*, в котором наряду с α-1,4-гликозидными связями имеются и 1,6-связи. Различие в характере связей определяет и неодинаковое пространственное расположение полимерных цепей. *Крахмал* — главный запасной полисахарид растения. Он нерастворим в воде и отлагается слой за слоем в *крахмальных зернах*, содержащихся в хлоропластах (см. рис. 2.20) или в лишенных хлорофилла лейкопластах запасающих тканей стебля, корней и семян. Иногда клетки запасающей ткани оказываются буквально забиты крахмальными зернами, которые легко в них выявить, поскольку они способны окрашиваться иодом в синий цвет. Будучи нерастворим в воде, крахмал в отличие от сахарозы и от гексоз не вызывает в клетках осмотического эффекта (см. гл. 6). Поэтому образование крахмала в клетках листа в периоды интенсивного фотосинтеза

предотвращает подавление последнего, происходящее в результате накопления продуктов фотосинтеза. В темноте крахмал постепенно снова гидролизуется с образованием глюкозофосфата, который затем превращается в сахарозу, транспортируемую в другие части растения.

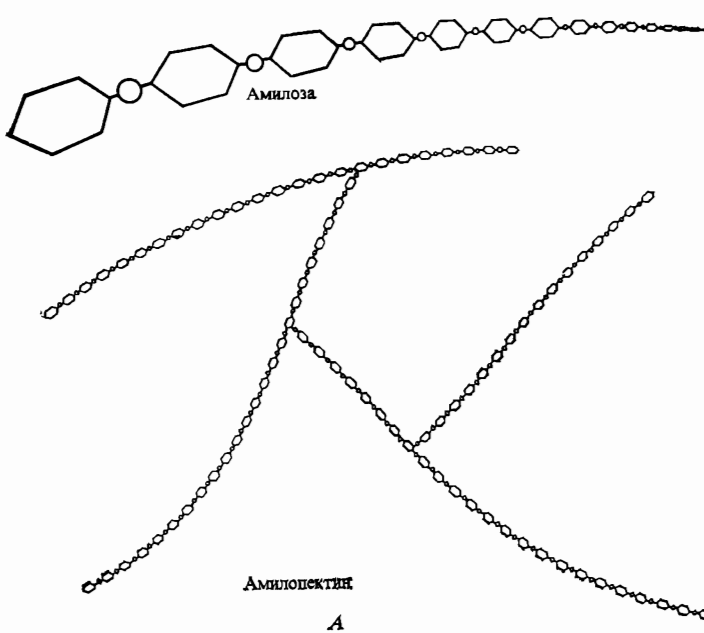
Исходным продуктом для синтеза крахмала служит аденозиндифосфоглюкоза (ADPG), образующаяся из ATP и G-1-P:

$$ATP + G\text{-}1\text{-}P \longrightarrow ADPG + PP_i.$$

Молекула крахмала строится путем постепенного добавления одного глюкозного остатка за другим в реакции ADPG с



Химическая структура крахмала



А

Рис. 5.3. Структура крахмала (*А*) и целлюлозы (*Б*) (С изменениями по J. Bonner, A. W. Galston. 1952. Principles of Plant Physiology, San Francisco, W. H. Freeman and Co.)

Обратите внимание, что химические формулы крахмала и целлюлозы одинаковы, различаются же эти полисахариды пространственной ориентацией их кислородных мостиков. *А*. Крахмал, главный запасной полисахарид растения, построен из двух хорошо различимых компонентов: амилозы с ее длинными неразветвленными цепями из глюкозных звеньев и амилопектина, состоящего

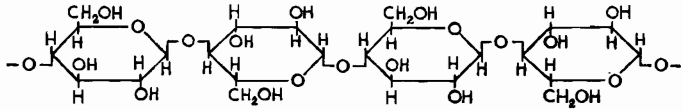
предобразованной глюкозной цепью:

$$\text{ADPG} + [\text{Глюкоза}_n] \longrightarrow \underset{\text{(Крахмал)}}{\text{ADP} + [\text{Глюкоза}_{n+1}]}.$$

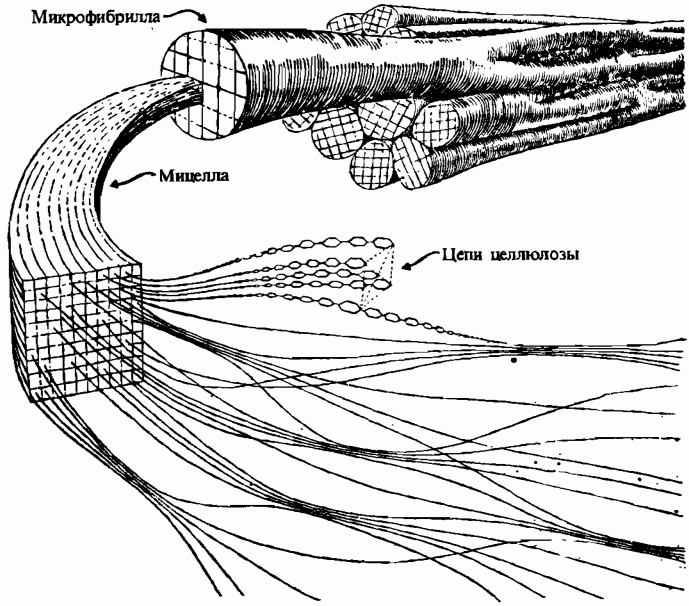
При низком содержании сахарозы крахмал расщепляется и переводится в сахарозу. Однако сначала он расщепляется до остатков глюкозы и к каждому из них присоединяется остаток фосфорной кислоты, т. е. образуется G-1-P, чем обеспечивается сохранение энергии связи:

$$\underset{\text{(Крахмал)}}{[\text{Глюкоза}_n] + P_i} \xrightarrow{\text{Крахмал-фосфорилаза}} [\text{Глюкоза}_{n-1}] + \text{G-1-P}.$$

Этот G-1-P может затем использоваться для синтеза сахарозы, который мы описали выше. В семенах и в некоторых



Химическая структура целлюлозы



Б

из большого числа коротких разветвленных цепей. *Б.* Целлюлоза, главный компонент первичной клеточной стенки, существует в виде длинных полимерных цепей. Цепи объединяются в мицеллярные тяжи, а последние — в микрофибриллы. Микрофибриллы, достаточно крупные для того, чтобы их можно было рассмотреть при помощи электронного микроскопа, составляют «основу» и «уток» клеточной стенки.

других органах, в которых одновременно идет расщепление больших количеств крахмала, он распадается до дисахарида *мальтозы* (G-G) под действием α-амилазы. Мальтоза затем распадается до глюкозы, из которой (для транспорта) вновь синтезируется сахароза. На этом втором пути в отличие от первого энергия связи не сохраняется, поэтому здесь для превращения глюкозы в глюкозо-6-P требуется ATP.

$$[\text{Глюкоза}_n] \xrightarrow{\alpha\text{-Амилаза}} \underset{\text{(Мальтоза)}}{\text{G-G}} \xrightarrow{\text{Мальтаза}} \underset{\text{(Глюкоза)}}{\text{G}}$$
(Крахмал)

Целлюлоза, самый распространенный на Земле углевод, служит главным компонентом первичной клеточной стенки. Молекулы ее строятся подобно тому, как строятся молекулы крахмала, с тем, однако, отличием, что роль донора глюкозы играет другое нуклеотидное производное моносахарида — гуанозиндифосфоглюкоза (GDPG) — и что связь между мономерными звеньями принадлежит не к α-, а к β-типу.

$$\text{GDP} + \text{ATP} \longrightarrow \text{GTP} + \text{ADP}$$
$$\text{GTP} + \text{G-1-P} \longrightarrow \text{GDPG} + \text{PP}_\text{i}$$
$$\text{GDPG} + [\text{Глюкоза}_n] \longrightarrow \text{GDP} + \underset{\text{(Целлюлоза)}}{[\text{Глюкоза}_{n+1}]}$$

В некоторых случаях донором глюкозы для синтеза целлюлозы может быть и UDPG.

В организме высших растений целлюлоза расщепляется редко (если не считать распада, обусловленного деятельностью микробов). Два известных исключения из этого правила касаются клеток в *отделительной зоне* листа, образующейся перед сбрасыванием листьев, и сосудов ксилемы, у которых поперечные стенки растворяются. В отделительной зоне листа фермент *целлюлаза* разрушает клеточные стенки, расщепляя содержащуюся в них целлюлозу до отдельных мономерных единиц, т. е. до глюкозы. Клеточные стенки, ослабленные этим процессом, в конце концов разрываются, и лист сбрасывается.

Целлюлозные микрофибриллы в клеточной стенке скреплены при помощи матрикса из смешанных полисахаридных цепей, главным образом ксилоглюканов и арабиногалактанов (см. рис. 2.31). (Ксилоза и арабиноза — пятиуглеродные сахара (пентозы), а галактоза — гексоза, родственная глюкозе.) Эти полисахариды синтезируются также из предшественников, нуклеотидсахаров, преимущественно в диктиосомах. Отшнуровывающиеся от диктиосом пузырьки в конце концов сливаются с плазмалеммой и таким путем передают свое содержимое формирующейся клеточной стенке.

Итак, все полисахариды легко переходят один в другой, но синтез их всегда идет через стадию нуклеотидсахаров, тогда как распад совершается более прямым путем.

ДЫХАНИЕ

В процессе дыхания, при котором углеводы окисляются до CO_2 и H_2O, энергия, запасенная в молекулах углеводов, высвобождается для использования ее в *эндергонических* реакциях клетки (реакциях, идущих с затратой энергии; см. рис. 5.1). Одновременно многие образующиеся при этом промежуточные продукты используются в качестве строительных блоков для синтеза различных других соединений, необходимых клетке.

Окисление гексозы до CO_2 и H_2O совершается не в один прием, а состоит из ряда ферментативных реакций с участием разных клеточных органелл (рис. 5.4). Преобразование энергии происходит на нескольких таких этапах еще до того, как в конечном счете из ADP и P_i образуется ATP. При полном окислении одной молекулы гексозы образуется 38 молекул ATP. Суммарную реакцию можно записать в следующем виде:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 38ADP + 38P_i \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38ATP.$$

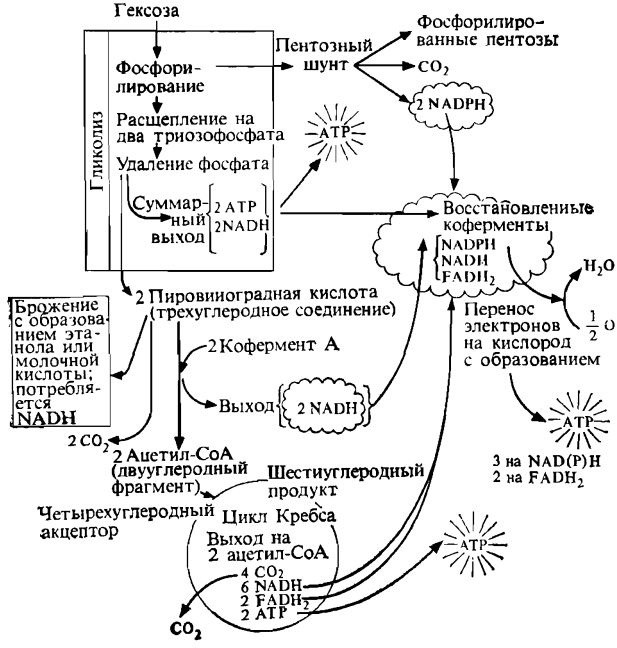


Рис. 5.4. Окисление глюкозы до CO_2 и сопутствующий ему синтез ATP.

Гликолиз

Различают три стадии процесса дыхания. Первая из них — последовательность реакций, протекающих в анаэробных условиях, — носит название *гликолиза* или *пути Эмбдена — Мейергофа — Парнаса* (ЭМП). Эта стадия происходит в цитоплазме, где гексозы расщепляются и частично окисляются с образованием пировиноградной кислоты (трехуглеродная органическая кислота, обычно рассматриваемая в ионизированной форме, т. е. в форме пируват-иона). Поскольку гексозы — относительно стабильные соединения, на активацию начальных реакций гликолиза должна затрачиваться метаболическая энергия. Две мо-

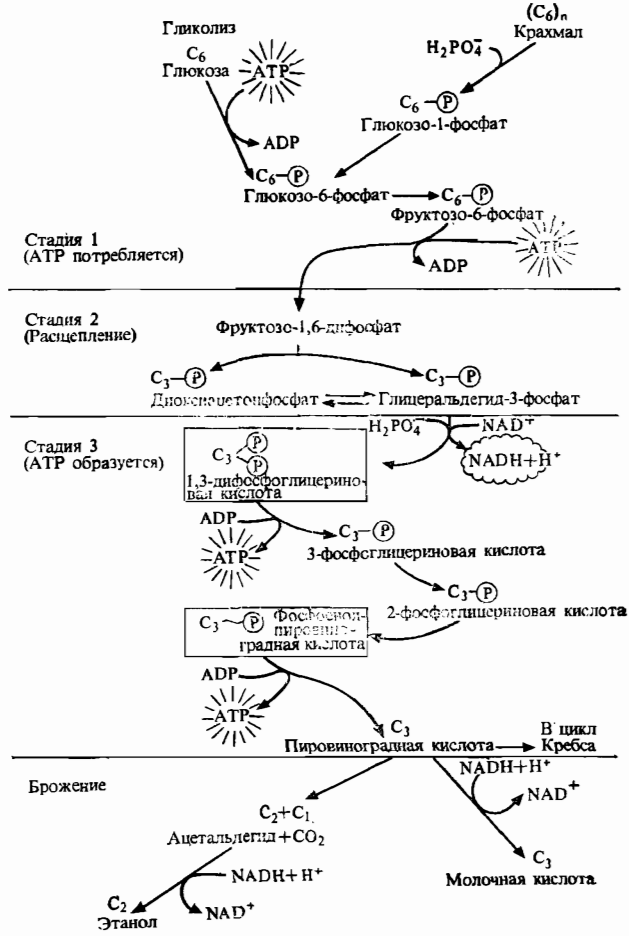


Рис. 5.5. Гликолиз и брожение.

лекулы АТР расходуются на превращение гексозы в гексозодифосфат; затем фосфорилированная гексоза расщепляется с образованием двух триозофосфатов, которые в серии промежуточных реакций окисляются до пирувата. В этих последних реакциях образуются четыре молекулы АТР, так что суммарный результат гликолиза сводится к синтезу двух молекул АТР. Помимо непосредственного образования АТР в процессе гликолиза, АТР образуется еще и благодаря тому, что часть высвобождаемой при гликолизе энергии расходуется на восстановление кофактора никотинамидадениндинуклеотида, который при этом переходит из окисленной формы (NAD^+)[1] в восстановленную (NADH). Позже эта энергия (в виде NADH) используется для синтеза АТР при окислительном фосфорилировании в цепи переноса электронов.

В присутствии кислорода образовавшийся во время гликолиза пируват используется во второй стадии дыхания, в которой он окисляется до CO_2 и H_2O с образованием новых молекул АТР. В отсутствие кислорода пируват вступает в реакции, последовательность которых носит название *брожения* (рис. 5.5); при брожении существенного дополнительного синтеза АТР не происходит. На плохо дренированных почвах недостаток кислорода — обычная проблема; когда почва заболочена, уровень кислорода в ней ниже оптимума. При этом в корневых клетках ограничено аэробное дыхание и соответственно ограничен синтез АТР. А так как поглощение минеральных веществ из почвы связано с расходованием АТР, у растений, произрастающих на плохо дренированных почвах, часто обнаруживаются симптомы резкой недостаточности тех или иных минеральных элементов (см. гл. 7).

Цикл Кребса

Ферменты, катализирующие окисление пирувата до CO_2, находятся во внутреннем компартменте митохондрий (рис. 5.6). Ферменты же, окисляющие (с одновременным образованием АТР и H_2O) продукты этого процесса, восстановленные кофакторы, локализуются на внутренней стороне митохондриальной мембраны. Пируват сначала расщепляется, теряя CO_2 (*декарбоксилируется*), и образовавшийся ацетат (двууглеродный фрагмент) присоединяется к веществу, называемому *коферментом А* (CoA). Продукт этой реакции присоединения, ацетил-CoA, вовлекается непосредственно в *цикл трикарбоновых кислот*, или *цикл Кребса*, составляющий вторую из трех стадий процесса

[1] Для восстановления NAD^+ в NADH требуются два электрона и один протон (H^+). Они поступают от двух атомов водорода (H), при этом лишний протон переходит в среду. Таким образом: $NAD^+ + 2H \longrightarrow NADH + H^+$.

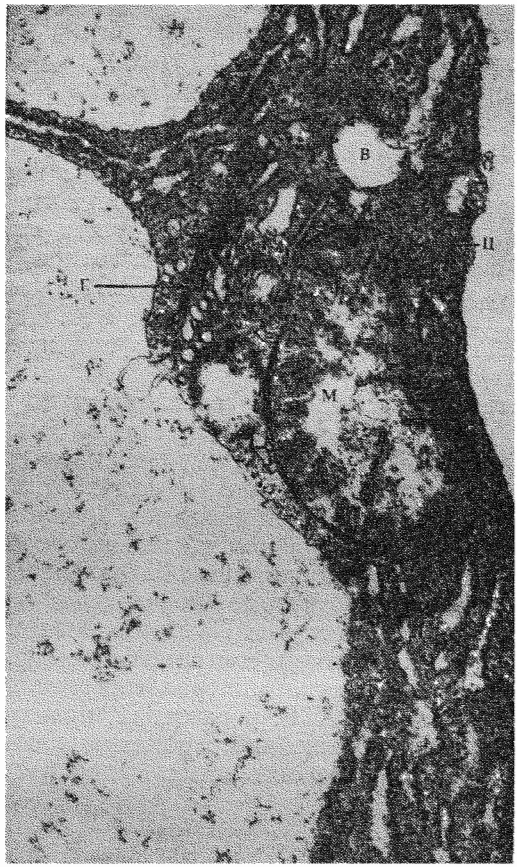


Рис. 5.6. Электронная микрофотография, на которой видна митохондрия (М) в клетке семядоли *Phaseolus vulgaris.* (С любезного разрешения М. Boylan, Yale University.)

Обратите внимание на наружную мембрану митохондрии и выросты ее внутренней мембраны, кристы. (Сравните эту микрофотографию со схематическим изображением на рис. 2.18.) В — вакуоль; Ц — цитоплазма; Г — аппарат Гольджи.

дыхания (рис. 5.7). Сначала двууглеродный фрагмент переносится от ацетил-СоА к четырехуглеродной органической кислоте, играющей роль «акцептора» этого двууглеродного фрагмента. В результате образуется шестиуглеродное соединение — *лимонная кислота.* Это шестиуглеродное соединение, подвергаясь ряду последовательных превращений, во время которых оно отдает сначала один атом углерода, а затем второй, расщепляется снова до четырехуглеродного соединения. Таким образом,

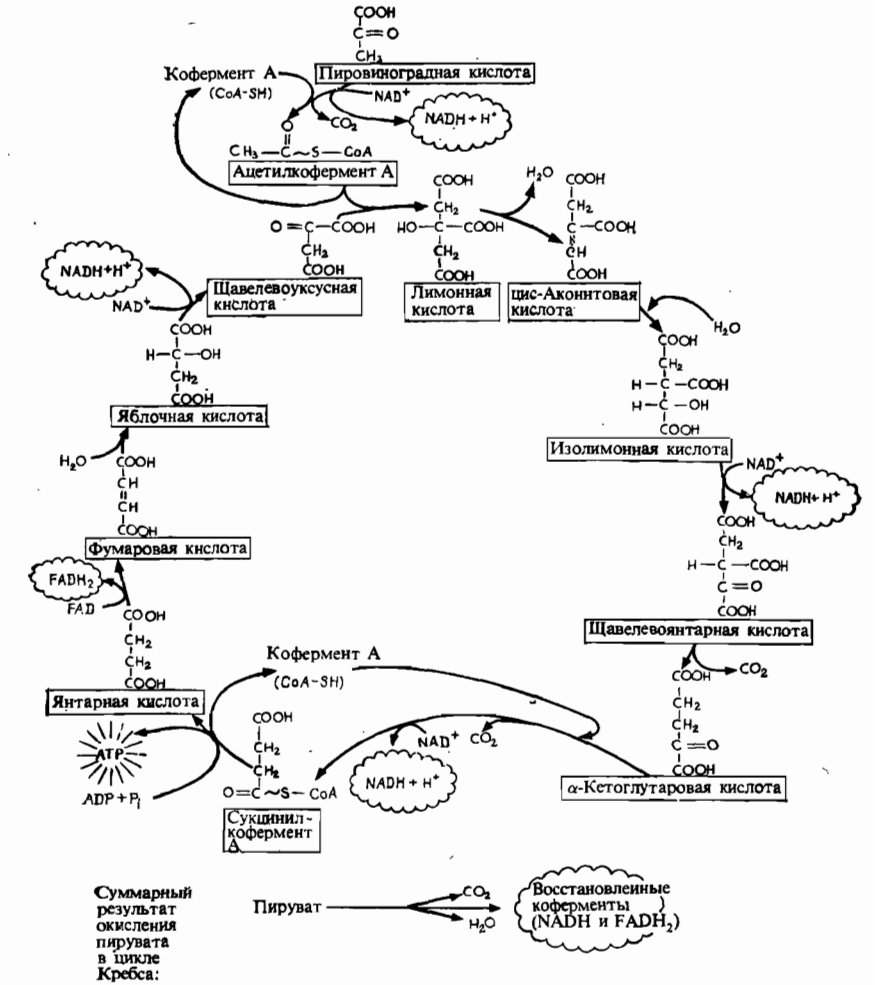


Рис. 5.7. Цикл Кребса.

два атома углерода, вовлеченные в цикл в виде ацетильной группы, высвобождаются в форме CO_2.

На некоторых этапах этих превращений высвобождается энергия. Она либо используется непосредственно для синтеза ATP в соответствующих связанных с мембраной системах, либо расходуется на восстановление растворимых переносчиков дыхательной цепи. К числу таких переносчиков относятся NAD^+, восстанавливаемый в NADH, и флавинадениндинуклеотид (FAD), восстанавливаемый в $FADH_2$. При этих реакциях восстановления протон и электрон поступают от одного и того же

атома водорода в молекуле субстрата. В других точках цепи переноса электронов восстановление осуществляется путем переноса одних только электронов. Протон (H^+) при необходимости или поступает из водной клеточной среды, в которой всегда имеется избыток протонов, или, наоборот, переходит в нее.

Суммарный результат цикла Кребса сводится, следовательно, к тому, что каждая ацетильная группа (двууглеродный фрагмент), образовавшаяся из пирувата (трехуглеродного соединения), расщепляется до CO_2. Во время этого процесса восстанавливаются определенные переносчики электронов (NAD^+ и FAD) и синтезируется также некоторое количество ATP.

Окислительное фосфорилирование

Ни в одной из рассмотренных выше реакций молекулярный кислород не участвует, а между тем, как известно, потребление кислорода — характернейшая черта процесса, который мы называем *дыханием*. Потребность в кислороде возникает вследствие того, что значительная доля энергии, находившейся ранее в гексозе, содержится теперь в восстановленных переносчиках NADH и $FADH_2$, из которых она должна высвободиться в третьей стадии дыхания, когда эти переносчики вновь окислятся, передав свои электроны свободному кислороду. Поскольку в упомянутых переносчиках (NADH и $FADH_2$) заключено довольно большое количество энергии, высвобождаться она должна опять-таки постепенно, путем передачи электрона от этих кофакторов целому ряду переносчиков, связанных с белками и определенным образом ориентированных в пространстве в составе цепи переноса электронов. Каждый такой переносчик находится на несколько более низком уровне восстановленности, чем его предшественник, и в соответствии с этим содержит меньше энергии. Конечным акцептором электрона служит молекулярный кислород, который вместе с протоном, поступившим из окружающей водной среды, образует новую молекулу воды:

$$H \rightleftharpoons H^+ + e^-$$

$$4H^+ + 4e^- + O_2 \longrightarrow 2H_2O.$$

Цепь переноса электронов состоит из ряда переносчиков, которые могут находиться либо в восстановленном, либо в окисленном состоянии (рис. 5.8). Эти переносчики представляют собой ферменты, для которых коферментами служат различные производные витаминов. Расположены переносчики на внутренней мембране митохондрий (см. рис. 2.19 и 5.6), подобно тому как локализованы на тилакоидах хлоропластов переносчики электронов, действующие при фотосинтезе. Завершают цепь переноса электронов гемсодержащие *цитохромы*, в которых поступающие к ним электроны восстанавливают железо, переводя

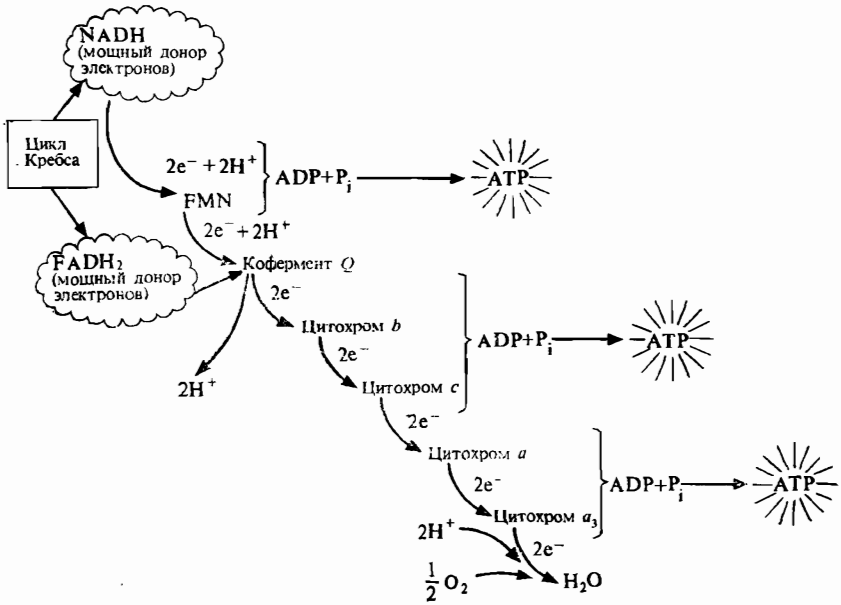


Рис. 5.8. Передача энергии по цепи переносчиков электронов в митохондриальной мембране. Электроны от NADH переходят от одного переносчика к другому, каждый раз на более низкий энергетический уровень, и в конце концов восстанавливают 1/2 O_2 до H_2O. В процессе этого переноса фосфорилируются три молекулы ADP с образованием ATP, высокоэнергетического соединения, используемого в других реакциях. Пункты, в которых происходит фосфорилирование, намечены пока лишь предположительно; возможно, что здесь происходит также и перемещение протонов.

его из окисной формы (Fe^{3+}) в закисную (Fe^{2+}); от цитохромов электроны переходят на кислород. На нескольких этапах в цепи переноса электронов энергия высвобождается и используется для синтеза ATP из ADP и неорганического фосфата (см. рис. 5.8). На каждую молекулу NADH, передающую свои электроны в цепь переноса электронов, синтезируются, как полагают, три молекулы ATP, а на каждую молекулу $FADH_2$ — две. Поскольку ATP образуется в результате окисления каждого предшествующего переносчика и электроны в конце концов переходят на кислород, процесс этот получил название *окислительного фосфорилирования*. Сложность всех этих реакций делает понятной необходимость соответствующей сложной структуры митохондрий. Каждый фермент должен располагаться таким образом, чтобы он мог принять определенный субстрат и передать готовый продукт следующему ферменту в том же ряду. Нарушение в любой точке цепи переноса электронов полностью блокирует транспорт электронов. Известно, например, что такие

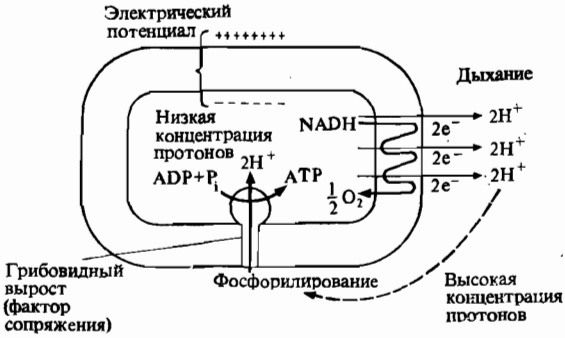


Рис. 5.9. Образование АТР в митоховдриях с точки зрения хемиосмотической теории. (С изменениями по Hinkle, McCarthy. 1978. Scientific American, 238(3), 104—123.)

В каждом обороте цикла Кребса три молекулы NAD+ восстанавливаются в NADH. Затем NADH отдает пару электронов, которые перемещаются по цепи переносчнков н в конце концов присоединяются к кислороду. В процессе этого переноса электроны трижды пересекают мембрану митохондрии и при каждом таком переходе через мембрану переносят пару протонов из внутреннего компартмента митохондрин в межмембранное пространство. В результате этого между двумя сторонами мембраны возникает значительный градиент pH, вследствие чего протоны возвращаются обратио во виутреиний компартмент, диффундируя по каналам, имеющимся в грибовндных выростах (их называют также *фактором сопряжения*). Энергня этого градиента используется для образования АТР нз ADP и P_i. Реакция катализируется АТР-азой, присутствующей в факторе сопряженя.

дыхательные яды, как цианид и окись углерода, осуществляют свое действие, соединяясь с железом цитохромов, в результате чего становится невозможным переход Fe^{3+} в Fe^{2+}. Клетка при этом может погибнуть, если в ней не существует какого-нибудь другого пути, по которому электроны могли бы переноситься на кислород.

Для дыхания, так же как и для фотосинтеза (см. гл. 4), хемиосмотическая теория предлагает стройное объяснение, позволяющее понять, каким образом энергия, получаемая от переноса электронов по цепи переносчиков, сопрягается с синтезом АТР (рис. 5.9). Переносчики электронов расположены асимметрично на внутренней мембране митохондрии (см. рис. 2.18). Некоторые из них переносят не только электроны, но и протоны, вследствие чего между двумя сторонами внутренней мембраны митохондрии возникает градиент концентрации протонов; дело обстоит здесь так же, как и на мембране тилакоидов (см. рис. 4.13), с той разницей, что протоны транспортируются изнутри наружу, так что с внутренней стороны митохондриальная мембрана оказывается более щелочиой, а с наружной — более кислой (см. рис. 5.9). Перенос каждой пары электронов по цепи

переносчиков от NADH к $^1/_2O_2$ приводит к переходу через митохондриальную мембрану шести ионов H^+. Этот значительный градиент pH между двумя сторонами мембраны представляет собой, так же как и при фотосинтезе, потенциальный источник энергии. Энергия, выделяющаяся при обратном движении протонов, т. е. при их перемещении в митохондрию по особым каналам в грибовидных выростах (см. рис. 2.18), расходуется при участии фактора сопряжения на синтез ATP из ADP и P_i.

Пентозофосфатный путь

У всех высших растений имеется помимо гликолиза еще и другой дыхательный путь, так называемый *пентозофосфатный путь*, или *гексозомонофосфатный шунт* (см. рис. 5.4). Исходным субстратом служит глюкозо-6-фосфат. При помощи $NADP^+$ он окисляется до карбоновой кислоты, а именно до *фосфоглюконовой кислоты*, которая затем подвергается декарбоксилированию с образованием пятиуглеродных фосфорилированных сахаров.

Глюкоза-6-P + $NADP^+$ ⟶ Пятиуглеродные сахара, например рибозо-5-P + CO_2 + NADPH.

Эти пятиуглеродные фосфорилированные сахара используются затем в клетке по-разному: они включаются в полимеры клеточной стенки (*пентозаны*), расщепляются в процессе метаболизма с образованием CO_2, H_2O и ATP, включаются в нуклеотиды РНК и ДНК или участвуют в синтезе высокоэнергетических соединений, таких, как ATP. Сдвиг в сторону пентозофосфатного пути происходит в тех случаях, когда клетке требуются большие количества пятиуглеродных сахаров и когда в качестве источника энергии для синтезов используется не NADH, а NADPH.

Образование строительных блоков

Независимо от того, как именно идет расщепление углеводов — путем гликолиза или по пентозофосфатному пути, — промежуточные продукты этого расщепления с разным числом углеродных единиц часто используются еще до полного окисления субстрата, т. е. до его превращения в CO_2 и H_2O (рис. 5.10). В отсутствие кислорода пировиноградная кислота может восстанавливаться в молочную кислоту или через ацетальдегид — в этанол (см. рис. 5.5).

Образующиеся в цикле Кребса органические кислоты могут присоединять аммиак путем *прямого аминирования* или *переаминирования* и превращаться в аминокислоты, а затем в конечном счете включаться в белок (см. рис. 5.10). Из аминокислот получаются также *фенолы, флавоноиды, антоцианы, лигнин* и все прочие соединения, путь образования которых начинается

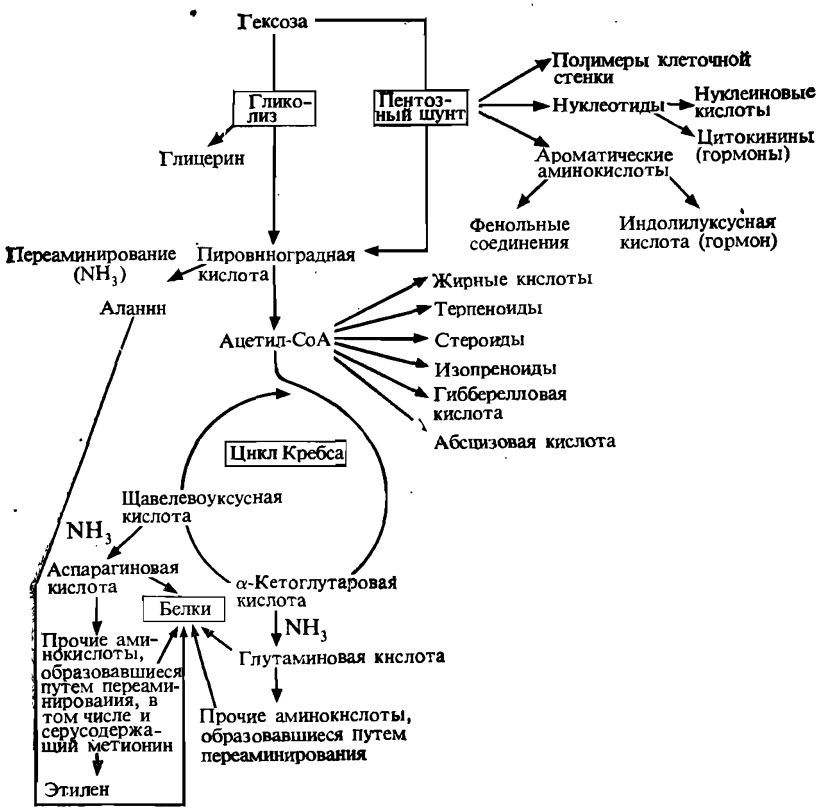


Рис. 5.10. Промежуточные продукты превращений, происходящих при окислении углеводов в процессе дыхания.

с дезаминирования аминокислоты фенилаланина. Различные алкалоиды и растительный гормон ауксин (индолил-3-уксусная кислота) синтезируются из аминокислоты триптофана. Ацетил-СоА, образующийся из пирувата, служит важным исходным продуктом для синтеза миогих соединений, таких, как жирные кислоты, входящие в состав *липидов* (см. ниже); полимеры *изопрена* (C_5H_8), например каучук; летучие терпены; стероиды; и, наконец, некоторые гормоны — гиббереллин, абсцизовая кислота и часть гормона цитокинина. В гл. 15 мы рассмотрим и некоторые другие изопреноидные соединения.

Итак, две главные функции дыхания — это высвобождение энергии, используемой в процессах метаболизма, и образование строительных блоков, из которых в клетке синтезируются многие другие соединения. Эти функции дыхания иллюстрирует рис. 5.11.

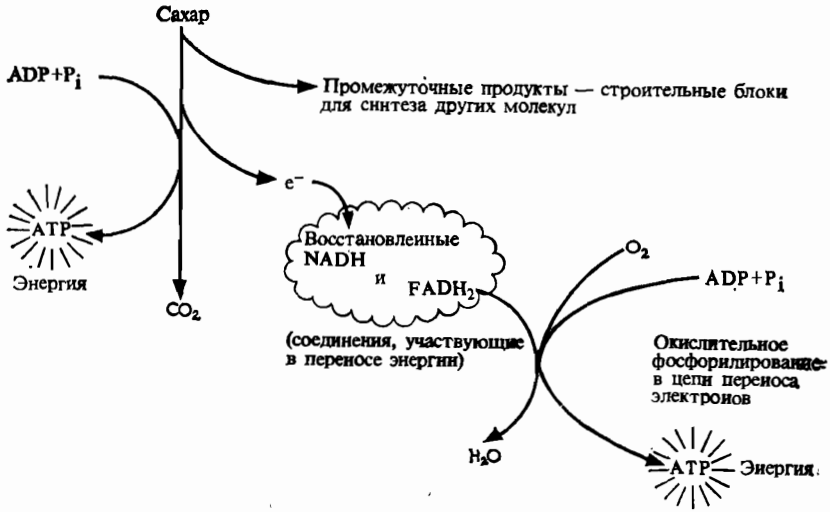


Рис. 5.11. Схема, поясняющая функции процесса дыхания.

Дыхательный коэффициент

Дыхательным коэффициентом (RQ)[1] называется отношение количества выделившейся CO_2 к количеству поглощенного O_2 при окислении данного субстрата до CO_2 и H_2O. Когда субстратом служат сахара, дыхательный коэффициент равен единице, например:

$$\underset{\text{Глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 6O_2 \longrightarrow 6H_2O + 6CO_2, \quad RQ = 6CO_2/6O_2 = 1{,}0.$$

Однако, когда роль субстрата играют липиды, белки и прочие соединения с высокой степенью восстановления, дыхательный коэффициент оказывается меньше единицы, например:

$$\underset{\substack{\text{Стеариновая}\\ \text{кислота}}}{C_{18}H_{36}O_2} + 26O_2 \longrightarrow 18CO_2 + 18H_2O. \quad RQ = 18CO_2/26O_2 = 0{,}7.$$

И наоборот, для субстратов с более низкой, чем у сахаров, степенью восстановления дыхательный коэффициент превышает единицу, например:

$$\underset{\substack{\text{Щавелево-}\\ \text{уксусная}\\ \text{кислота}}}{C_4H_4O_5} + 2{,}5O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 2H_2O. \quad RQ = 4CO_2/2{,}5O_2 = 1{,}6.$$

[1] От англ. respiratory quotient — дыхательный коэффициент. — *Прим. ред.*

Определив дыхательный коэффициент данной ткани экспериментальным путем, т. е. параллельно измерив изменения в содержании CO_2 и O_2, можно получить представление о степени окисления расщепляемых соединений. Следует, однако, учесть, что подобные определения могут вести и к неверным выводам, если природа дыхательного процесса не вполне ясна. Известно, например, что частичное окисление сахаров до пировиноградной кислоты совершается с поглощением кислорода, но без выделения CO_2, тогда как при последующем декарбоксилировании, ведущем к образованию ацетил-СоА, используемого для синтеза жирных кислот, CO_2 выделяется, но одновременного поглощения O_2 не происходит. Ясно таким образом, что определение дыхательного коэффициента позволяет нам судить о природе окисляемого субстрата только в том случае, если этот субстрат окисляется полностью — до CO_2 и H_2O.

РЕСПИРОМЕТР ВАРБУРГА

Респирометр Варбурга, предназначенный для измерений газообмена при постоянном объеме (рис. 5.12), был сконструирован немецким биологом Отто Варбургом более 50 лет назад. Он позволяет измерять скорость поглощения O_2 и выделения CO_2 растительными тканями. Прибор состоит из большого числа сосудиков, к каждому из которых присоединен *манометр*, дающий возможность следить за тем, как меняется в данном сосудике давление газа. В сосудики помещают небольшие проростки, семена, части растения или культуры клеток. Температуру и объем сосудиков, к которым присоединены манометры,

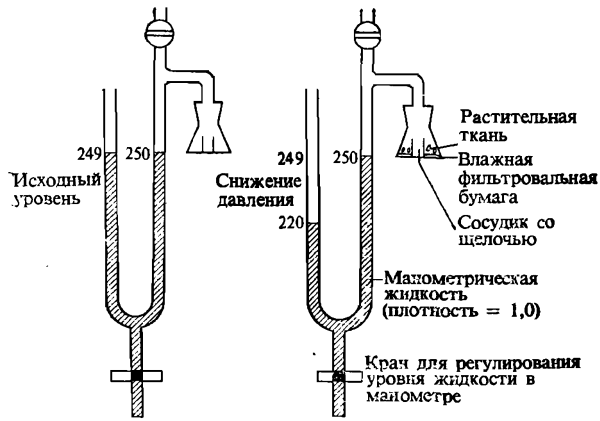


Рис. 5.12. Измерение скорости газообмена в респирометре Варбурга.

поддерживают постоянными, и, следовательно, изменения в давлении газов внутри сосудиков обусловливаются только поглощением газа растительной тканью или выделением газа из нее. Поглощаются тканью и выделяются из нее главным образом два газа — кислород и двуокись углерода; именно от их поглощения или выделения и зависит изменение давления в сосудиках.

Постоянство температуры и объема сосудиков — важное условие, потому что обе эти величины влияют на давление, которое связано с ними следующей зависимостью:

$$\frac{P_1V_1}{T_1} = \frac{P_2V_2}{T_2},$$

где P — давление, V — объем и T — температура. Для поддержания постоянной температуры сосудики погружают в термостатированную баню, а постоянство объема каждого сосудика обеспечивают, устанавливая с помощью нажимного крана жидкость в манометре перед началом опыта на нулевом уровне. Изменения в давлении, связанные с небольшими колебаниями температуры водяной бани, регистрируют в контрольном сосудике, не содержащем исследуемого образца. Этот же контроль позволяет учитывать и изменения в атмосферном давлении.

Респирометр Варбурга дает возможность измерять поглощение кислорода независимо от выделения CO_2. Для этого центральный цилиндрик, находящийся внутри сосудика с образцом растительной ткани, заполняют какой-нибудь сильной щелочью, например едким кали (KOH). CO_2 хорошо растворима при высоких значениях PH и непрерывно поглощается щелочью, поэтому все изменения в давлении в этих условиях зависят только от кислорода. Сложнее проводить измерения, касающиеся CO_2. Наиболее прямой метод состоит в том, что измерения проводят одновременно с двумя одинаковыми образцами в двух сосудиках, из которых только один содержит KOH. В сосудике с KOH изменения давления будут вызываться только поглощением O_2, а в сосудике без KOH они будут зависеть как от поглощения O_2, так и от выделения CO_2. Это позволяет по разности между скоростями газообмена в двух таких сосудиках определять скорость выделения CO_2.

СИНТЕЗ И РАСПАД ЛИПИДОВ

Промежуточные продукты процесса дыхания служат источником углеродных скелетов для синтеза липидов, которые выступают и как запасные вещества, и как компоненты мембран, окружающих цитоплазму и все клеточные органеллы. Молекулы

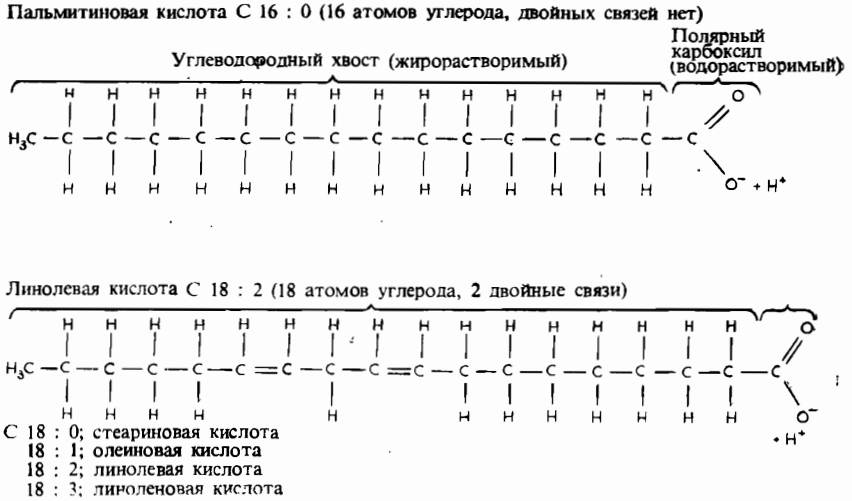


Рис. 5.13. Формулы двух жирных кислот с длинной цепью; обе эти кислоты обычно присутствуют в растительных мембранах.

липидов, таких, как жиры и масла, состоят из трех жирных кислот (рис. 5.13), соединенных эфирными связями с трехуглеродным спиртом *глицерином.* Жиры отличаются от масел главным образом тем, что они при комнатной температуре бывают твердыми, а масла — жидкими. Различие это определяется длиной углеродных цепей жирных кислот и степенью их ненасыщенности (числом двойных связей). У масел углеродные цепи жирных кислот короче, чем у жиров, и степень ненасыщенности выше.

Липиды являются иногда главной формой запасных питательных веществ. Очень богаты липидами, в частности, семена сои, подсолнечника, рапса, кунжута и хлопчатника. Выше мы уже отмечали, что в липидах содержится меньше кислорода, чем в сахарах, а это значит, что энергия запасена в них в более концентрированной форме, поскольку больше кислорода требуется для того, чтобы превратить их в CO_2 и H_2O. При сгорании одного грамма сахара выделяется четыре калории, а при сгорании грамма жира — девять. Очень важную роль играют липиды и в поддержании структуры клетки, потому что все клеточные мембраны состоят главным образом из *фосфолипидов* и белка. Липиды мембран отличаются от обычных жиров тем, что у них в молекуле одна из трех жирных кислот заменена на фосфорилированный серин, холин или этаноламин (рис. 5.14). Молекулы такого строения растворимы частично в жирах и частично в воде, поэтому они могут располагаться на границе раздела масло — вода и регулировать поступление жиро- или водорастворимых веществ. Другую важную группу

составляют липиды, соединенные с углеводами, так называемые *гликолипиды*; они обеспечивают восприятие раздражения при взаимодействии между клетками.

В качестве запасных веществ липиды присутствуют в цитоплазме в виде капелек масла. Сами по себе липиды по растению не транспортируются, но их углеродные скелеты могут транспортироваться после превращения липидов в сахарозу. Затем в другой части растения липиды вновь синтезируются из поступившей сюда сахарозы. Для синтеза липидов необходимы глицерин и жирные кислоты. Эти соединения образуются, как известно, из промежуточных продуктов процесса дыхания, и потому превращение сахарозы в липиды совершается легко.

Глицерин, входящий в состав молекулы жира, образуется в форме α-глицерофосфата из диоксиацетонфосфата, трехуглеродного соединения, являющегося одним из промежуточных продуктов гликолиза. Жирные кислоты, вступающие в соединение с глицерином, образуются из ацетил-СоА непрямым путем (рис. 5.15). Сначала ацетил-СоА при участии АТР реагирует с CO_2. Продуктом этой реакции является малонил-СоА, в котором к СоА присоединен уже не двууглеродный, а трехуглеродный фрагмент. Малонил-СоА теряет затем CO_2 и передает оставшуюся двууглеродную ацетильную группу другой молекуле ацетил-СоА, так что к СоА оказывается теперь присоединенным уже четырехуглеродный фрагмент, т. е. образуется бутирил-СоА. Процесс повторяется до тех пор, пока цепь синтезируемой жирной кислоты не достигнет полной своей длины. Поскольку на каждом таком этапе к синтезируемой углеродной цепи добавляется двууглеродный фрагмент от малонил-СоА, в природных жирных кислотах содержится всегда четное число атомов углерода. Из насыщенных жирных кислот в растениях больше всего распространены пальмитиновая [$CH_3(CH_2)_{14}COOH$] и стеариновая [$CH_3(CH_2)_{16}COOH$], а из ненасыщенных — олеиновая [$CH_3(CH_2)_7CH=$

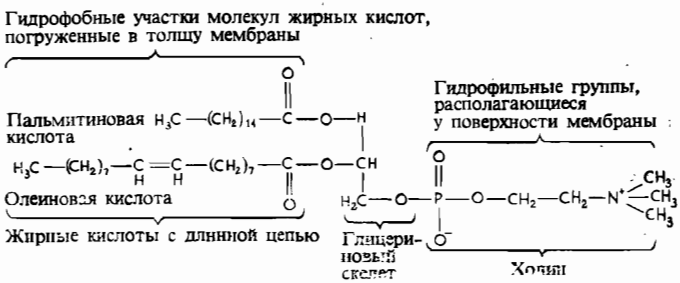


Рис. 5.14. Фосфатидилхолии — типичный фосфолипид клеточных мембран растений.

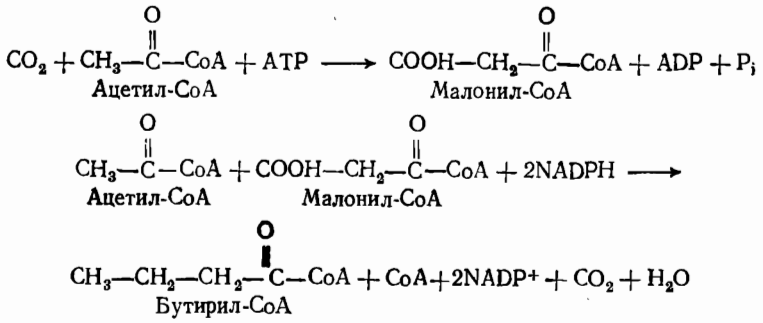


Рис. 5.15. Синтез жирных кислот.

$=CH(CH_2)_7COOH]$, линолевая $[CH_3(CH_2)_3(CH_2CH=CH_2)_2(CH_2)_7COOH]$ и линоленовая $[CH_3(CH_2CH=CH)_3(CH_2)_7COOH]$, у которых в цепи, состоящей из 18 атомов углерода, содержатся соответственно одна, две и три двойные связи.

Во время всего описанного процесса синтеза CoA-производные жирных кислот остаются присоединенными к особому белку, представляющему собой мультиферментный комплекс, который называется *ацилпереносящим белком* (АПБ). При синтезе фосфолипидов с глицерофосфатом реагируют только два CoA-производных жирных кислот; к третьему углеродному атому глицерофосфата присоединяется какое-либо азотсодержащее соединение (холин, этаноламин или серин), связанное с гидрофильной фосфатной группой.

При распаде липидов вновь образуются глицерин и жирные кислоты. Эти жирные кислоты активируются, соединяясь с CoA, а затем постепенно расщепляются на двууглеродные фрагменты ферментами, находящимися с наружной стороны мембраны глиоксисом — органелл, окруженных однослойной мембраной. В глиоксилатный цикл (рис. 5.16) эти двууглеродные фрагменты включаются в виде ацетил-CoA. Одним из продуктов, образующихся внутри глиоксисом, является четырехуглеродное соединение — янтарная кислота. Выйдя из глиоксисом, она поступает в митохондрии и вовлекается здесь в цикл Кребса, в котором из нее в конечном счете образуется щавелевоуксусная кислота (оксалоацетат). Позже в цитоплазме оксалоацетат превращается в фосфоенолпируват и вновь включается в гексозофосфаты в результате процесса, представляющего собой обращение гликолиза; источником энергии служит для этого глиоксилатный цикл. Глицериновая часть молекулы жира реокисляется до глицеральдегидфосфата. Последний также может превращаться в гексозофосфаты, из которых затем синтезируется сахароза или некоторые другие метаболиты.

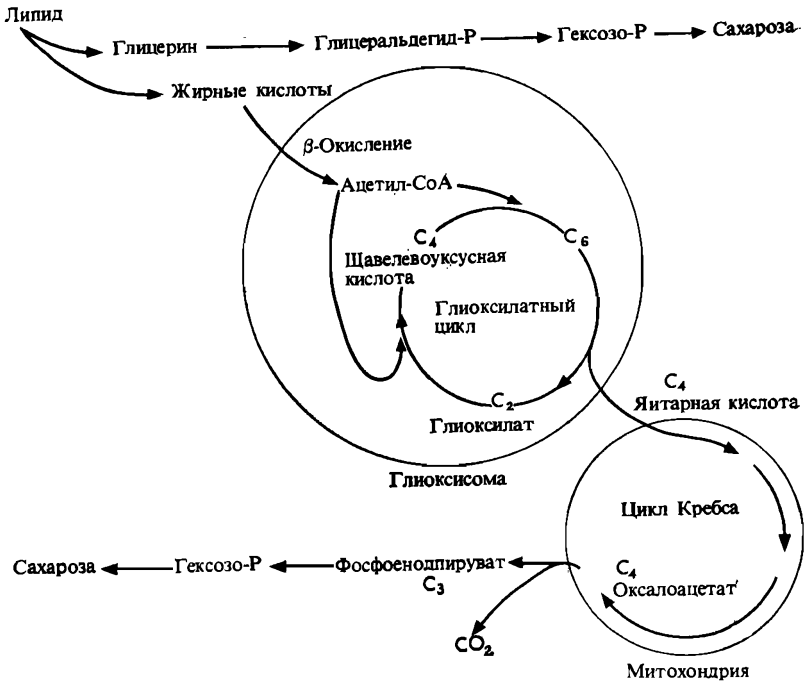


Рис. 5.16. Распад липидов, поставляющий углеродные скелеты для синтеза сахарозы и прочих метаболитов. Обратите внимание на то обстоятельство, что одни реакции протекают в глиоксисомах, а другие — в митохондриях и цитоплазме.

Такими различными путями углерод, фиксированный в процессе фотосинтеза, переходит в конце концов во все органические компоненты растения. Благодаря своим специфическим ферментам растение действует как искусный химик; в нем синтезируются даже такие сложные структуры, которые человек пока еще создавать не научился.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Химическая энергия, заключенная в молекуле сахара, становится доступной для клетки в результате ряда упорядоченных окислений, протекающих главным образом в *митохондриях.* При таком *аэробном дыхании* из ADP и P_i синтезируется ATP; этот процесс носит название *окислительного фосфорилирования.* Когда энергия, запасенная в химических связях ATP, высвобождается для использования в различных процессах жизнедеятельности, ATP снова распадается до ADP и P_i.

Сахара могут ферментативным путем переходить один в другой. обычно при участии ATP или других нуклеозидтрифосфатов

(UTP, GTP). Главный сахар большинства растений, *сахароза*, образуется в результате реакции UTP с глюкозой. Продуктами этой реакции являются UDP-глюкоза (UDPG) и P_i. UDPG вступает затем в реакцию с фруктозо-6-фосфатом, что приводит к образованию сахарозы, P_i и UDP. Расщепление сахарозы идет по *гидролитическому* пути: реагируя с водой при участии фермента *инвертазы*, сахароза распадается на глюкозу и фруктозу. *Крахмал*, основная запасная форма углеводов, аналогичным образом синтезируется из фосфорилированных производных (ADPG), но распадается в результате гидролиза под действием фермента *амилазы*. *Целлюлоза*, главный компонент клеточной стенки, строится из GDPG-единиц, причем глюкозные звенья соединяются в ее цепях β-связями, а не α-связями, как в крахмале. Обычно в растительном организме целлюлоза не расщепляется, если не считать процессов, связанных с опадением листьев; только у грибов имеется фермент *целлюлаза*, способный катализировать гидролиз целлюлозы.

Дыхание начинается с процесса, называемого *гликолизом*, при котором сахар анаэробным путем распадается с образованием трехуглеродного соединения — *пировиноградной кислоты*. Пируват затем теряет CO_2, а оставшиеся два его углеродных атома присоединяются к четырехуглеродной кислоте с образованием *лимонной кислоты*. В *цикле Кребса*, называемом также *циклом лимонной кислоты*, эти два атома поочередно высвобождаются в виде CO_2, в то время как электроны от остальной части молекулы переносятся на кислород с образованием воды, причем этот процесс сопровождается синтезом ATP. В переносе электронов участвуют переносчики, в молекулу которых входят витамины *ниацин* (NAD^+ и $NADP^+$) и *рибофлавин* (FMN, FAD), а также переносчики с железосодержащей группой — *гемом* (*цитохромы*). $NADP^+$ также способен отнимать электроны от глюкозы. При этом глюкоза окисляется до *карбоновой кислоты*, которая затем теряет CO_2 и превращается в пятиуглеродный сахар, *пентозу*. Таким путем образуются рибоза, дезоксирибоза и ряд других пентоз, играющих важную роль в метаболизме. Одни из органических кислот, участвующие в цикле Кребса, способны присоединять *аммиак*, а другие могут вступать в реакции *переаминирования* и таким путем превращаться в аминокислоты. Эти аминокислоты используются затем по преимуществу для синтеза белков, но могут претерпевать и другие превращения, ведущие к образованию *алкалоидов*, *флавоноидов* и *гормонов*. *Ацетилкофермент А*, образующийся в результате присоединения к коферменту А (CoA) фрагмента, остающегося после декарбоксилирования пирувата, служит исходным продуктом для синтеза *жирных кислот*, цепи которых строятся путем последовательного добавления двууглеродных фрагментов. *Жиры* образуются в результате присоединения к

глицерину трех остатков жирных кислот. *Фосфолипиды* образуются, когда к глицерину присоединяются две жирные кислоты и одно фосфорилированное соединение. Фосфолипиды — важные компоненты мембран в силу особых свойств их молекул: фосфатная часть молекулы фосфолипида водорастворима, а ацильная — жирорастворима. Ацетил-CoA служит также исходным продуктом для синтеза некоторых гормонов, терпенов, изопреноидов и стероидов.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Beevers H. 1961. Respiratory Metabolism in Plants, Evanston, III, Row, Peterson and Co.
Hassid W. Z. 1967. Transformations of Sugars in Plants, Ann. Rev. Pl. Physiol., 18, 253—280.
Hinkle P. C., McCarty R. E. 1978. How Cells Make ATP, Scientific American, 238 (3), 104—123.
Ikuma H. 1972. Electron transport in plant respiration, Ann. Rev. Pl. Physiol., 23, 419—436.
Stocking R. C., Heber U., eds. 1976. Transport in Plants. III. Intracellular Interactions and Transport Processes, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, V. 3, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
См. также рекомендуемую литературу по биохимии к гл. 2.

ВОПРОСЫ

5.1. Укажите три формы восстановительной силы в клеточных процессах. Как используется их энергия?
5.2. В каких разных смыслах применяется термин «окисление»? Что объединяет все эти разные виды окисления?
5.3. Кратко охарактеризуйте функции цепи переноса электронов.
5.4. В чем сходны и чем отличаются друг от друга процесс фотосинтеза и процесс дыхания?
5.5. Укажите, как связаны между собой ультраструктура и функция митохондрий.
5.6. Почему аэробное дыхание эффективнее анаэробного?
5.7. Опишите судьбу атомов 1) углерода, 2) кислорода и 3) водорода при распаде молекулы пировиноградной кислоты в процессе дыхания.
5.8. Почему дыхание представляет собой не прямое окисление глюкозы, а процесс, состоящий из многих этапов?
5.9. Какова роль фосфора в процессе дыхания?
5.10. Сравните крахмал с целлюлозой: в чем сходство и в чем различие их химической структуры, путей синтеза, функций и локализации в клетке? Исходя из химической структуры, объясните, почему целлюлоза существует в виде длинных волокон, а крахмал — в виде округлых зерен.
5.11. Какие реакции требуются для того, чтобы получить из молекулы глюкозы следующие соединения: фруктозу, сахарозу, одну из жирных кислот, аспарагиновую кислоту, крахмал, этиловый спирт?
5.12. Охарактеризуйте дыхательный обмен как некий центральный механизм, связывающий между собой различные группы соединений — углеводы, органические кислоты, жиры и белки.
5.13. Укажите реакции, происходящие, когда гексозофосфат (фруктозо-6-P), образовавшийся при фотосинтезе в цикле Кальвина—Бенсона, превращается 1) в крахмал и 2) из крахмала в сахарозу, т. е. в форму, ис-

пользуемую для транспортировки. Добавьте к этому реакции, описывающие синтез и распад крахмала, а также реакции синтеза сахарозы. Напишите соответствующие уравнения в нужном порядке, пользуясь приняты ми обозначениями (например, G-6-P = глюкозо-6-фосфат).

5.14. Распад макромолекул (полисахаридов, липидов, белков и нуклеиновых кислот) часто идет по пути, отличному от их синтеза. Подкрепите это утверждение соответствующими примерами.

5.15. Проследите перемещения и метаболические пути атома углерода, первоначально входившего в состав атмосферной CO_2 и в конце концов вошедшего в молекулу липида, отложившегося в запас в развивающемся семени.

5.16. Из какого промежуточного продукта дыхания образуются жирные кислоты? С каким веществом они должны соединиться, для того чтобы образовались жиры и масла?

5.17. Растительные масла в наибольшем количестве присутствуют в семенах, причем часто они находятся в зародыше. В чем преимущества такого их местонахождения с точки зрения энергетических нужд растения?

5.18. У всех жирных кислот, встречающихся в растениях, в молекуле содержится четное число атомов углерода. Чем это объяснить?

5.19. Состав жира у живых организмов колеблется в зависимости от температуры, при которой эти организмы существуют. Обычно чем холоднее среда обитания, тем богаче жиры ненасыщенными жирными кислотами. Можно ли усмотреть в этом какую-то выгоду для организма? Как представляете вы себе механизм, посредством которого температура могла бы влиять на тип и на количество образующихся жирных кислот?

5.20. Почему у растений в светлое и темное время суток температурный оптимум роста различен?

5.21. Сравните функции, которые выполняют в растениях полисахариды и липиды. В чем эти функции сходны и чем они различаются?

5.22. Представьте себе, что вам предложили исследовать образец почвы с другой планеты, доставленный на Землю космическим кораблем. Требуется определить, существовала ли когда-нибудь на этой планете жизнь. Какие анализы вы считали бы необходимым провести?

Глава 6

Водный режим растений

Вода — главный компонент активных растительных клеток; на долю ее приходится иногда 90% сырого веса и более. Совсем иначе обстоит дело в покоящихся семенах: в них вода может составлять всего 15—20% общего веса. В зрелых растительных клетках большая часть воды содержится в крупной центральной вакуоли, занимающей 80—90% всего объема клетки. В тургесцентных клетках центральная вакуоль плотно прижимает цитоплазму к клеточной стенке, тем самым способствуя поддержанию формы клетки в мягких органах растения, например в листьях. Характерная форма травянистых растений зависит, следовательно, и от гидростатических сил. При недостатке влаги вода из вакуолей оттягивается, что приводит сначала к утрате тургора, а затем и к увяданию. Обычно растения легко оправляются (если завядание не было слишком сильным), как только они вновь получат воду; клетки поглощают воду, и тургор восстанавливается.

Однако, для того чтобы клетка сохраняла надлежащую жизнеспособность, содержание влаги в ее протопласте не должно выходить за определенные, достаточно жесткие пределы. Хотя количество выпадающих осадков и влажность почвы сильно колеблются, зеленому растению удается поддерживать свою оводненность на относительно постоянном уровне. Это достигается благодаря сокращению потерь на испарение, когда воды нехватает. Растения непрерывно поглощают воду из окружающей среды и часть этой воды испаряют. *Транспирация* — испарение воды надземными органами растения — есть неизбежное следствие самого строения листа. Предназначенный для эффективного фотосинтеза лист — это обычно крупный, плоский, насыщенный влагой орган, пронизанный множеством пор, сообщающихся с разветвленной сетью воздушных ходов. На солнце такой орган неизбежно теряет много воды. Вода испаряется с поверхности влажных клеток мезофилла, диффундирует по межклетникам и выходит наружу через открытые устьица. Закрывание устьиц при недостатке воды может сокращать потребность зеленого растения в воде, причем очень сильно — до небольшой доли от потребности, свойственной ему, когда устьица открыты. Однако закрывание устьиц влечет за собой и нежелательные последствия: нарушается газообмен между атмосферой

и внутренним пространством листа, что снижает эффективность фотосинтеза. В этой главе мы узнаем, каким образом удается растению сочетать необходимость в сбережении воды с другими своими потребностями, т. е. обсудим, как поддерживается «водное хозяйство» растения.

ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ В ВАКУОЛЬ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ОСМОТИЧЕСКИХ СИЛ

Поскольку большая часть присутствующей в клетке воды находится в вакуоли, мы начнем анализ проблемы транспорта воды с рассмотрения того пути, который молекуле воды требуется преодолеть для того, чтобы попасть в вакуоль клетки. Вода должна пройти сквозь две мембраны (плазмалемму и тонопласт) и через лежащую между ними цитоплазму. Мы мало знаем о различиях в способности этих трех структур пропускать воду, а потому обычно все три структуры рассматриваются совместно как единый мембранный барьер.

Для того чтобы понять, каким образом вода проходит через мембрану, представим себе, что клетка, в вакуоли которой содержатся соли, сахара, аминокислоты и прочие вещества, помещена в сосуд с дистиллированной водой (рис. 6.1). Согласно молекулярно-кинетической теории молекулы всех веществ находятся в состоянии быстрого хаотического движения, скорость которого зависит от энергии этих молекул. Средняя скорость их движения определяется температурой (и служит, в сущности, ее мерой). Поскольку молекулы воды малы и проходят через клеточные мембраны намного быстрее, чем молекулы других веществ, мы можем простоты ради ограничиться рассмотрением перемещения только молекул воды. Молекулы эти диффундируют во всех направлениях: в клетку и из клетки, в различные клеточные органеллы и из них. Мы знаем, однако, что

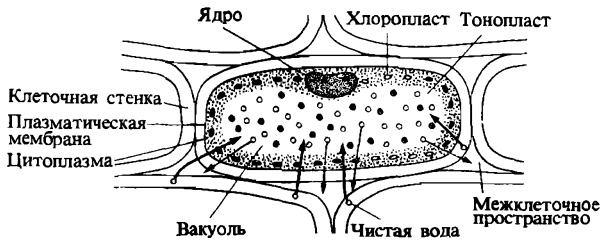


Рис. 6.1. Внутреннее давление, т. е. давление на клеточную стенку, возникает вследствие различия в скоростях перемещения воды в клетку и из клетки. Содержащиеся в вакуоли молекулы растворенных веществ (черные кружки) снижают активность молекул воды, в результате чего диффузия изнутри наружу происходит с меньшей скоростью, чем диффузия снаружи внутрь.

вакуоль содержит значительные количества различных растворенных веществ. Молекулы этих растворенных веществ ослабляют связи между молекулами содержащейся в вакуоли воды, притягивая их к себе и тем самым уменьшая суммарный поток воды из клетки наружу. В известном смысле растворенные вещества снижают активность молекул воды, находящихся в клетке. Как следствие этого кинетическая энергия воды в вакуоли ниже, чем относительно более чистой воды вне клетки. Сказанное означает, что снаружи вакуоли о любой участок ее мембраны ударяется в единицу времени больше молекул воды и большее их число проникает на этом участке внутрь, нежели выходит из нее. В результате этой быстрой неравномерной двусторонней диффузии молекул воды через мембрану вакуоли объем вакуоли увеличивается и создается тургор — содержимое клетки прижимается к ее стенке.

Диффузия воды через полупроницаемую мембрану называется *осмосом*; концентрация растворенных веществ в вакуоли служит мерой максимальной способности клетки поглощать воду. Энергетический уровень молекул данного вещества, отражаемый скоростью их диффузии, называют *химическим потенциалом* этого вещества. Здесь, однако, мы говорим только о воде и потому будем пользоваться специальным, предназначенным именно для этого частного случая термином: *водный потенциал*. Водный потенциал (ψ) характеризует способность воды диффундировать, испаряться или поглощаться. Он имеет размерность энергии, деленной на объем (что совпадает с размерностью давления), и его величину выражают обычно в атмосферах или *барах* (1 бар=0,987 атм). В действительности мы не можем измерить энергию молекул воды, например, в лабораторном стакане, поэтому условно за нуль принят ψ чистой воды при нормальных условиях (стандартных температуре и давлении). *Измерить* возможно только разность энергий молекул воды, находящихся в разных условиях. Чем ниже энергия молекул воды, тем ниже и водный потенциал; поскольку ψ чистой воды принят равным нулю, с увеличением концентрации растворенных веществ ψ становится все более отрицательным. При осмосе молекулы растворенного вещества снижают энергию молекул воды, так что раствор имеет более отрицательный потенциал, чем чистая вода.

Молекулы воды перемещаются всегда в направлении от более высокого водного потенциала к более низкому, подобно тому как вода течет вниз, переходя на все более низкий энергетический уровень. На водный потенциал раствора влияют помимо растворенных веществ и другие факторы, например давление; поэтому ту компоненту водного потенциала, которая определяется присутствием растворенного вещества, обозначают особым термином — *осмотический потенциал* (ψ_π). Осмотиче-

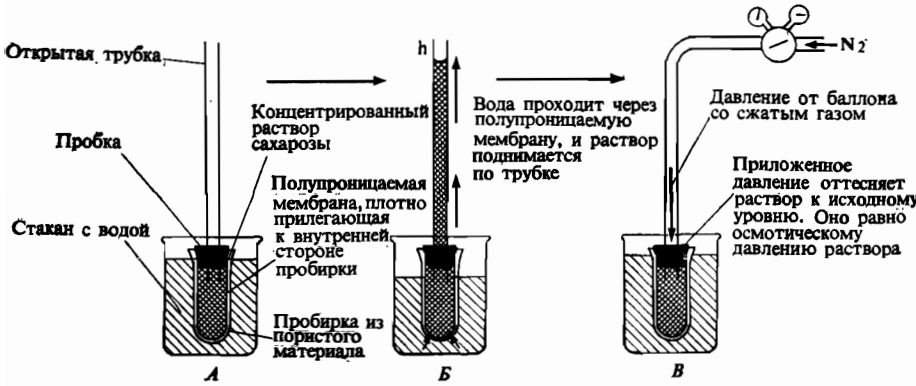


Рис. 6.2. Давление, создаваемое осмотическим движением воды, можно продемонстрировать, наблюдая за тем, до какой высоты (h) поднимется столб раствора, если отделить раствор от чистой воды полупроницаемой мембраной, пропускающей только молекулы растворителя *(А, Б)*. *Осмотическое давление* измеряют, определяя то внешнее давление, которое следует приложить, чтобы предотвратить подъем раствора в трубке *(В)*. *Осмотический потенциал* раствора численно равен, но противоположен по знаку максимальному осмотическому давлению, которое данный раствор способен развить. Осмотический потенциал есть у раствора всегда, даже если этот раствор в действительности и не развивает осмотического давления.

ский потенциал раствора связан прямой зависимостью с концентрацией растворенного вещества. С увеличением этой концентрации осмотический потенциал становится все более отрицательным. Если 1 моль (т. е. число граммов вещества, равное его молекулярной массе) какого-нибудь недиссоциирующего вещества, например сахарозы, растворить в 1 л воды, т. е. приготовить *моляльный* раствор, то осмотический потенциал такого раствора при нормальных условиях будет равен —22,7 бар. В менее концентрированных растворах осмотические потенциалы соответственно менее отрицательны.

В том случае, когда раствор отделен от чистой воды полупроницаемой мембраной, вода поступает в раствор и вследствие этого возникает давление (осмотическое давление), равное по величине, но противоположное по знаку исходному осмотическому потенциалу. Раствор обладает потенциалом, за счет которого возникает такое давление, и его можно обнаружить, если, например, этот раствор поместить в прибор, называемый *осмометром* (рис. 6.2). Численно осмотический потенциал равен тому давлению, которое необходимо приложить к раствору в осмометре для того, чтобы предотвратить поступление в него воды.

Клетка, содержащая в ограниченном клеточной стенкой пространстве окруженный мембраной раствор (т. е. вакуоль), пред-

ставляет собой, в сущности говоря, осмометр. Если такую клетку погрузить в чистую воду, то в нее начнет поступать вода. В отсутствие *противодавления клеточной стенки* поступление воды в клетку определяется водным потенциалом клетки ($\psi_{кл}$), в начальный момент времени равным осмотическому потенциалу (ψ_{π}) раствора, заполняющего вакуоль. Однако с проникновением воды в вакуоль ее объем увеличивается, вода разбавляет клеточный сок и клеточная стенка начинает испытывать давление. До каких пор будет вода поступать в вакуоль? Если бы это поступление зависело только от осмотического потенциала, то теоретически оно могло бы продолжаться до бесконечности. Однако в действительности с увеличением объема вакуоли цитоплазма прижимается к клеточной стенке и возникает тургорное давление, а вместе с ним и равное ему по величине противодавление клеточной стенки на клеточное содержимое. Под *потенциалом давления* ($\psi_{д}$) понимают обычно именно противодавление клеточной стенки, но этот термин может обозначать и тургорное давление (равное первому по величине, но противоположное ему по знаку). Когда $\psi_{д}$ достигнет достаточно большой величины, дальнейший приток воды в вакуоль прекращается. Устанавливается динамическое равновесие, при котором суммарный поток воды равен нулю, т. е. количество воды в вакуоли не изменяется, хотя молекулы воды и продолжают быстро перемещаться через мембрану в обоих направлениях. При этом положительный потенциал давления полностью уравновешивает отрицательный осмотический потенциал и клетка перестает поглощать воду; в таком состоянии ее водный потенциал равен нулю.

В любой данный момент времени водный потенциал клетки определяется разностью между потенциалом давления и осмотическим потенциалом. Если дать клетке возможность в дистиллированной воде достичь максимального тургора, то она будет поглощать воду до тех пор, пока $\psi_{д}$ не сравняется с ψ_{π}, т. е. $\psi_{кл}$ не станет равным нулю. После этого она более уже не сможет поглотить воду ни из какого раствора. Не сможет она и отнять ее от другой клетки. Если рядом окажутся две клетки с разными $\psi_{кл}$, то вода через клеточную стенку будет переходить из клетки с более высоким (менее отрицательным) $\psi_{кл}$ в клетку с более низким (более отрицательным) $\psi_{кл}$.

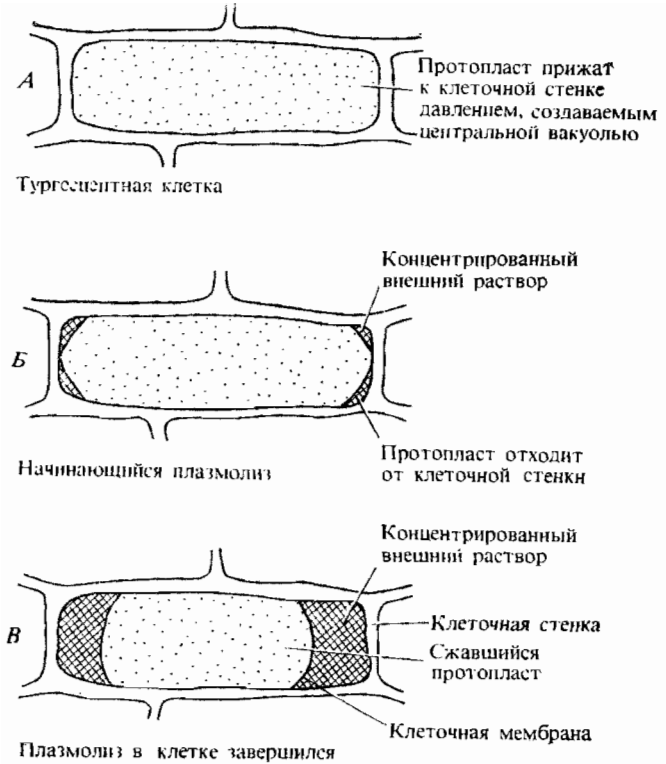
Рассмотрим теперь поступление воды в вакуоль и из вакуоли растительной клетки in situ (т. е. в растении). Вакуоль и окружающий ее протопласт заключены внутри клеточной стенки, через которую вода диффундирует свободно. (Клеточная стенка в этом смысле напоминает фильтровальную бумагу, которая тоже состоит из целлюлозы.) Клеточная стенка насыщена водой до тех пор, пока влажность почвы достаточна, а транспирация не слишком интенсивна. В этих условиях ψ в об-

ласти клеточной стенки выше, чем в вакуоли, и суммарный поток воды направлен внутрь, в вакуоль. Иная картина наблюдается при недостатке влаги: в такие периоды в клеточных стенках может ощущаться водный дефицит и, следовательно, ψ в этой области окажется ниже, чем в вакуоли. В результате вода будет оттекать из вакуоли (суммарный поток воды направлен наружу). Клетки начинают терять тургор; вследствие снижения тургорного давления они становятся вялыми и мягкими. Если из-за очень большой потери воды тургорное давление упадет до нуля, то лист завянет совсем; дальнейшая потеря воды приведет к разрыву протопластов и к гибели клеток, хотя, как мы увидим ниже, растение может избежать резкой потери воды, быстро закрыв свои устьица в ответ на недостаток влаги. Впоследствии, если клетки остались интактными, они вновь смогут поглотить воду и восстановить свой тургор; это произойдет либо при получении растением достаточного количества воды, либо в ночное время, когда транспирация практически прекращается и испарение вполне компенсируется поглощением воды из почвы.

ψ — водный потенциал; равен нулю для чистой воды; равен нулю или отрицателен для клеток ($\psi_{кл}$).
ψ_π — осмотический потенциал; всегда отрицателен.
$\psi_д$ — потенциал давления; обычно положителен в живых клетках (т. е. в клетках, содержимое которых находится под давлением), но отрицателен в клетках ксилемы (в которых создается натяжение воды).

$\psi_{кл}$ есть суммарный результат действия ψ_π и $\psi_д$:
$\psi_{кл} = \psi_\pi + \psi_д$.
При полном тургоре $\psi_\pi = -\psi_д$ и $\psi_{кл} = 0$.
При начальном плазмолизе $\psi_д = 0$ и $\psi_{кл} = \psi$.

В искусственных условиях удается наблюдать и более сильное сокращение протопластов. Если мы поместим кусочек ткани в раствор более концентрированный, чем вакуолярный сок, то отток воды из клеток будет продолжаться до тех пор, пока протопласты не отделятся от клеточных стенок и не сожмутся в комок в середине клетки. Наружный раствор легко проходит через клеточную стенку, которая практически не препятствует движению воды, и заполняет пространство между клеточной стенкой и сократившимся протопластом. Клетку в таком состоянии называют *плазмолизированной* (рис. 6.3). Если плазмолиз не слишком сильный и не слишком длительный, то клетка, после того как ее перенесут в воду, восстанавливает свой обычный тургор. В растительных клетках, испытывающих недостаток воды в воздушной среде, плазмолиза как такового не происходит, поскольку отсутствует свободный раствор, который мог бы заполнить пространство между протопластом и клеточной стен-



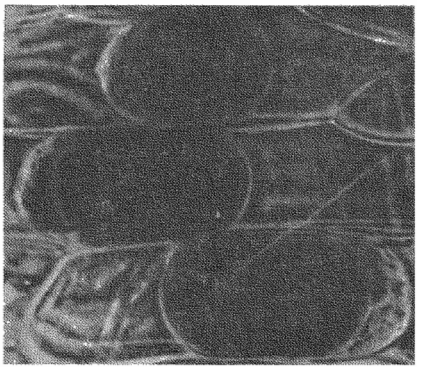


Рис. 6.3. Микрофотография, на которой виден плазмолиз в клетках чешуи луковицы. (Esau K. 1960. Plant Anatomy, 1-е изд., New York, John Willey and Sons.)

Отметьте, что округлившийся протопласт отделился от клеточных стенок и переместился в середину клетки. Схема слева поясняет механизм плазмолиза.

кой; в природе чрезмерный водный дефицит, по всей вероятности, приводит к разрыву и гибели клеток.

Зная ψ для данной клетки, можно предсказать, как она будет вести себя по отношению к тому или иному раствору, т. е.

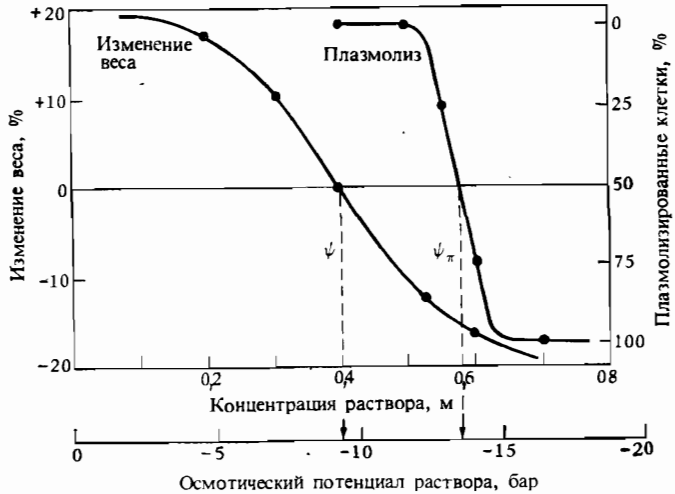
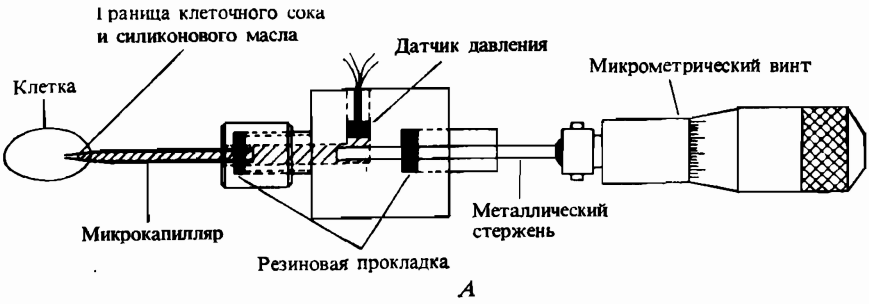


Рис. 6.4. Водный потеициал и осмотическнй потенциал кусочка растительной ткани (например, корня свеклы) можно измерить в лаборатории. Для того чтобы определить водный потенциал, срезы ткани помещают примерно на один час в ряд растворов сахарозы с постепенно возрастающей концентрацией. Срезы взвешивают до и после погружения в раствор. Затем строят график зависимости изменения веса от коицентрацин сахарозы. Водный потенциал (ψ) ткани определяется концентрацией того раствора, в котором вес среза не увеличивается и не уменьшается (т. е. раствора, с которым ткань находится в состоянии водного равиовесия).

Осмотический потенциал клеток растительной ткани определяют, помещая тонкие срезы ткаии в ряд растворов сахарозы с постепенно возрастающей коицентрацией и наблюдая при помощи микроскопа за ходом плазмолиза в этих срезах. В разбавленных растворах сахарозы плазмолиза не происходит, а в концеитрированных практически все клетки оказываются плазмолизироваииыми. Строят график зависимости между концентрацией сахарозы и процентом плазмолизированных клеток: условлено считать плазмолиз *начинающимся* в том растворе, где он отмечеи у 50% клеток. Поскольку *потенциал давления* ($\psi_д$) средней клетки при начинающемся плазмолизе равен нулю, *осмотический потенциал* (ψ_π) клеток в ткаии равен ψ_π того раствора, в котором плазмолизом охвачена половнна клеток. Приблизительное зиачение потеициала давления ткани в исходном ее состоянии определится вычитанием: $\psi_д = \psi - \psi_\pi$. Для точного определения как осмотического потенциала, так и потеициала давления следует учитывать изменение в концентрации раствора в результате оттягивания воды из плазмолизируемых клеток.

В представлением здесь примере вес ткани остался неизмеиным в 0,4 м растворе сахарозы, а начинающийся плазмолиз наблюдался в 0,58 м растворе. Осмотический потенциал этих растворов сахарозы указаи в нижней части графика. (Эти зиачения получены измереиием в осмометре — таком, какой изображен на рис. 6.2.) Поскольку для 0,4 м раствора сахарозы $\psi_\pi = -9$ бар, а для 0,58 м раствора $\psi_\pi = -13{,}5$ бар, $\psi_д$ ткани равеи 4,5 бар.



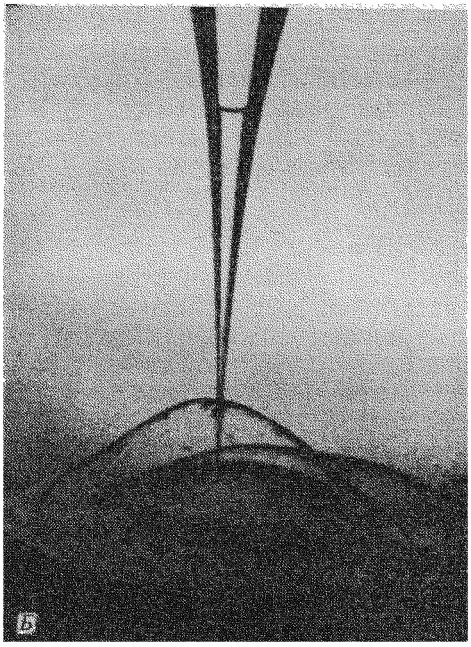


Рис. 6.5. *А.* Измерение давления внутри крупной растительной клетки. Стеклянная пипетка с очень узким кончиком заполнена силиконовым маслом до риски вблизи кончика; это — исходный уровень масла. Когда пипетку вводят в тургесцентную растительную клетку, проткнув для этого клеточную стенку и мембраны, масло несколько отступает от кончика пипетки под действием положительного давления, создаваемого клеточным содержимым. При помощи микрометрического винта границу масла доводят до исходного уровня. Датчик давления покажет в этот момент величину, равную давлению внутри клетки. *Б.* Микрофотография, на которой виден кончик пипетки для измерения внутреннего давления, введенный в клетку эпидермиса галофита (солеустойчивого растения). (С любезного разрешения Huskan D., Steudle E., Zimmerman U., Institute of Physical Chemistry, Nuclear Research Center, Julich, Germany.)

будет ли она поглощать воду из него или, напротив, отдавать ему воду. Для экспериментального определения $\psi_{кл}$ отдельные клетки или кусочки ткани погружают в ряд растворов какого-нибудь вещества, например сахарозы, с постепенно возрастающей концентрацией. Водный потенциал раствора, в котором вес (или объем) клеток не увеличится и не уменьшится, и даст нам величину $\psi_{кл}$ (рис. 6.4). Этим же методом, т. е. погружением клеток в ряд растворов с постепенно возрастающей концентрацией, можно определить и ψ_{π}, поскольку осмотический потен-

циал того наружного раствора, в котором начинается плазмолиз (тургор равен нулю, т. е. $\psi_д = 0$), равен внутреннему осмотическому потенциалу. Начальный плазмолиз — это то состояние, при котором протопласт просто примыкает к клеточной стенке и кое-где начинает слегка от нее отставать. Поэтому ψ_π определяют, просматривая под микроскопом срезы тканей, помещенные в упомянутый ряд растворов, и отмечая раствор, осмотический потенциал которого оказался как раз достаточным, чтобы вызвать плазмолиз половины клеток. Этот метод определения осмотической концентрации клеточного сока, старый и несколько примитивный, все же, по-видимому, можно считать наилучшим. В большинстве других методов требуется выжимать клеточный сок, а эта процедура, вероятно, изменяет содержимое вакуоли. Потенциал давления $\psi_д$ можно измерить в крупных клетках нитчатой водоросли *Nitella*, вводя в них специальный микроманометр, предназначенный для таких измерений (рис. 6.5). Для высших растений измерить $\psi_д$ труднее, и потому его обычно определяют как разность между $\psi_{кл}$ и ψ_π (рис. 6.4). В целых побегах клеточный водный потенциал можно измерить при помощи описанного ниже прибора.

ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ ИЗ ПОЧВЫ

Почти вся поглощаемая растением вода поступает в него через корни; надземные части растения если и поглощают какое-то количество воды, то лишь весьма незначительное. У большинства растений корневая система образует сильно разветвленную сеть, глубоко пронизывающую почву (рис. 6.6). Вода и минеральные вещества поглощаются клетками эпидермиса вблизи кончика корня. Многочисленные корневые волоски, представляющие собой выросты эпидермальных клеток, проникают в трещины между почвенными частицами и во много раз увеличивают поглощающую поверхность корня (рис. 6.7). Вода поглощается исключительно за счет осмотических сил, перемещаясь из участков с высоким ψ (в почве) в участки с более низким ψ (в корнях).

Почву можно рассматривать как некий резервуар, который то заполняется водой, то вновь опоражнивается. После дождя свободная вода просачивается сквозь почву и почва находится в состоянии *полевой влагоемкости*. При полевой влагоемкости ψ почвы близок к нулю; вода при этом легко извлекается из почвы корнями растений, а также чисто механически — центрифугированием или отжиманием. По мере подсыхания почвы ее ψ понижается. Когда ψ почвы ниже, чем ψ корневых клеток, растения завядают, потому что в этих условиях они уже более

не могут поглощать воду из почвы. Степень увлажненности почвы, соответствующую такому состоянию, называют *влажностью завядания*. В разных почвах влажность завядания сильно варьирует: в крупнозернистых песчаных почвах она бывает низкой, а в тонкодисперсных глинистых — относительно высокой (табл. 6.1). Различие это связано с тем, что в тонкодисперсных глинистых почвах весьма велика площадь поверхности частиц, вода же на этой поверхности удерживается за счет сорбционных сил очень прочно, и корни растений не могут отнять ее от почвенных частиц. Сильная засоленность также снижает ψ почвы и повышает вероятность завядания растений. Каков бы ни был тип почвы, ни один вид растений не в состоянии извлечь из нее воду, если ψ почвенного раствора ниже —15 бар. Поэтому хотя в глинистых почвах удерживается больше воды, чем в песчаных, в них также больше воды находится и в прочно связанном, т. е. в недоступном для растений, состоянии.

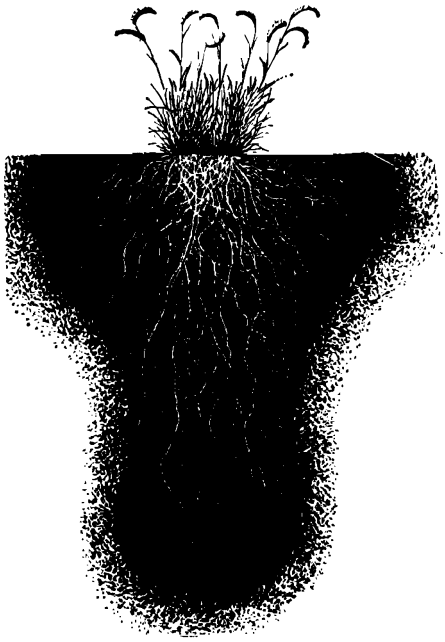


Рис. 6.6. Корневая система зрелого экземпляра *Bouteloua*. (С изменениями по Weaver J. E., Clements F. E. 1938. Plant Ecology, 2-е изд., New York, McGraw-Hill Book Co.)

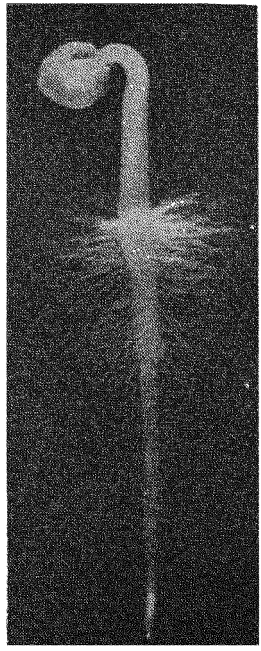


Рис. 6.7. Корешок проростка горчицы. Многочисленные тонкие выросты — корневые волоски.

Таблица 6.1

Процент воды в почвах разного типа при полевой влагоемкости и при влажности завядания

Почва	Полевая влагоемкость	Влажность завядания	Процент доступной воды
Мелкозернистый песок	3,3	1,3	2,0
Супесь (легкая)	18,5	10,0	8,5
Супесь (тяжелая)	21,3	10,4	10,9
Суглинок	28,0	14,5	13,5

ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Вода движется в растении по градиенту водного потенциала. Вода, поглощенная корневыми волосками и другими клетками эпидермиса, из клеток внешней части корня перемещается к ксилеме, занимающей центральную часть корня (рис. 6.8). Главным путем диффузии воды во внешней части корня служит апопласт — непрерывная совокупность клеточных стенок. Однако в эндодерме (цилиндрическом слое клеток, окружающем проводящую ткань) свободная диффузия по клеточным стенкам наталкивается на преграду — водонепроницаемый пробковый слой пояска Каспари. Вода должна изменить здесь свой путь и пройти сквозь мембрану и протопласт клеток эндодермы, играющей, таким образом, роль осмотического барьера между корой корня и его центральным цилиндром. У однодольных пробковеют также и внутренние тангенциальные стенки клеток, но эти стенки пронизаны порами, по которым, как по каналам, может проходить вода.

По ксилеме вода поднимается в надземные части растения. Ксилема состоит из нескольких типов клеток. Вода движется в ней главным образом по сосудам и трахеидам (рис. 2.6 и 6.9). И те и другие клетки прекрасно приспособлены для этой цели: они вытянуты в длину, лишены живого содержимого и внутри полые, т. е. это как бы трубки для воды. Одревесневшие вторичные клеточные стенки достаточно прочны на разрыв, чтобы выдерживать огромную разность давлений, возникающую при подъеме воды к вершинам высоких деревьев. Торцевые, а иногда и боковые стенки члеников сосудов перфорированы; сосуды, состоящие из соединенных конец в конец члеников, образуют длинные трубки, по которым легко проходит вода с растворенными в ней минеральными веществами. В трахеидах нет перфораций, и вода, для того чтобы попасть из одной трахеиды в другую, должна пройти через их торцевые стенки; однако трахеиды — очень длинные клетки, а потому и эта конструкция достаточно хорошо приспособлена для проведения воды.

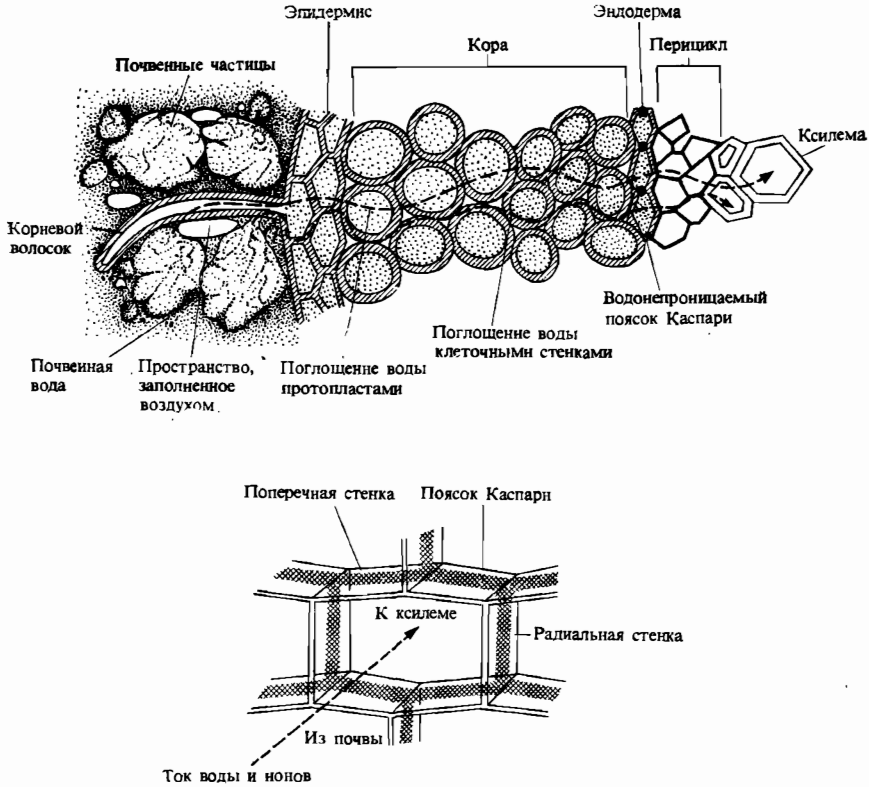


Рис. 6.8. Поступление воды из почвы в корень. Вода может перемещаться как по апопласту, так и по симпласту до тех пор, пока она не достигнет эндодермы. Дальнейшее передвижение по апопласту оказывается невозможным; здесь этот путь перекрыт барьером — пояском Каспари. В нижней части рисунка показан при большом увеличении поясок Каспари — водонепроницаемый барьер, заставляющий воду покинуть апопласт и устремиться через мембраны клеток эндодермы в симпласт.

У цветковых растений есть и сосуды, и трахеиды; у более примитивных форм сосудов, как правило, нет.

Листовые жилки, состоящие из тяжей ксилемы и флоэмы, образуют в листе настолько густую сеть, что любая его клетка оказывается достаточно близко от источника воды (рис. 3.9). Из ксилемы вода диффундирует в стенки клеток мезофилла. Таким образом, вода в жидкой фазе заполняет весь путь от почвы — через корень и стебель — до клеток мезофилла в листе. Суммарный поток воды направлен всегда в сторону меньшего водного потенциала, т. е. ψ максимален в почве, несколько ниже в клетках корня и самый низкий в клетках, примыкающих к эпидермису листа. Малая величина ψ в этих последних клетках объяс-

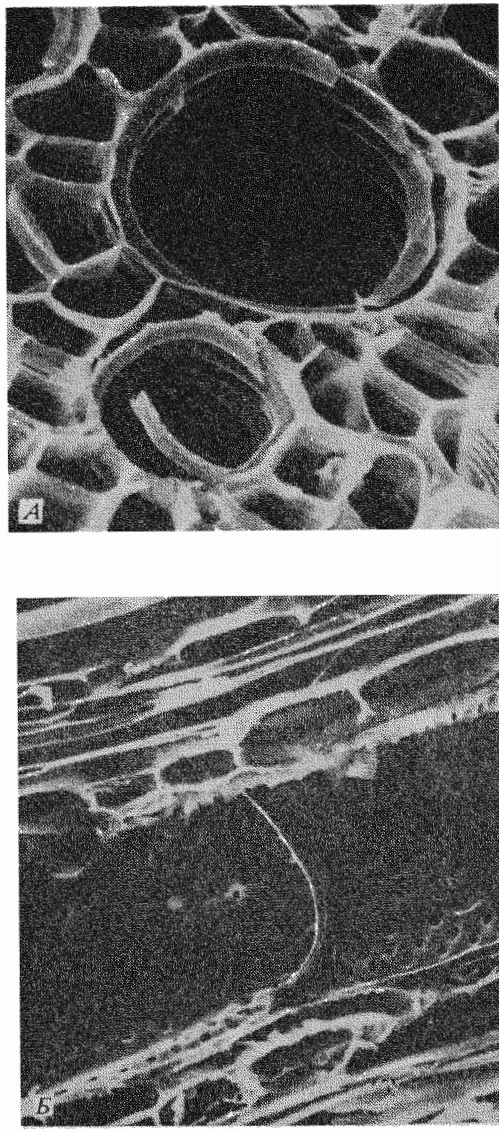


Рис. 6.9. *А.* Поперечный срез листового черешка клещевины (*Ricinus communis*). Видны проводящие элементы ксилемы со спиральными утолщениями. Благодаря такому строению трубка может растягиваться по мере того, как черешок растет. (Диаметр более крупной трубки равен приблизительно 15 мкм.) *Б.* Продольный срез стебля *Ricinus*, на котором виден сосуд ксилемы и перфорированные торцевые стенки двух члеников сосуда в месте их соединения. Видны эллиптические и округлые окаймленные поры с замыкающей плеикой, но без торуса — такие поры типичны для двудольных. (Диаметр сосуда равен приблизительно 21 мкм.) (С любезного разрешения Milburn J. A., Glasgow University; фотографии сделаны при помощи сканирующего электронного микроскопа.)

Таблица 6.2

Примерные значения водного потенциала (ψ) и разности водных потенциалов ($\Delta\psi$) для гипотетической системы почва — растение — воздух. [Предполагаемые условия — сравнительно небольшое дерево, хорошо увлажненная почва, относительная влажность воздуха около 50% при 22 °C ($\psi = -1000$ бар)[1]]

	ψ, бар	$\Delta\psi$, бар
Почвенная вода	—0,5	
Корень	—2	—1,5
Стебель	—5	—3
Лист	—15	—10
Воздух	—1000	—985

[1]) R. G. S. Bidwell. 1974. Plant Physiology, New York, Macmillan.

няется главным образом испарением воды с поверхности листа, т. е. транспирацией (которой посвящен следующий раздел). Табл. 6.2 дает представление о градиентах, обусловливающих движение воды в растении от ее поступления из почвы до испарения в атмосферу.

Вода переходит из растения в окружающий воздух главным образом в парообразном состоянии. В мезофилле листа имеются обширные межклеточные пространства, и каждая клетка мезофилла хотя бы одной своей стороной граничит с таким межклетником. Вследствие испарения воды с влажных клеточных

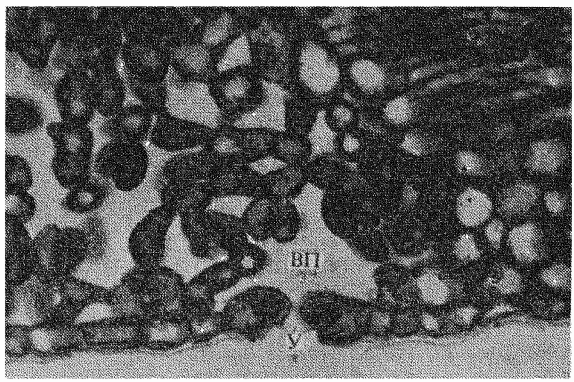


Рис. 6.10. Поперечный срез листа, на котором видно открытое устьице (У) с подустьичной воздушной полостью (ВП). Обратите внимание на то, что крупные, заполненные воздухом межклетники пронизывают всю толщу листа.

стенок воздух в межклетниках насыщен водяными парами, и часть этих паров теряется — выходит наружу. Поскольку у большинства растений клетки эпидермиса покрыты воскообразной водонепроницаемой кутикулой, водяные пары выходят из листа в атмосферу главным образом через устьица (рис. 6.10).

ТРАНСПИРАЦИЯ

Число устьиц и их размещение у разных видов растений сильно варьируют. У *ксерофитов*, т. е. у форм, приспособленных к обитанию в засушливых областях, на единицу поверхности обычно приходится меньше устьиц, чем у мезофитов; кроме того, устьица иногда располагаются у них в углублениях сильно кутинизированной поверхности листьев или стебля, что также уменьшает потерю воды, поскольку ограничивает турбулентность в примыкающем к устьицу слое воздуха (рис. 4.2 и 6.11). У большей части растений устьица имеются на обеих сторонах листа — верхней и нижней; есть, однако, и такие виды, у которых устьица располагаются только на нижней стороне листьев. Число устьиц на 1 см^2 поверхности листа превышает 60 000 у огурца, а у некоторых злаков не достигает и 8000. Даже на одном и том же растении листья могут очень сильно различаться как по числу, так и по расположению устьиц; в «теневых» листьях, например, число устьиц на единицу поверхности обычно меньше, чем в «световых». По оценкам, сделанным для самых разных растений, устьица в полностью открытом виде занимают 1—3% всей площади листа, диффузия же водяных паров из листа идет при открытых устьицах фактически с той же скоростью, как со свободной поверхности (рис. 6.12). Именно этим обстоятельством и объясняется тот факт, что в условиях хорошего увлажнения, на ярком свету и при высокой температуре растения теряют огромное количество воды.

Интенсивность *транспирации*, т. е. испарение воды надземными частями растений (рис. 6.13), зависит от ширины устьичных щелей, от разности водных потенциалов воздуха внутри и снаружи листа и от турбулентности воздуха. Чем менее влажен атмосферный воздух, тем ниже (более отрицателен) его водный потенциал. (Давление водяных паров и относительная влажность, которые также служат мерой содержания влаги в атмосферном воздухе, тоже при этом ниже.) Когда воздух насыщен влагой, его водный потенциал равен нулю. При снижении относительной влажности воздуха всего на 1—2% водный потенциал падает очень резко. Когда относительная влажность уменьшается примерно до 50%, водный потенциал атмосферного воздуха выражается уже отрицательной величиной порядка нескольких сотен бар. В клетках листа водный потенциал редко бывает ниже —20 бар, и потому вода из межклетников (в которых воздух насыщен ею наполовину, а водный потенциал

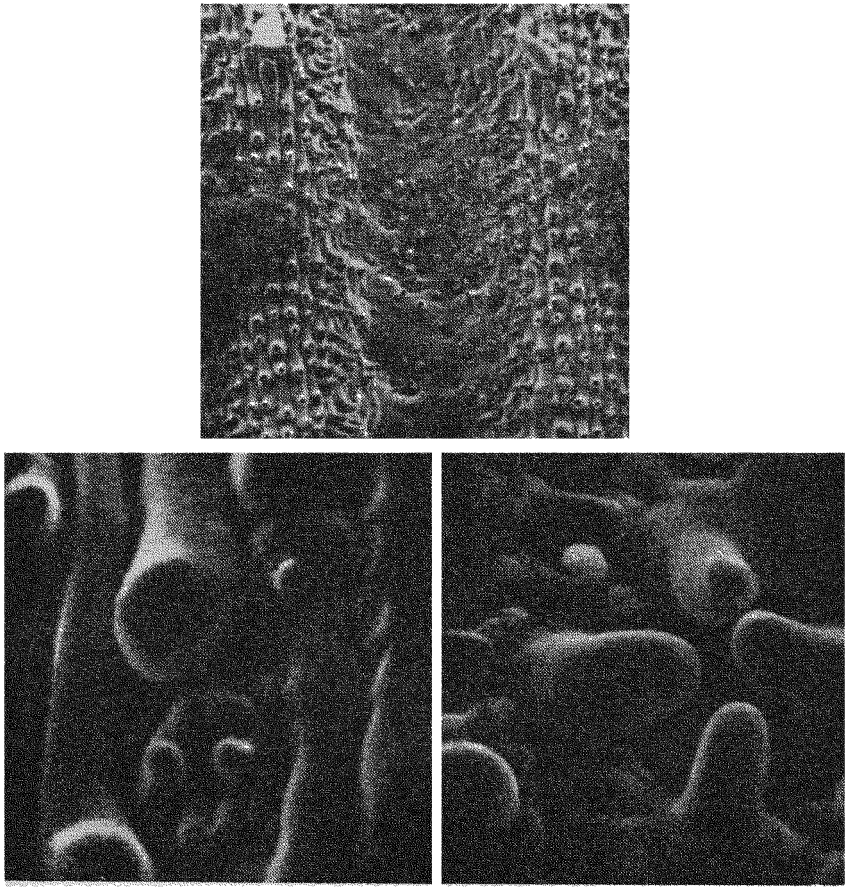


Рис. 6.11. Полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа фотографии устьиц, расположенных на адаксиальной (вверху и внизу слева) и абаксиальной (внизу справа) поверхностях *Distichlis spicata* — злака, произрастающего на засоленных болотах и приспособленного к существованию в условиях дефицита воды. Устьица, показанные на фотографиях слева (*вверху* — ×85, *внизу* — ×860), лежат в бороздках между гребнями. В периоды недостатка воды вздутые клетки в бороздках спадаются и листья свертываются, что защищает их от иссушения. Устьица, показанные на фотографии справа, предохраняются от иссушения четырьмя эпидермальными клетками, частично их закрывающими. (По Hansen et al., 1976. Amer. J. Botany, **63**, 635—650.)

уравновешен с водным потенциалом окружающих клеток) быстро диффундирует в более сухой атмосферный воздух. Молекулы воды покидают растение, подчиняясь тому же закону, который управляет их движением внутри растения, т. е. перемещаясь в направлении снижения водного потенциала (табл. 6.2).

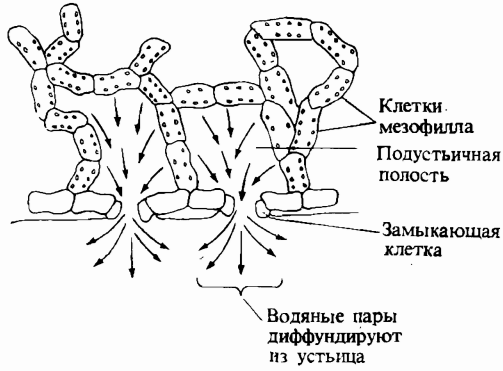


Рис. 6.12. Стрелки указывают путь молекул воды, диффундирующих из межклетников листа через открытые устьица. (С изменениями по Levitt J. 1974. An Introduction to Plant Physiology, 2-е изд., St. Louis, Missouri, Mosby.)

В солнечный день температура внутри листа может быть на 10 °С выше, чем в окружающем воздухе. Из-за этой разности температур усиливается транспирация, так как воздух внутри листа насыщен влагой, а давление насыщенного пара с повышением температуры возрастает. Турбулентность воздуха также способствует транспирации, поскольку быстрое удаление паров воды из примыкающего к листу слоя воздуха повышает градиент диффузии (а следовательно, и скорость диффузии) из листа в атмосферу. Поэтому в сухие ветреные солнечные дни, в особенности в засушливые периоды, вода часто испаряется из растения быстрее, чем корни успевают ее подавать. Когда потеря воды листьями в течение длительного времени превышает ее поступление через корни, растение завядает. В жаркий летний день транспирация нередко перевешивает поглощение воды, даже если в почве воды достаточно; в таких условиях листья всех видов растений и стебли травянистых растений в послеполуденные часы часто слегка привядают. Ближе к вечеру транспирация ослабевает и растения начинают оправляться от завядания. На протяжении ночи водный дефицит в клетках листа уменьшается по мере того, как корни растения насасывают воду из почвы; это продолжается до тех пор, пока клетки листа полностью не восстановят свой тургор — обычно к утру все признаки завядания исчезают. Подобное каждодневное временное завядание, так называемое *дневное завядание*, — явление вполне обычное; оно не вредит растению, если не считать некоторого ослабления фотосинтеза вследствие закрывания устьиц. Иное дело, когда растение долгое время не получает влаги из почвы; в этих условиях временное завядание переходит в длительное, и если это продолжается долго, то растение погибает.

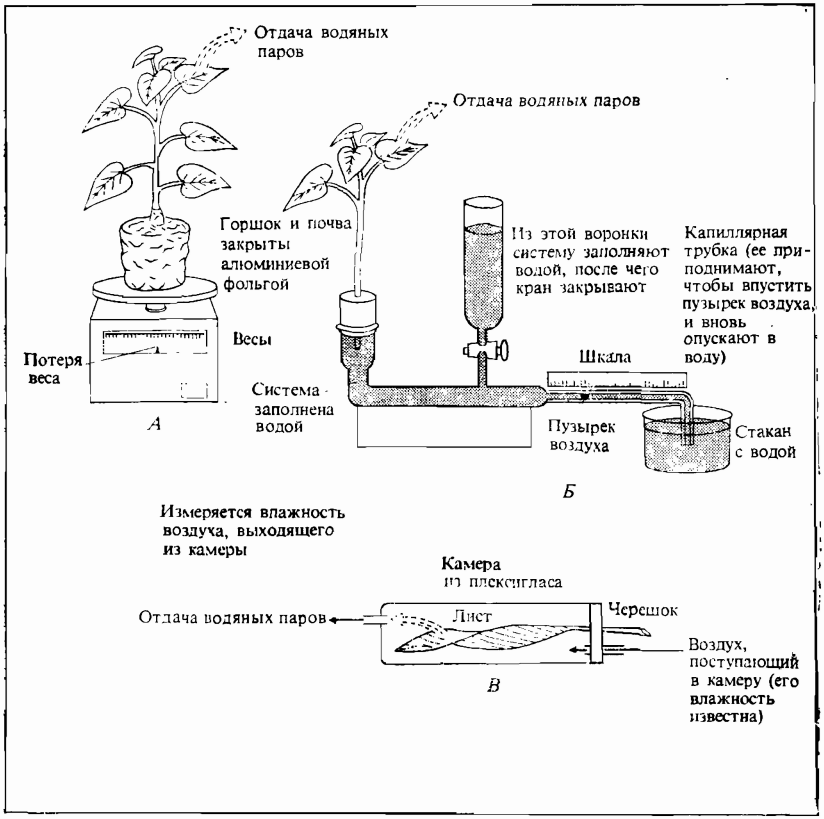


Рис. 6.13. Измерение интенсивности транспирации.

А. Целое растение в горшке. Если почва и горшок покрыты алюминиевой фольгой, так что потеря воды происходит только через стебель и листья, то интенсивность транспирации можно определить по скорости снижения веса. Изменения веса, связанные с другими процессами, а именно с фотосинтезом и дыханием, слишком малы для того, чтобы быть причиной заметной ошибки. *Б.* Отделенный побег (стебель с листьями). Объем воды, выделенной побегом в единицу времени (интенсивность транспирации), определяют, умножая длину пути, пройденного за это время пузырьком воздуха в капиллярной трубке, на поперечное сечение этой трубки. *В.* Отделенный лист. Интенсивность транспирации этого листа, заключенного в камеру из плексигласа, определяют, измеряя разность между влажностью воздуха, поступающего в камеру и выходящего из камеры. Зная скорость воздушного потока, можно рассчитать количество потерянной листом воды.

Регулирование движений замыкающих клеток устьиц

Давно известно, что ширина устьичных щелей (*отверстость устьиц*) определяется тургором замыкающих клеток устьиц, о чем уже говорилось в гл. 2. Однако лишь недавно, в послед-

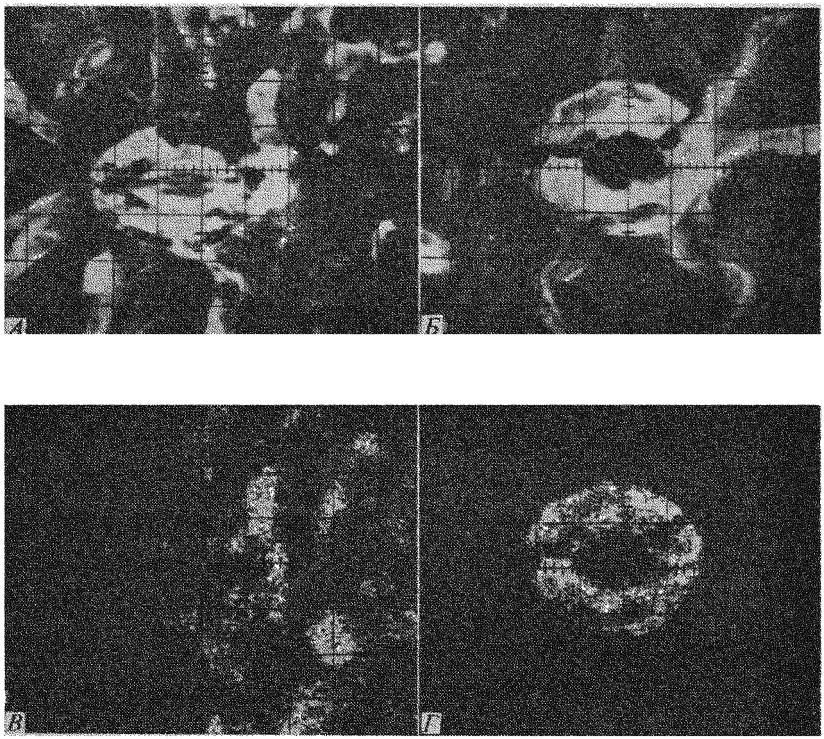


Рис. 6.14. Распределение калия в клетках устьичного комплекса *Vicia faba* при закрытых (*А*) и открытых (*Б*) устьицах. (Humble, Raschke. 1971. Plant Physiol., 48, 447—459.)

Содержание K в содранных кусочках эпидермиса листа определяли методом электронного микрозонда. Для этого кусочки эпидермиса быстро замораживали в жидком азоте и высушивали в замороженном состоянии. Этим методом пользовались вместо химической фиксации, потому что в большинстве химических фиксаторов калий растворим. Прибор создает электронный пучок высокой энергии, который, будучи сфокусирован на ткань, возбуждает в ней рентгеновское излучение. Белые пятна на нижних микрофотографиях (*В* и *Г*) соответствуют рентгеновскому излучению атомов K; белые участки на верхних микрофотографиях, обусловленные обратным рассеянием электронов, выявляют морфологию ткани. Обратите внимание, что ионы K^+, сосредоточенные в прилегающих (околоустьичных) клетках, когда устьица закрыты, при открывании устьица переходят в замыкающие клетки.

нее десятилетие, выяснилось, что тургор этих клеток зависит по преимуществу от содержания солей калия. В ночное время концентрация растворенных веществ в вакуолях замыкающих клеток сравнительно низка; в соответствии с этим ψ_π велик, клетки вялы и устьичная щель закрыта. На рассвете из соседних клеток в вакуоли замыкающих клеток начинают поступать ионы

калия. Процесс этот часто сопровождается распадом крахмала и накоплением яблочной кислоты. В результате ψ_π резко снижается, начинается поглощение воды, замыкающие клетки, имеющие очень эластичные, неравномерно утолщенные стенки, набухают и искривляются при этом таким образом, что устьичная щель открывается. Выход ионов K^+ из замыкающих клеток в конце дня или при недостатке воды ведет к сокращению объема замыкающих клеток, в результате чего устьица закрываются (рис. 6.14). Околоустьичные клетки эпидермиса служат резервуаром, в котором ионы K^+ сохраняются, пока устьица закрыты. Любое изменение размеров этих околоустьичных клеток всегда противоположно по знаку одновременному изменению в замыкающих клетках и способствует либо открыванию, либо закрыванию устьиц.

Когда через клеточную мембрану проходят какие-нибудь положительно заряженные ионы, например ионы K^+, электронейтральность клетки сохраняется благодаря одновременному перемещению других заряженных частиц: либо отрицательно заряженные анионы перемещаются в том же направлении, что и K^+, либо ионы H^+ должны двигаться в противоположном направлении (см. гл. 7). Сейчас известно, что у некоторых растений важную роль в регуляции тургора замыкающих клеток играет передвижение ионов хлора (Cl^-), у других же растений действует, по-видимому, какой-то иной механизм. У кукурузы (*Zea mays*) около 40% ионов K^+ входит в замыкающие клетки или выходит из них в сопровождении ионов Cl^-. Есть растения, у которых участие ионов Cl^- сравнительно невелико и функцию их могут выполнять какие-нибудь другие ионы. Подобная замена наблюдается иногда и у тех растений, у которых в норме эту роль играют именно ионы Cl^-. Интенсивное перемещение ионов H^+ через мембраны замыкающих клеток в направлении, противоположном движению ионов K^+, характерно, по-видимому, для всех растений. Действительно, открывание устьиц сопровождается заметным повышением внутриклеточного pH, чего, разумеется, и следует ожидать, когда ионы H^+ покидают клетку. Источником ионов H^+ вполне могут быть присутствующие в вакуолярном соке органические кислоты, поскольку при открывании устьиц их содержание в вакуолярном соке увеличивается.

Внешние факторы, регулирующие движения устьиц

Когда растение испытывает недостаток воды, замыкающие клетки устьиц становятся вялыми и устьичные щели закрываются, что предотвращает дальнейшую потерю воды. До недавнего времени именно в этом видели главный механизм, позволяющий растению избежать чрезмерно сильного завядания. Выяснилось, однако, что у растений имеется другой, более быстрый и более

эффективный способ подавлять транспирацию. На ранних стадиях водного дефицита у многих растений резко повышается содержание одного из гормонов, а именно *абсцизовой кислоты* (АБК) (см. гл. 10). Каким-то путем это приводит к оттоку K^+ из замыкающих клеток и как следствие к потере воды и закрыванию устьиц. Изящные опыты, демонстрирующие этот эффект, были проведены с так называемым *завядающим* (wilty) мутантом томата, полученным случайно в экспериментах с рентгеновским облучением семян одного из обычных сортов. Мутант этот отличается тем, что он быстро завядает даже при самом небольшом недостатке воды, потому что устьица у него всегда открыты. Обнаружилось, что у этого мутанта резко понижено содержание АБК, оно в 10 раз ниже, чем у родительского сорта. Когда мутантные растения обработали АБК, их устьица стали закрываться и тургор восстанавливался быстрее. Очевидно, у этого сорта томата закрывание устьиц регулируется либо самой абсцизовой кислотой, либо каким-то продуктом ее метаболических превращений. Позже выяснилось, что обработка малыми дозами АБК может вызывать закрывание устьиц и у других растений. Было обнаружено также, что при недостатке воды повышается содержание эндогенной АБК, вслед за чем устьица закрываются. Таким образом, одной из важных физиологических функций гормона АБК является, по-видимому защита растений от иссушения. О прочих регуляторных функциях этого гормона говорится в гл. 10.

Учитывая значение открывания и закрывания устьиц в жизни растения, не следует удивляться тому, что движения устьиц регулируются не только водоснабжением растений, но также и некоторыми другими факторами внешней среды. У многих растений, например, открывание устьиц зависит в первую очередь от содержания CO_2 в воздухе, заполняющем подустьичную воздушную полость. Если концентрация CO_2 падает там ниже 0,03%, т. е. ниже уровня, нормального для атмосферного воздуха, то тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются. Обычно к такому результату приводит освещение замыкающих клеток, стимулирующее в них фотосинтетическую активность, вследствие которой снижается содержание CO_2 в прилежащих заполненных воздухом полостях. Открывание устьиц можно вызвать также искусственно, удаляя CO_2 из воздуха, а закрывание — повышением концентрации CO_2 в воздухе. Эта регуляция устьичных движений CO_2 позволяет понять, почему устьица обычно открыты днем и закрыты ночью.

Открывание устьиц под действием света можно частично объяснить тем, что вследствие фотосинтеза снижается концентрация CO_2 в листе. Однако свет оказывает и другое, более прямое действие. Протопласты замыкающих клеток лука, которые не содержат хлоропластов, при освещении синим светом

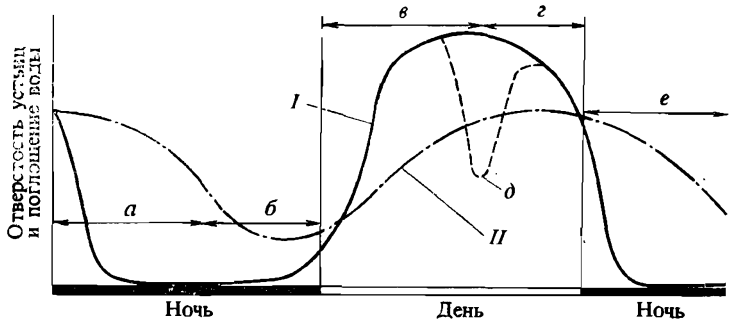


Рис. 6.15. Суточный ход устьичных движений (*I*) и поглощение воды (*II*). (С изменениями по Mansfield T. 1971. J. Biol. Educ., 5, 115—123.) *а.* Закрывание устьиц связано с отсутствием света, накоплением CO_2 в процессе дыхания и фазой эндогенного ритма. *б.* Перед рассветом устьица начинают открываться, потому что эндогенный ритм (фаза открывания) превалирует над прочими факторами. У мезофитов это «ночное открывание» выражено слабо; у Crassulaceae же оно проявляется гораздо сильнее из-за исчерпания CO_2 в результате темновой фиксации. *в.* Полное открывание представляет собой прямой результат действия света и исчерпания CO_2 в процессе фотосинтеза. *г.* Частичное закрывание в послеполуденные часы можно объяснить как эндогенным ритмом (переход в фазу закрывания), так и снижением освещенности. *д.* Устьица растений некоторых видов закрываются в полдень, если температура слишком высока и транспирация превышает поглощение воды. Такое закрывание регулируется, вероятно, абсцизовой кислотой, под влиянием которой устьица закрываются в периоды недостатка воды. *е.* Закрывание устьиц под влиянием эндогенного ритма усиливается вследствие отсутствия света и под влиянием накапливающейся в процессе дыхания CO_2.
Суточные колебания потери воды сходны с суточным ходом открывания устьиц. Поглощение воды несколько отстает от транспирации из-за сопротивления, которое встречает вода на своем пути в растении. Вследствие этого в дневное время развивается некоторый дефицит, устраняемый затем ночью благодаря продолжительному поглощению воды.

набухают, но этот эффект проявляется лишь в том случае, если в среде присутствуют соли калия. Пигмент, поглощающий синий свет, который стимулирует приток ионов K^+ и увеличение тургора, — это, по-видимому, флавопротеид, описанный в гл. 11.

Обычно интенсивность транспирации определенным образом изменяется на протяжении дня. Сначала на рассвете она довольно резко возрастает и, продолжая увеличиваться, достигает максимума к полудню. После этого, если температура слишком высока, наступает некоторый спад, за которым следует небольшой подъем, соответствующий снижению температуры. Колебания интенсивности транспирации отражают изменения в состоянии устьичных щелей. Закрывание устьиц в полуденное время частично объясняется высокой концентрацией CO_2 внутри листа, что характерно для этого времени суток. Уровень CO_2 в листе зависит от соотношения скоростей дыхания и фотосинтеза, а скорость дыхания с повышением температуры растет до-

вольно быстро, в то время как процесс фотосинтеза менее чувствителен к температуре. В дополнение к этому, закрыванию устьиц в полуденные часы способствует, вероятно, и то, что в это время в связи с недостатком воды в листе возрастает концентрация абсцизовой кислоты.

Итак, мы убедились в том, что устьичные движения регулируются основными факторами внешней среды: светом, температурой, содержанием влаги в почве, влажностью воздуха и концентрацией CO_2 в воздухе; все эти переменные воздействуют на такие внутренние факторы, как содержание воды и концентрация абсцизовой кислоты в листе. Кроме этого, имеют место также ритмические колебания отверстости устьиц, совершающиеся даже в отсутствие внешних воздействий. Эти ритмические колебания регулируются внутренним осциллятором — *биологическими часами* растения, о которых мы будем говорить в гл. 12. Рис. 6.15 иллюстрирует суточный ход устьичных движений, регулируемый внутренними ритмами и внешними факторами вместе.

ПОДЪЕМ ВОДЫ В СТВОЛАХ ВЫСОКИХ ДЕРЕВЬЕВ

Долгое время механизм подъема воды к верхушкам высоких деревьев оставался загадкой для фитофизиологов, однако теперь мы представляем его себе достаточно хорошо. Проблема эта казалась столь трудной, поскольку было известно, что под действием атмосферного давления столб воды может подняться не выше чем на 10 м, а самые высокие из деревьев достигают в высоту более 100 м. Приходилось, следовательно, допустить, что здесь действует еще какая-то сила, превышающая силу атмосферного давления приблизительно в 10 раз. Теперь мы знаем, что это не что иное, как сосущая сила атмосферы, порождаемая крайне низкой величиной ее водного потенциала.

Напомним, что водный потенциал атмосферного воздуха при относительной влажности $<100\%$ составляет отрицательную величину порядка нескольких сотен бар. Именно низкий водный потенциал атмосферы обусловливает потерю воды на транспирацию через листья и непрерывное перемещение молекул воды в стволе дерева от клетки к клетке — по градиенту потенциала. Потеря (испарение) молекул воды в верхней части водного столба, заполняющего ксилему, заставляет воду течь по трубкам ксилемы вверх для восполнения этой потери. Это вызванное транспирацией перемещение воды, так называемый *транспирационный ток*, в свою очередь обусловливает поступление воды в растение из почвы, также по градиенту водного потенциала. Вследствие транспирации водный потенциал в верхней части растения ниже, чем у его основания; кроме того, нередко скорость испарения воды больше скорости ее поступления, по-

тому что и клеточные стенки, и эндодерма корня оказывают сопротивление движению воды. Вследствие этого в водных столбах, заполняющих ксилему высоких деревьев, существует отрицательное давление, т. е. *натяжение*. Обнаружить это легко. Если небольшую чашечку из формовочной глины наполнить чернилами и прижать снаружи к стволу дерева, а затем сделать на стволе надрез таким образом, чтобы перерезать в этом месте сосуды ксилемы, то чернила быстро втянутся в ствол и подымутся по нему вверх на несколько метров. Отрицательное давление показывает и манометр, введенный в ствол дерева. Можно также, измеряя диаметр ствола, проследить за суточными

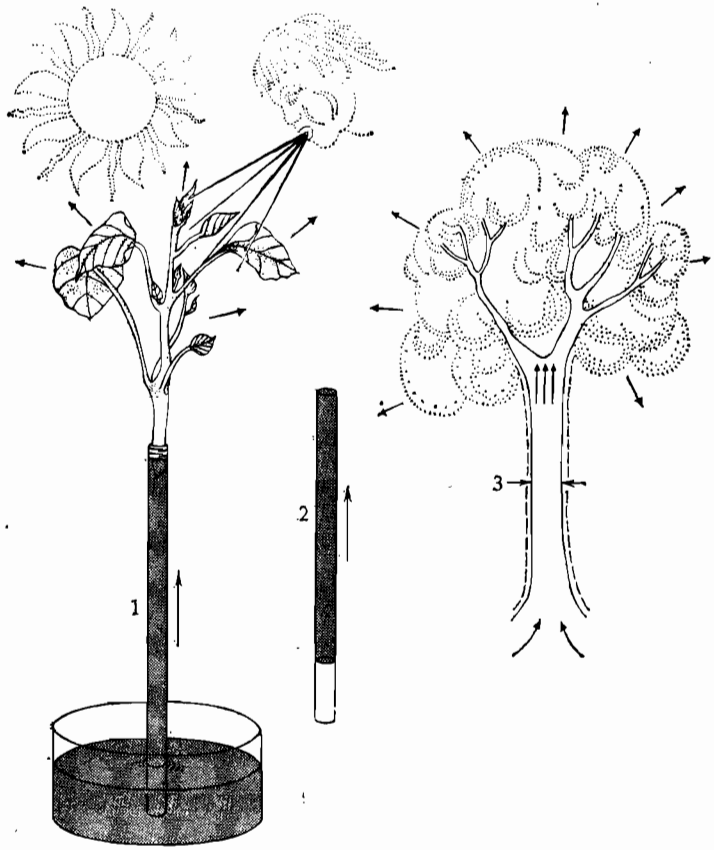


Рис. 6.16. Механизм подъема воды в растениях. *1.* В условиях интенсивной транспирации побег может обеспечить подъем воды на значительную высоту, превышающую барометрическую. *2.* Водный столб, не содержащий газа, поднимается как единое целое благодаря сцеплению между молекулами воды. *3.* Когда потеря воды превышает ее поглощение, в сосудах возникает натяжение воды и стенки сосудов сжимаются.

его колебаниями и убедиться в том, что минимумы совпадают с периодами усиленной транспирации.

В свое время высказывалось мнение, что если бы в таких условиях в водных столбах возникало натяжение, то в них наблюдалась бы *кавитация* — образование полостей, заполненных только водяными парами и потому блокирующих перемещение воды снизу вверх. Убедительно показано, однако, что в чистой стеклянной трубке, заполненной водой, не содержащей никаких растворенных газов, кавитации не происходит даже при натяжении в несколько сотен бар; препятствует кавитации *когезия* — сцепление молекул воды под действием сил притяжения. В сосудах ксилемы молекулы воды связаны не только друг с другом, за счет сил когезии (сцепления), но также и со стенками сосудов (очень гидрофильными) — за счет *адгезии* (прилипания); эти силы тоже препятствуют кавитации в сосудах ксилемы при обычно наблюдающемся натяжении.

Продемонстрировать этот механизм, т. е. присасывающее действие транспирации в сочетании с силами сцепления водного столба при натяжении воды, можно с помощью следующего опыта. В верхней части стеклянной трубки, заполненной водой, плотно закрепляют срезанную облиственную ветку, а нижний конец трубки погружают в ртуть. Если стекло чистое и вода в трубке не содержит растворенных газов, то ртуть вследствие транспирации листьев может подняться в трубке на высоту более 760 мм, т. е. выше того уровня, до которого она поднимается в барометре при атмосферном давлении в 1 атм. Система эта чисто физическая; она совершенно не зависит от жизненных свойств растительных клеток. В самом деле, транспирация происходит, даже если клетки стебля убиты паром, лишь бы только не были убиты листья. В этом приборе можно даже заменить ветку какой-нибудь испаряющей поверхностью, например куском гипса. Этот убедительный опыт укрепляет нашу уверенность в том, что именно сочетание транспирации, когезии и натяжения обусловливает подъем воды в стволах высоких деревьев (рис. 6.16).

ИЗМЕРЕНИЕ ВОДНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОБЕГОВ РАСТЕНИЙ

Существование натяжения воды в ксилеме дает нам в руки быстрый метод определения водного потенциала побегов, пригодный для полевых исследований. При перерезке стебля натяжение устраняется и ψ ксилемы, содержащей практически чистую воду, падает почти до нуля. Вследствие этого клетки побега, находившиеся ранее в равновесии с ксилемой, в которой существовало натяжение, получают возможность поглотить дополнительное количество воды. В то время как они всасывают эту воду из ксилемы, раствор, заполняющий сосуды ксилемы,

несколько втягивается внутрь, отступая от края среза. Срезанный побег помещают в особый толстостенный герметизированный контейнер — *бомбу для измерения отрицательного давления*, причем закрепляют его здесь таким образом, чтобы место среза находилось снаружи (рис. 6.17). К бомбе присоединяют баллон со сжатым азотом и начинают постепенно повышать давление внутри ее. Это внешнее приложенное к побегу давление повышает потенциал давления клеток побега, вследствие чего вода из них выдавливается обратно в ксилему. Следя в микроскоп за этим процессом, стараются уловить момент, когда раствор, заполняющий сосуды ксилемы, достигнет места среза. Считается, что давление внутри бомбы в этот момент равно (но противоположно по знаку) натяжению, существовавшему в ксилеме до того, как был перерезан стебель. Если бы сосуды ксилемы были заполнены совершенно чистой водой, то натяжение в них было бы в точности равно водному потенциалу клеток побега. (В действительности в ксилемном соке присутствуют растворенные соли, но концентрация их очень низка, и соответственно очень невелика учитывающая это поправка.) Описанный метод дает возможность быстро определять водный статус растений в поле, так что он полезен как для экологов, так и для агрономов.

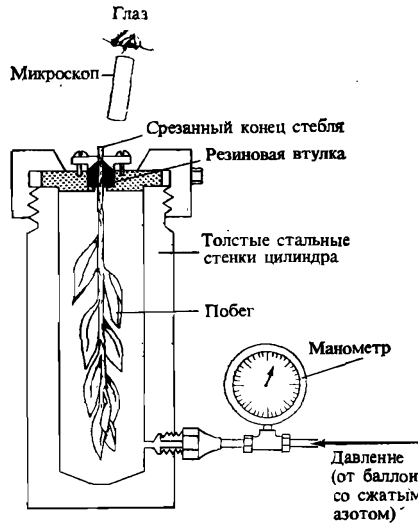


Рис. 6.17. Бомба для измерения водного потенциала побегов и отрицательного давления в стебле. (С изменениями по Scholander et al. 1966. Plant Physiol., 41, 529—532.) Когда побег срезают, натяжение в ксилеме устраняется и примыкающие к ней клетки получают возможность поглощать воду, так что ксилемный сок несколько отступает от места среза. Побег помещают в бомбу и прилагают к нему давление от внешнего источника. Давление, которое требуется приложить для того, чтобы ксилемный сок вернулся к поверхности среза, равно по величине (но противоположно по знаку) существовавшему ранее в ксилеме натяжению. Это стандартный метод измерения водного потенциала побегов.

КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ И ГУТТАЦИЯ

Обычно в ксилеме существует натяжение воды как следствие транспирации; однако если транспирация недостаточно интенсивна, то в ксилеме корня и базальной части стебля может раз-

виться и положительное давление. Клетки корня, поглощая из почвы минеральные вещества, перекачивают их в ксилему. При слабой транспирации концентрация солей в ксилеме возрастает. Это снижает осмотический потенциал ксилемы и по закону осмоса заставляет воду поступать внутрь.

Вода, двигаясь сквозь ткани корня к центральному цилиндру, в клетках эндодермы должна проходить через их мембраны и протопласты, поскольку стенки этих клеток непроницаемы для воды. Таким образом, цилиндрический слой клеток эндодермы служит как бы единой мембраной, по одну сторону которой (со стороны ксилемы) находится концентрированный раствор, а по другую (со стороны почвы и тканей коры корня) — слабый. Весь корень в целом представляет собой как бы осмометр: вода диффундирует из почвы в ксилему через эту эндодермальную «мембрану» в силу разности концентраций. В ксилеме, следовательно, создается давление примерно таким же образом, как в отдельной клетке возникает тургор. Непроницаемые клеточные стенки эндодермы выполняют и еще одну функцию: они не дают поступившим в ксилему солям совершить обратный путь — вернуться в кору корня и выйти наружу по каналу, образованному взаимосвязанными клеточными стенками.

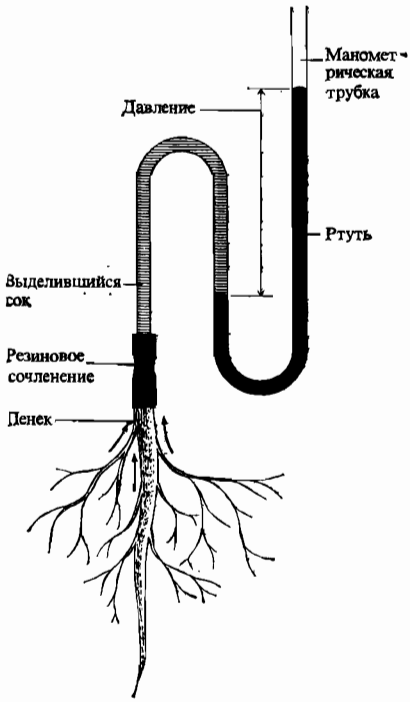


Рис. 6.18. Вода может перемещаться из корней в стебель, тем самым создавая корневое давление.

Если растение, находящееся в условиях, которые мы описали выше, срезать под корень, то через срез вытечет много жидкости. Укрепив на таком пеньке манометр, можно убедиться, что корни развивают давление (его так и называют — *корневое давление*) порядка нескольких атмосфер (рис. 6.18). У некоторых растений корневое давление вызывает выделение капелек воды через *гидатоды* — особые поры по краям листа у окончаний листовых жилок (рис. 6.19). Этот процесс, называемый *гуттацией*, наблюдается главным образом по ночам, когда корневое давление сравнительно велико.

Жителям северо-восточных районов США и Канады хоро-

Рис. 6.19. Гуттация у розы — выделение капелек воды на зубчиках листа.

шо известно явление вытекания сока у клена, также обусловленное положительным давлением в ксилеме. В конце зимы из деревьев некоторых пород, в особенности из сахарного клена (*Acer saccharum*), можно, надрезав ствол, добыть сахаристый сок, образовавшийся из запасенных в стволе углеводов. Вытекание сока обусловливается давлением в стволе дерева, не зависящим от корневой системы. Сок течет в теплые дни, сменяющие холодные ночи. В холодные ночи запасенный в паренхимных клетках ксилемы крахмал претерпевает гидролиз и превращается в сахар, который затем активно транспортируется по сосудам ксилемы. С повышением температуры из раствора высвобождается CO_2, вследствие чего в ксилеме возникает давление. Именно это давление и вынуждает воду вместе с растворенным в ней сахаром устремляться вверх по стволу перед началом весеннего роста. Доказать это можно, срубив деревцо и поместив нижнюю часть ствола в бочонок с водой; в тех погодных условиях, при которых обычно наблюдается вытекание сахаристого сока, вода из бочонка будет отсасываться и сок будет течь.

ВОДНЫЙ ДЕФИЦИТ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПЕРЕДВИЖЕНИИ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ

По современным представлениям передвижение воды в растении есть чисто физический процесс, определяемый градиентом

давления. Растение, по-видимому, не располагает никаким активным механизмом, который обеспечивал бы подачу воды в период ее недостатка, а между тем водоснабжение растения, как известно, поддерживается и во время засухи, и на холоду. Прочное сцепление между молекулами воды и прилипание их к гидрофильным стенкам клеток ксилемы предотвращают кавитацию находящегося в ксилеме раствора почти в любых условиях. Однако при сильном дефиците воды в отдельных трубках ксилемы кавитация все же начинается; убедиться в этом можно, прижав к стволу дерева чувствительный микрофон — будет слышно потрескивание. Если в какой-нибудь трубке ксилемы в условиях дефицита воды кавитация произошла, то эта трубка для растения тем самым уже потеряна, т. е. она более не способна проводить воду. В растении, однако, много таких трубок, и, поскольку не все они выходят из строя одновременно, водопроводящая система растения в целом продолжает функционировать. После того как нормальное водоснабжение восстановится, функционирующие трубки обеспечивают побег достаточным количеством воды для того, чтобы его камбий мог образовать новую ксилему. Разумеется, побег, в котором кавитация произошла во всех трубках ксилемы, оправиться уже не сможет и обречен на гибель.

Зимой деревья также испытывают недостаток воды. У деревьев, сбрасывающих на зиму листья, транспирация зимой уменьшается, и соответственно ослабевает натяжение в ксилеме. Если раствор в ксилеме замерзает, это в какой-то мере препятствует движению воды, но после таяния ток воды обычно восстанавливается. У некоторых деревьев трубки ксилемы функционируют только один год; весной, как только возобновляется рост, камбий немедленно образует новые элементы ксилемы.

Корневое давление у нормально транспирирующих растений не играет главной роли в передвижении воды, однако у некоторых видов оно может служить своеобразным «пусковым» механизмом. У винограда, например, крупные сосуды ксилемы в зимнее время бывают пустыми. Весной развивается мощное корневое давление, под действием которого трубки ксилемы заполняются водой, так что к моменту развертывания листьев непрерывный столб воды на всем протяжении от почвы до побега оказывается восстановленным. В дальнейшем поступление воды в развернувшиеся листья осуществляется у винограда так же, как и у других растений, т. е. движущей силой его является присасывающее действие транспирации, обусловленное отрицательным водным потенциалом атмосферы.

АДАПТАЦИЯ К ДЕФИЦИТУ ВОДЫ

Поскольку иссушение всегда представляет для растений главную угрозу, виды, произрастающие в засушливых местно-

стях, располагают обычно какими-нибудь особыми механизмами, обеспечивающими их выживание в этих условиях. В пустынях дожди редко бывают настолько сильными, чтобы почва оставалась влажной хотя бы на протяжении нескольких недель, т. е. в течение времени, необходимого для развития только что появившихся проростков; поэтому в пустынях семена многих однолетних растений не выходят из состояния покоя при слабых дождях и прорастают, только когда дождь достаточно продолжителен. Достигается такая регуляция прорастания различными способами. У одних видов семена имеют очень толстые, плохо проницаемые оболочки, которые пропитываются водой лишь при продолжительном дожде. У других в семенах содержатся водорастворимые ингибиторы прорастания — они вымываются из семян во время дождя; такие семена прорастают только после удаления большей части ингибитора, а это возможно лишь при дождях, пропитывающих почву медленно и основательно. Есть виды, у которых продолжительность обязательного периода покоя семян очень сильно варьирует, поэтому у них одновременно прорастает лишь очень небольшая доля семян; это увеличивает вероятность того, что хоть какие-то семена прорастут в то время, когда условия для плодоношения данного вида окажутся оптимальными. Однолетники пустыни после прорастания обычно растут быстро; репродуктивный цикл завершается у них иногда за несколько недель, так что к моменту, когда вокруг опять воцаряется сушь, растение уже успевает обеспечить себе непрерывность существования — образовать засухоустойчивые покоящиеся семена.

Для растительности пустынь характерен карликовый рост и малая площадь листовой поверхности, что снижает интенсивность транспирации. Уменьшают транспирацию и некоторые структурные приспособления: растения пустынь имеют обычно мелкие, толстые, сильно кутинизированные листья и малочисленные погруженные устьица (рис. 6.11). Самое замечательное, что устьица у некоторых ксерофитов открываются ночью, т. е. при слабой транспирации, и закрываются днем, о чем уже говорилось в гл. 4. Поскольку испарение воды сопряжено с охлаждением, можно было бы думать, что у ксерофитов с их низкой интенсивностью транспирации листья должны перегреваться, особенно в жаркие солнечные дни. Известно, однако, что у многих ксерофитов верхняя сторона листьев покрыта многочисленными мелкими волосками, отражающими лучи солнца, — благодаря этому тепловая нагрузка снижается (рис. 6.20). Сильная опушенность, таким образом, представляет собой приспособительный механизм; она очень часто встречается у растений засушливых мест и, видимо, служит растению для терморегуляции.

Среди различных причин, вызывающих водный дефицит, важную роль играет засоленность почвы, потому что присутст-

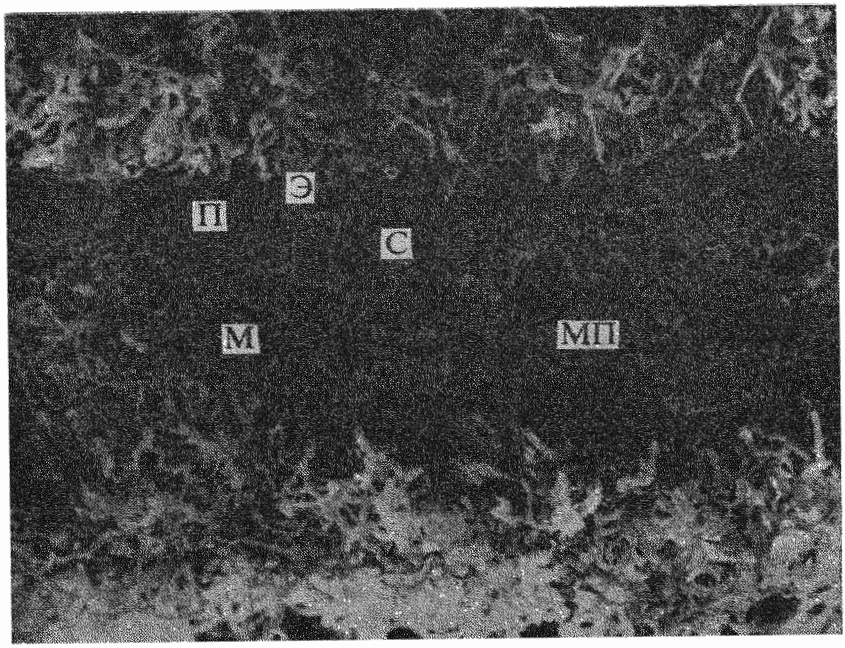


Рис. 6.20. Поперечный срез листа ксерофита *Encelia farinosa*; микрофотография, полученная при помощи сканирующего электронного микроскопа. (С любезного разрешения Ehleringer J., University of Utah.).

Обратите внимание на обилие волосков с обеих сторон листа. С — сосудистый пучок; Э — клетка эпидермиса; П — клетка палисадной паренхимы; М — клетка мезофилла; МП — межклеточное пространство.

вие растворенных веществ снижает ψ почвенного раствора. В наше время засоленность почвы становится одной из серьезных мировых проблем. Причины этого в расширении орошаемых площадей, в усиленном применении удобрений и, наконец, в том, что с ростом населения неуклонно растет и число растворимых отходов. Поскольку корни растений поглощают воду из почвы преимущественно осмотическим путем, вода поступает в корни лишь в том случае, если ψ корневых клеток ниже, чем ψ почвы. Успешно растут на засоленных почвах растения с низкой величиной внутреннего ψ, которая обусловливается накоплением необычно больших количеств растворенных веществ в вакуолях корневых клеток. Если дать вызреть таким растениям, а затем убрать их с той почвы, на которой они росли, то пахотные ее свойства несколько улучшатся, потому что, извлекая из почвы соли, эти растения тем самым снижают ее засоленность. У многих растений этого типа имеются особые выделительные железки (рис. 6.21), через которые из растения активно выделяются большие количества солей. В некоторых случаях выводятся

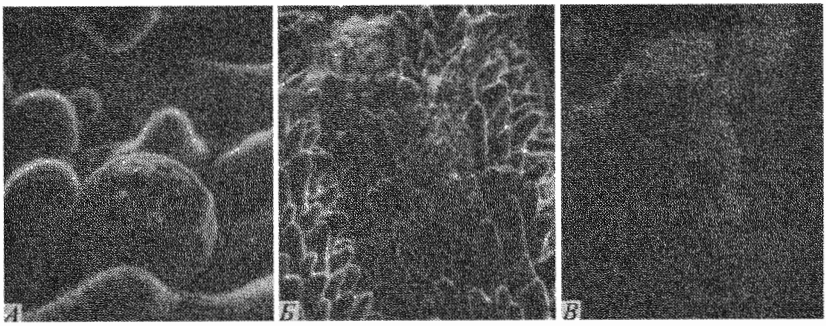


Рис. 6.21. *А* и *Б*. Микрофотографии выделительных железок на поверхности листа *Distichlis spicata*, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа. На фото слева (×1230) видно, что железка выделила небольшое количество соли, а на фото в центре (×500) видны многочисленные солевые выросты. *В*. Радиоавтограф, показывающий распределение хлорида в солевых выростах. Краткое описанне радиоавтографии дано в подписи к рис. 6.14. (Hausen et al., 1976. Amer. J. Botany, 63, 635—650.)

предпочтительно ионы натрия и хлора, которые могли бы подавлять клеточный метаболизм, а прочие ионы удерживаются, что поддерживает соответствующий осмотический потенциал. Ботаники стараются выявить как можно больше таких растений, способных извлекать из почвы соли, с тем чтобы их можно было использовать для мелиорации почв. При интродукции новых видов их водный баланс следует считать одним из главных факторов, определяющих их выживаемость и продуктивность, а значит, в конечном счете и ценность этих новых видов для человека.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Вода — основной химический компонент растения, составляющий около 90% его массы и более. Кроме того, на каждую удерживаемую в растении молекулу входят в него и выходят из него большие количества воды. Поглощение воды совершается осмотическим путем, движется вода в основном по ксилеме, а покидает растение преимущественно через устьица, в процессе испарения (*транспирации*).

Способность воды диффундировать характеризуется *водным потенциалом* ψ. Водный потенциал служит мерой энергии молекул воды и выражается в тех же единицах, что и давление; вода движется всегда в направлении от более высокого потенциала к более низкому. Растворы обладают осмотическим потенциалом ψ_π; это тот компонент водного потенциала, который

определяется присутствием молекул растворенного вещества и который снижает энергию молекул воды. Поскольку ψ чистой воды равен нулю и с увеличением содержания растворенного вещества ψ становится все более отрицательным, вода движется от менее концентрированного раствора к более концентрированному, если мембрана препятствует диффузии растворенного вещества в обратном направлении.

В клетке вакуоль осмотически насасывает воду, увеличивается в объеме и прижимает клеточное содержимое к клеточной стенке (*тургорное давление,* или $\psi_д$). Когда противодавление клеточной стенки на клеточное содержимое достаточно велико для того, чтобы уравновесить осмотический потенциал клеточного сока, вода в клетку не поступает, потому что в этих условиях водный потенциал клетки и водный потенциал вне клетки равны.

Почву можно рассматривать как резервуар, наполненный водой при *полевой влагоемкости* (ψ около 0) и пустой при *влажности длительного завядания* (ψ около —15 бар, или атм). Вода, всасываемая кориями осмотически, движется через апопласт (или симпласт) до тех пор, пока она не достигнет *эндодермы;* здесь *пояски Каспари* направляют ее в симпласт. Передвижение воды вверх по ксилеме завершается *транспирацией.* Отверстость устьиц, регулирующая транспирацию, в свою очередь регулируется поступлением растворенных веществ в замыкающие клетки устьиц или их оттоком. От тургорного давления зависит форма замыкающих клеток, а следовательно, и открывание устьиц. Перемещаются по преимуществу ионы K^+, уравновешиваемые ионами Cl^- или вновь образуемыми органическими анионами, например малатом. Когда начинается завядание, высокого уровня может достигать концентрация такого гормона, как *абсцизовая кислота;* под действием абсцизовой кислоты замыкающие клетки теряют K^+, а вместе с ним и другие растворенные вещества, что приводит к закрыванию устьиц. Этот механизм способен защитить растение от излишней потери воды; растения, у которых из-за низкого уровня АБК данный защитный механизм не действует, завядают особенно легко. Открывание устьиц регулируется также содержанием CO_2 в подустьичных воздушных полостях. Когда лист освещен, содержание CO_2 падает ниже 0,03%, и устьица открываются. В темноте происходит обратное.

По стволам высоких деревьев вода поднимается благодаря тому, что в ксилеме возникает натяжение (отрицательное давление), порождаемое транспирацией листьев. В силу сцепления между молекулами столб воды в ксилеме непрерывен. При интенсивной транспирации натяжение воды в стволах деревьев можно измерить. Подтверждают представление о таком механизме также и опыты с чисто физическими моделями.

Водные потенциалы в отделенных побегах измеряют при по-

мощи бомбы для измерения отрицательного давления, уравновешивая внутреннее натяжение побега давлением, приложенным извне. Давление, достаточное для того, чтобы выжать капельки сока из ксилемы, считается равным по величине (но противоположным по знаку) внутреннему натяжению. При определенных условиях в ксилеме возникает положительное давление, порождаемое осмотическими силами, связанными с деятельностью корней (*корневое давление*). Если корневое давление достаточно велико, то может наблюдаться *гуттация* — выделение капелек воды через *гидатоды*. Бытекание сока у сахарного клена обусловлено возникновением положительного давления в самом стволе дерева.

Растения адаптируются к существованию в условиях водного дефицита. Этой цели служат разнообразные структурные и химические приспособления: сокращение листовой поверхности, ограничение числа устьиц и особое их строение, обеспечивающее более надежную защиту от иссушения, толстый слой кутикулы, сильная опушенность листьев и, наконец, высокая концентрация солей в вакуолярном соке. Растения можно отбирать на приспособленность к водному дефициту, можно выводить соответствующие сорта и можно вести закаливание, которое сделает их засухоустойчивыми.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Dainty J. 1976. Water Relations of Plant Cells, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 2 A, U. Lüttge and M. G. Pitman, eds., Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.

Kozlowski T. T., ed. 1968—1978. Water Deficits and Plant Growth, Vols. 1—5, New York, Academic Press.

Kramer P. J. 1969. Plant and Soil Water Relationships, 2nd ed., New York, McGraw-Hill.

Meidner H., Sheriff D. W. 1976. Water and Plants, New York, Wiley.

Slayter R. O. 1967. Plant-Water Relationships, New York-London, Academic Press.

ВОПРОСЫ

6.1. Укажите, какими путями недостаток воды может влиять на рост побегов. Что поражается в каждом случае? Какой эффект сохраняется, даже если растение получит впоследствии достаточно воды? Почему?

6.2. Как сочетает растение необходимость сберегать воду с другими своими потребностями?

6.3. Что обусловливает поглощение воды корнями: а) при интенсивной транспирации? б) при слабой транспирации? Каков наиболее вероятный путь передвижения воды из почвы в ксилему? Зависит ли поглощение воды корнями в двух указанных выше случаях от какой-нибудь структурной особенности корня? Поясните свой ответ.

6.4. Фермеры редко удобряют посевы во время засухи, поскольку они на опыте убедились в том, что это может принести вред. Объясните, почему это так.

6.5. Засуха и засоленность почвы в какой-то мере сходно влияют на поглощение воды растеннем. Укажите, чем это объясняется.

6.6. У растения, корни которого погружены в чистую воду, при добавлении к ней соли может наблюдаться временное завядание, однако через несколько часов его тургесцентность, вероятно, восстановится. Объясните это явление.

6.7. Иногда, чтобы определить интенсивность транспирации, на поверхность листа помещают бумагу, пропитанную раствором хлористого кобальта. В высушенном состоянии такая бумага имеет голубой цвет, а во влажном — розовый. По скорости порозовения бумаги судят об интенсивности транспирацни. Каковы ошибки этого метода?

6.8. Почему а) ветер усиливает транспирацию? б) опушенность листьев уменьшает их нагревание на солнечном свету?

6.9. Проследите путь молекулы воды от капли дождя, упавшей на почву, до водяного пара, поступающего в воздух из транспирирующего листа растения в растительном сообществе. Опишите соответствующие процессы и укажите, какие физические силы управляют ими на каждой стадии.

6.10. Некоторые бактерии вызывают завядание зараженных растений в условиях, при которых здоровые растения остаются тургесцентными. Каковы возможные механизмы такого воздействия?

6.11. Объясните, почему вода поднимается к вершинам высоких деревьев, тогда как механическим всасывающим насосом ее можно поднять не более чем на 10 м. Какие условия необходимы для такого подъема?

6.12. Растение теряет воду вследствие очень отрицательного водного потенциала атмосферы. Как бы вы объяснили это утверждение: а) чисто описательно, небиологу? б) исходя из понятия свободной энергии? Если нужно, воспользуйтесь схемами. Каким образом низкий водный потенциал атмосферы обусловливает поглощение воды из почвы?

6.13. Как можно измерить скорость передвижения воды в стволе дерева, не нарушая его целостности?

6.14. Что предотвращает разрыв водных столбов в ксилеме? Почему считается, что разрыв все же может происходить?

6.15. Гриб *Helminthosporium maydis* (возбудитель гельминтоспориоза кукурузы, погубившего в 1970 г. в США большую часть посевов этой культуры) заставляет растение-хозяина «голодать», резко ограничивая скорость его фотосинтеза. Это ограничение отчасти вызывается нарушением поглощения калия. Укажите, как связаны поглощение калия и фотосинтез.

6.16. Открывание устьиц объясняют тем, что: а) поглощается калий, б) в результате этого возникает необходимая осмотическая сила и в) внутри замыкающих клеток этой осмотической силой порождается давление, которое и приводит к открыванию устьиц. Опишите экспериментальные методы, которые позволили бы проверить эти три утверждения.

6.17. Вычислите $\psi_{кл}$, ψ_{π} и $\psi_{д}$ для клеток в тонком срезе растительной ткани, используя метод, описанный в подписи к рис. 6.4. При этом исходите из того, что ткань, погруженная в 0,55 м раствор сахарозы, не изменяет своего веса, а в 0,7 м растворе сахарозы 50% клеток плазмолизированы. Каковы ошибки этого метода?

6.18. Допустим, что осмотический потенциал клеточного сока равен —20 бар. Какими должны быть при этом значения водного потенциала и потенциала давления клетки: а) при начинающемся плазмолизе и б) при полном тургоре, если мы примем, что осмотический потенциал по мере разбавления клеточного сока не меняется? Воспользуйтесь обозначениями, приведенными в п. 6.17.

Глава 7

Минеральное питание

Кроме воды, поглощаемой из почвы, и органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, зеленому растению необходимо множество минеральных веществ. В клетке эти вещества выполняют целый ряд структурных функций, а также вовлекаются в действие специфических ферментов, регулирующих важные аспекты метаболизма клетки. Все минеральные элементы, за исключением одного, азота, происходят в конечном счете из материнской породы, из которой образуется почва. Азот поступает из атмосферы главным образом благодаря процессу *азотфиксации.*

Минеральные вещества поглощаются из почвы вместе с водой и транспортируются в восходящем направлении преимущественно по ксилеме. Соотношение отдельных химических элементов в ксилемном соке и в почве значительно различается. Из этого следует, что поглощение минеральных веществ клетками корня — процесс избирательный. Кроме того, минеральные вещества обычно накапливаются в тех клетках, где в них возникает потребность. Такая избирательность регулируется как обладающими различной проницаемостью мембранами, окружающими протопласт, вакуоль и клеточные органеллы, так и локализованными в них ионными насосами, действующими за счет метаболической энергии.

Для удовлетворения потребности зеленого растения в соответствующем количестве минеральных веществ, необходимых для роста, должно быть соблюдено несколько условий. Во-первых, минералы должны содержаться в почве в форме, доступной для их поглощения клетками корня. Обычно это означает, что они должны находиться в почвенном растворе, но иногда они могут высвобождаться из почвенных частиц благодаря растворяющей деятельности корней. Во-вторых, почва должна хорошо аэрироваться, чтобы в клетках корня могло происходить окислительное фосфорилирование, поскольку поглощение минеральных веществ требует непрерывного снабжения энергией за счет АТР. Наконец, в растении должна эффективно функционировать транспортная система по доставке минералов к потребляющим клеткам. Прежде чем обсудить каждый из этих аспектов минерального питания, разберем сначала природу и функцию отдельных питательных веществ, необходимых зеленому растению.

ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

К *основным* элементам относятся те, без которых растение не может завершить свой жизненный цикл. В настоящее время мы знаем, что растениям необходимы 16 элементов. Из них четыре (C, H, O и N) происходят в конечном счете из CO_2, H_2O и N_2 атмосферы, тогда как остальные 12 (K, Ca, Mg, P, S, Fe, Cu, Mn, Zn, Mo, B, Cl) поступают в почву из материнской породы. Из этих 12 поглощаемых из почвы элементов последние семь называются *микроэлементами*, так как они требуются растению в очень малых количествах; остальные пять относятся к *макроэлементам*.

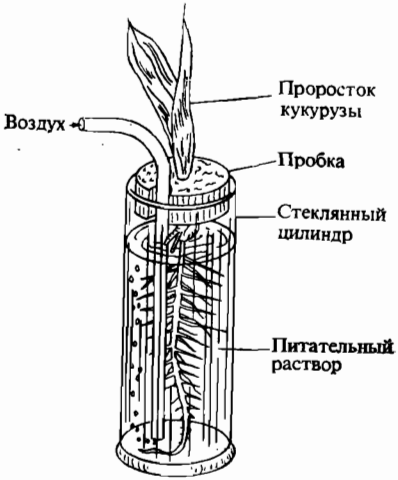


Рис. 7.1. Метод выращивания растений в растворе, применявшийся раньше физиологами для изучения роли минеральных веществ в жизни растения. Проросток высаживается в хорошо отмытый чистый кварцевый песок, помещенный в сосуд из прочного стекла, глазированного фарфора или пластмассы. В него затем наливают питательный раствор, приготовленный на дистиллированной воде с использованием самых чистых солей Необходимо принять все меры предосторожности с целью исключения органических примесей, микробных загрязнений и пыли, которые могут содержать следы минеральных веществ. В некоторых случаях, особенно у крупносемянных растений, таких, как огородные бобы, необходимо еще удалить семядоли, так как они могут содержать значительное количество некоторых запасных питательных веществ.

Современные представления о минеральных веществах, необходимых для нормального роста растения, основаны главным образом на экспериментах, в которых растения выращивают на минеральных растворах по методу, называемому иногда *гидропоникой* (рис. 7.1). Если в растворе отсутствует нужное количество определенного основного элемента, растение страдает, у него развиваются симптомы, обусловленные недостаточным его снабжением этим элементом (рис. 7.2). Опытный ботаник может научиться распознавать симптомы дефицита каждого из элементов у данного растения и улучшать условия его выращивания путем внесения соответствующих элементов в почву или раствор. Более объективной оценкой потребности растения в минеральном питании является периодическая уборка отдельных частей растущего растения и их химический анализ на содержание различных элементов. Результаты почвенных анализов также можно использовать в качестве грубого ориентира. Но

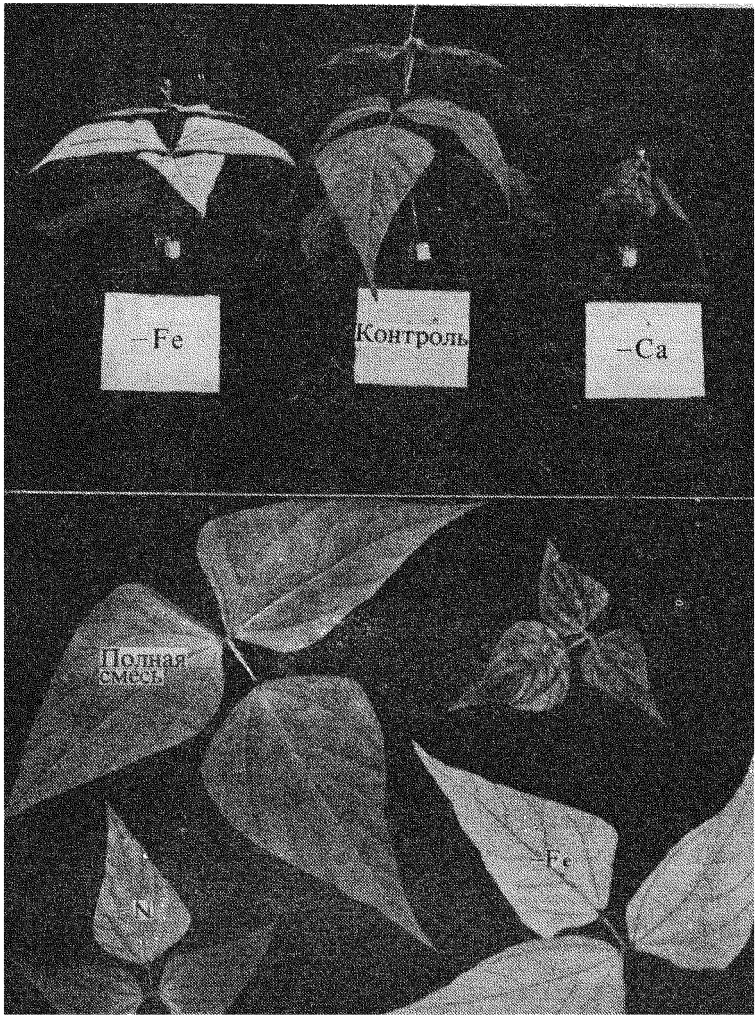


Рис. 7.2. 15-дневные проростки бобов (сорт Блэк Валентии), выращиваемые на полной питательной смеси (в центре) или на полной питательной смеси в течение 10 дней, а следующие 5 дней в растворе, не содержащем какого-либо одиого осиовного элемента. На нижнем снимке показаны первые тройчатые листья. Обратите внимание на угнетенный рост растеиий в отсутствие кальция (—Ca), межжилковый хлороз в отсутствие железа (—Fe) и мелколистность растений в отсутствие азота (—N). (С любезного разрешения H. Koontz, University of Connecticut.)

такие анализы обычно не показывают, в какой мере питательные вещества, содержащиеся в почве, доступны для растений. После анализа растений в среду выращивания можно внести любой недостающий элемент, что окажет быстрое положительное влияние на рост и жизнеспособность растения.

Один из первых минеральных питательных растворов, приготовленных немецким физиологом Кноппом для выращивания высших растений, содержал лишь три соли: нитрат кальция, фосфат калия и сульфат магния. Шесть элементов, присутствующих в этих трех солях, вместе с ассимилированными в процессе фотосинтеза C, H и O удовлетворяют основные потребности высших растений в питании. Форма, в которой главные элементы преподносятся растению, имеет относительно небольшое значение: три катиона — K^+, Ca^{2+} и Mg^{2+} — могут любым образом сочетаться с тремя анионами — NO_3^-, SO_4^{2-} и $H_2PO_4^-$. Кроме того, некоторые растения могут использовать аммонийный азот (NH_4^+) или органические формы N не хуже или даже лучше, чем нитраты, хотя большинство растений предпочитает нитратные формы.

После того как в продажу стали поступать все более чистые минеральные соли, выяснилось, что основной раствор Кноппа, содержащий три соли, на самом деле не является полным. Действительно, оказалось, что растения нуждаются и во многих других элементах, хотя их количество должно быть намного меньше, чем количество шести главных элементов. Эти *микроэлементы* включают железо (Fe^{2+} или Fe^{3+}), маргаиец (Mn^{2+}), цинк (Zn^{2+}), медь (Cu^{2+} или Cu^+), молибден (обычно в виде MoO_4^-), бор (в виде BO_3^{3-}) и хлор (Cl^-). Некоторые исследователи предполагают, что растениям, возможно, требуются также очень малые количества еще и некоторых других элементов, таких, как кобальт (Co^{2+}), ванадий (обычно в виде VO_4^{3-}), стронций (Sr^{2+}) и иод (I^-). Однако абсолютная потребность растений в этих элементах еще не установлена. Кроме того, определенные растения обладают особыми потребностями. Например, диатомовым водорослям необходим кремний для формирования клеточных стенок. Насколько мы знаем, большинству остальных растений кремний не нужен, хотя хвощ (*Equisetum*) и многие зерновые плохо растут при его отсутствии. Несмотря на то что кремний в общем нельзя рассматривать как основной элемент, он, безусловно, может благоприятствовать росту растений. Аналогичным образом натрий, хотя и не является очень необходимым элементом, по-видимому, способствует достижению высоких урожаев некоторых мясистых корнеплодов, таких, как сахарная свекла.

ФУНКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИИ

Главные элементы, участвующие в фотосинтезе (C, H, O), а также азот, сера и фосфор составляют основные строительные блоки тела растения. Например, клеточные стенки, формирующие скелет растения, состоят почти исключительно из углеводов и близких к ним соединений, содержащих C, H и O. Белки, главные органические компоненты цитоплазмы, построены преимущественно из C, H, O и N и небольшого количества S. В состав нуклеиновых кислот, присутствующих в ядрах и в некоторых органеллах цитоплазмы, входят C, H, O, N и P. Липиды, содержащиеся в изобилии во всех мембранах, состоят преимущественно из C, H и O, а также незначительного количества N и P. Из 12 элементов, источником которых служит материнская порода, четыре используются растением главным образом для структурных целей. *Сера* является компонентом нескольких аминокислот (цистеин, цистин и метионин) — структурных единиц, из которых в конечном счете образуются белки. Хотя клеткам растения необходимо относительно малое количество серы, почти вся она выполняет важную структурную функцию. Без серусодержащих аминокислот не могли бы синтезироваться многие важные белки клетки. Сера присутствует также в *глутатионе*, широко распространенном веществе, который, как полагают, играет определенную роль в окислительно-восстановительных реакциях благодаря своей способности к обратимому превращению из восстановленной, или сульфгидрильной, формы (—SH), в окисленную, или дисульфидную, форму (—S—S—):

$$\underset{\text{Сульфгидрильная форма (восстановленная)}}{2R{-}SH} \rightleftarrows \underset{\text{Дисульфидная форма (окисленная)}}{R{-}S{-}S{-}R} + 2H.$$

Образование дисульфидных мостиков (—S—S—) между соседними частями больших белковых молекул важно для их конечной формы и стабильности. Сера является также компонентом кофермента А и тиамина (витамина B_1).

Количественно основная функция *кальция* (Ca) состоит в его включении в структуру срединной пластинки клеточной стенки. Кальций, связанный с кислотными компонентами желеобразного *пектина* срединной пластинки, образует нерастворимую соль. Поэтому введение Ca в клеточную стенку приводит к затвердеванию ее полужидкой структуры. Кальций играет также важную роль в регуляции избирательной проницаемости клеточной мембраны. При выращивании растений в среде с недостатком Ca клеточные мембраны начинают «протекать» и утрачивают свою эффективность как барьеры, препятствующие свободной диффу-

зии ионов. *Магний*, химический родственник кальция, составляет центральную часть молекулы хлорофилла, присоединяясь к каждому из четырех пиррольных колец либо непосредственно с помощью ковалентных связей, либо посредством так называемых «вторичных валентностей». При недостатке магния у более старых листьев обнаруживается пожелтение, характерное для дефицита хлорофилла (*хлороз*). Известно, что магний является также специфическим кофактором нескольких ферментов; кроме того, он обеспечивает стабильность нуклеиновых кислот.

Фосфор служит главным образом структурным компонентом нуклеиновых кислот, ДНК и РНК, и входит в состав фосфолипидов — жироподобных веществ, которые играют существенную роль в структуре мембран. Поэтому недостаток фосфора представляет большую опасность для растений, предотвращая образование нового генетического материала в ядре и цитоплазме, а также формирование новых мембран вокруг клетки и ее различных органелл. Фосфор непосредственно участвует во всех этапах переноса энергии в клетке, поскольку АТР и его аналоги состоят из трех фосфатов, связанных с нуклеозидом.

Хотя фосфор, магний, кальций и сера выполняют в клетке и другие функции, количественно преобладают описанные нами структурные функции этих элементов.

Калий является осмотически активным элементом, участвующим в регуляции тургора растительных клеток. Большинство растений отличается высоким содержанием калия, хотя лишь очень малое его количество находится в клеточных структурах в связанном состоянии. Это типично мобильный элемент. Поскольку мембраны многих клеток легко проницаемы для калия, через них обычно протекают большие диффузионные потоки этого элемента. Содержание воды во многих клетках, включая и те, которые контролируют движения, часто определяется концентрацией в них калия. Это справедливо, например, для замыкающих клеток устьиц (благодаря тургору они контролируют открывание и закрывание устьиц), а также для моторных клеток, регулирующих суточные движения листьев (см. рис. 6.14).

Известно также, что калий активирует несколько важных ферментов, хотя он никогда не был выделен как составная часть той или иной ферментной системы.

Хлор в форме хлорид-аниона также участвует в регуляции тургора в некоторых растениях. Перемещаясь вместе с калием, он поддерживает в клетках электронейтральность. Однако содержание хлорида редко достигает такого высокого уровня, как содержание калия. Некоторые растения, характеризующиеся значительными изменениями тургора, регулируемого калием, содержат очень мало хлорида и вместо него используют органи-

ческие анионы, такие, как малат. Таким образом, хлорид, очевидно, участвует в регуляции тургора в тех случаях, когда он доступен, но не является абсолютно необходимым для этого процесса. Известно также, что хлор стимулирует фотосинтетическое фосфорилирование, но его точная биохимическая роль в этом процессе еще не установлена. Возможно, что в фотофосфорилирование вовлекаются лишь те ничтожно малые количества анионов Cl^-, которые необходимы для большинства растений.

По существу значение хлора для растений выяснено относительно недавно, после того как были поставлены опыты, в которых весь воздух в экспериментальных теплицах отфильтровывался для удаления малейших следов атмосферного хлора. При этом оказалось, что таких следовых количеств хлора достаточно для благоприятного роста большинства растений.

Из остальных шести элементов (Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B) первые пять функционируют в клетке главным образом как существенная составная часть ферментов. Ранее уже отмечалось, что многие важные ферменты представляют собой специфические белки, к которым присоединены особые группы, называемые *простетическими группами*, или *коферментами*. Эти группы могут состоять полностью или частично из металлов, таких, как Fe, Cu, Mn, Zn или Mo.

Железо входит в состав многих важных ферментов, в том числе *цитохромов* — переносчиков электронов, участвующих в процессе дыхания, а также окислительных ферментов *пероксидазы* и *каталазы*. Во всех этих ферментах железо присутствует в простетической группе в виде гема (аналог хлорофилла), в котором центральный атом железа связан с четырьмя пиррольными кольцами, соединенными в большую циклическую структуру. В таких ферментах железо функционирует благодаря своей способности обратимо окисляться и восстанавливаться ($Fe^{3+} + e^- \rightleftarrows Fe^{2+}$); негеминовое железо может действовать таким же образом. Медь также обладает свойством обратимо окисляться и восстанавливаться ($Cu^{2+} + e^- \rightleftarrows Cu^+$). Вполне вероятно, что *марганец*, входящий в состав фермента *супероксиддисмутазы*, играет такую же роль во многих окислительных реакциях. Железо имеет существенное значение и для ферментов, участвующих в синтезе хлорофилла. Кроме того, оно является составной частью *ферредоксина* — соединения, функционирующего в качестве переносчика электронов в процессе фотосинтеза. Недостаток железа вызывает глубокий хлороз в развивающихся листьях, которые могут стать совершенно белыми.

Молибден, по-видимому, вовлекается в функционирование только тех ферментов (*нитратредуктаза, нитрогеназа*), которые катализируют восстановление или фиксацию азота. Если под растения вносится восстановленный или органический азот, то потребность в молибдене уменьшается или исчезает вовсе.

Медь является составной частью некоторых окислительных ферментов, таких, как *тирозиназа* и *аскорбатоксидаза*, окисляющих соответственно аминокислоту тирозин и витамин С (аскорбиновую кислоту).

Цинк входит в состав фермента *карбоангидразы*, катализирующей гидратацию CO_2 в H_2CO_3. Этот фермент, вероятно, играет важную роль в поддержании запасов потенциального CO_2 для фотосинтеза, так как H_2CO_3 легко диссоциирует с образованием бикарбоната (HCO_3^-) или свободного CO_2. Кроме того, цинк в качестве кофактора участвует в синтезе растительного гормона — индолилуксусной кислоты — из аминокислоты триптофана. При отсутствии цинка формируются чахлые растения со слабо развитым апикальным доминированием.

Недостаток *бора* обычно приводит к гибели меристематических клеток, однако точный механизм его действия не выяснен. Поскольку известно, что бор образует комплексы с сахарами и родственными им веществами, в его функцию, возможно, входит дальний транспорт сахаров в растении. Некоторые опыты с мечеными сахарами подтвердили точку зрения, что бор в определенных условиях ускоряет передвижение сахаров в растении. Однако не все специалисты в данной области согласны с этим утверждением. До сих пор не установлено, участвует ли бор в других аспектах клеточного развития.

Кроме элементов, абсолютно необходимых для роста, растения содержат значительные количества других, второстепенных, элементов. В некоторых случаях они могут способствовать росту или энергетическому балансу растения. Как отмечалось выше, зерновые растут лучше при наличии кремния: так, растения пшеницы, выращенные в отсутствие кремния, значительно более чувствительны к поражению грибами, чем при возделывании их в присутствии кремния. Растения свеклы, выращенные в присутствии натрия (Na^+), образуют более крупные и мясистые корнеплоды, чем в отсутствие этого элемента. Несмотря на благоприятное физиологическое действие таких элементов, строго говоря, их нельзя рассматривать как существенные для растения. Остальные второстепенные элементы, содержащиеся в растениях, могут быть физиологически инертными, а в некоторых случаях даже вредными.

Действительно, ряд микроэлементов, незначительные количества которых необходимы для роста, становятся высокотоксичными в избыточных дозах. К ним относятся Mn, Cu и при высоких концентрациях Fe. Бор характеризуется чрезвычайно узким интервалом между дефицитом и токсичностью. Поскольку само растение не может воспрепятствовать проникновению этого элемента через мембрану только потому, что он оказывает на него вредное воздействие, нужно проявлять большую осторожность при регулировании концентрации бора во внешней среде.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ПОЧВЫ И РОСТ РАСТЕНИЙ

Если растение выращивать в соответствующих, благоприятных для фотосинтеза, условиях в растворе, содержащем оптимальные количества минеральных веществ, то оно может успешно расти и развиваться вплоть до созревания. Из такого опыта становится ясно, что зеленое растение представляет собой полностью автотрофный организм в отношении всех необходимых ему органических веществ, включая витамины, гормоны, аминокислоты и другие разнообразные сложные молекулы. Почему же тогда считается, что органические удобрения оказывают благоприятное влияние на рост растения?

Ответ следует искать не в самом растении, а в природе и структуре почвы.

Почва, возникшая первоначально из обломков материнской породы, является высокодинамичной и комплексной средой для роста растений. Она включает: а) *частицы породы* разных размеров — от крупного песка до мелкого ила и очень мелких частичек глины; б) *органическое вещество*, главным образом остатки отмерших и разлагающихся растительных, животных и микробных клеток; в) *живые организмы* разных видов, в том числе бактерии, нитчатые грибы, водоросли, простейшие дождевые черви, насекомые и даже более крупные животные; г) *почвенный раствор*, содержащий неорганические и органические вещества в жидкой фазе, большей частью в виде тонкой пленки, окружающей частицы породы; д) *газовую фазу*, содержащую кислород (необходим для дыхания корней и активного поглощения минеральных веществ клетками корня), азот, двуокись углерода и примеси других газов из атмосферы.

Активный рост растения зависит от соответствующих физических свойств почвы. Если почвенные частицы упакованы слишком плотно, то объем газовой фазы будет мал, и поглощение минеральных веществ аэробно дышащими корнями снизится из-за недостатка O_2. Говорят, что почва хорошо обработана, если она имеет достаточно комковатую структуру, т. е. такую, в которой мелкие почвенные частицы, склеиваясь между собой, образуют более крупные комки. Рыхлая укладка таких комков создает плотную, но хорошо аэрируемую среду. Это именно тот аспект почвенных условий, который зависит от органических компонентов, поскольку почвенные гранулы склеиваются в комки слизью, выделяемой почвенными микроорганизмами, потребляющими органическое вещество. Таким образом, внесение органических удобрений необходимо лишь тогда, когда этого требует физическое состояние почвы. В условиях, обеспечивающих оптимальный рост растений в полностью неорганической среде, например в хорошо аэрируемом кварцевом песке с внесением

раствора минеральных солей, органические добавки, как правило, не дают дополнительного прироста.

Органические остатки часто содержат множество минеральных соединений, высвобождающихся при разложении органических веществ и используемых затем растениями. Хотя такие минеральные вещества можно вносить в почву непосредственно в растворе, органические остатки благодаря их медленному и равномерному разложению являются источником не только основных минеральных веществ, но и микроэлементов, которые часто отсутствуют в современных минеральных удобрениях. Поэтому внесение органических удобрений в почву может быть целесообразным путем вовлечения в круговорот органических веществ. Однако нет никаких данных, свидетельствующих о том, что при внесении органических удобрений в почву питательные качества растений улучшаются по сравнению с теми же качествами растений, выращенных в хорошо сбалансированном минеральном растворе. Об этом следует помнить при обсуждении внушительных заявлений защитников «органического садоводства». Более высокая цена на овощи, выращенные с применением органических удобрений, не гарантирует их лучшую питательную ценность, хотя, возможно, они содержат намного меньше пестицидов, чем другие сельскохозяйственные продукты.

ФИКСАЦИЯ АЗОТА

Одной из важнейших задач биохимиков, заинтересованных в увеличении продуктивности сельского хозяйства, является повышение эффективности азотфиксации, так как рост растений чаще всего лимитирует недостаточное снабжение их фиксированным азотом. Азот в форме стабильной молекулы N_2 составляет 80% атмосферы. Перед фиксацией (восстановлением азота до аммиака) эта молекула должна каким-то образом дестабилизироваться и расщепиться. Образующийся при фиксации аммиак (NH_3) может поглощаться корнями растений как таковой или после его окисления почвенными микроорганизмами до нитратов (NO_3^-). В большинстве почв образование NO_3^- из NH_3 происходит настолько быстро, что бóльшая часть азота поглощается корнями в виде NO_3^-.

Фиксация азота осуществляется главным образом некоторыми свободно живущими бактериями, потребляющими органическое вещество почвы. К ним относятся, например, аэробная форма *Azotobacter* и анаэробная — *Clostridium*. Бактерии рода *Rhizobium*, которые тоже участвуют в фиксации азота, живут в корневых опухолях или *клубеньках* определенных видов растений (рис. 7.3). Растение-хозяин принадлежит обычно к семейству бобовых, включающему горох, бобы, сою, люцерну, клевер и вику. Недавно проведенные исследования показали, что

Рис. 7.3. Клубеньки на корнях сои. (С любезного разрешения компании по производству нитрагина.)

азотфиксирующие бактерии рода *Spirillum* окружают корни тропической травы *Digitaria*. Эта слабая ассоциация корней травы и бактерий в ризосфере, возможно, представляет промежуточную эволюционную стадию между свободноживущим азотобактером и локализованным в клубеньках ризобиумом. Растение «привлекает» бактерии с помощью органических корневых выделений. Микроорганизмы ризосферы в свою очередь снабжают растения фиксированным азотом. Некоторые сине-зеленые водоросли (такие, как *Anabaena* и *Nostoc*) и фотосинтезирующие бактерии (Rhodospirillum) могут фиксировать атмосферный азот, энергетически сопрягая этот процесс с фотосинтезом. Указанные организмы являются наиболее выраженными автотрофами биологического мира, хотя некоторые штаммы *Anabaena* живут и эффективно фиксируют азот лишь в ассоциации с особыми «карманчиками» водяного папоротника *Azolla*. Причины этого явления не выяснены.

Взаимовыгодная ассоциация двух организмов называется *симбиозом*. Так как ни *Rhizobium*, ни растение-хозяин в отдель-

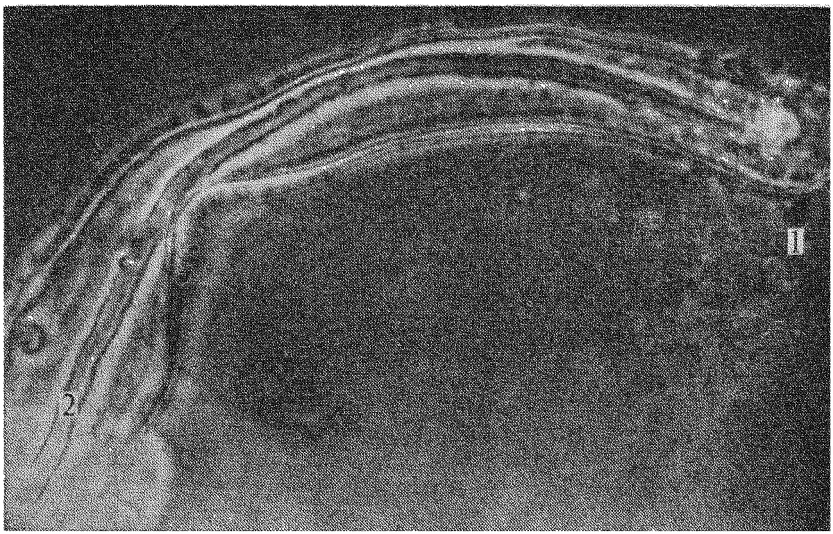


Рис. 7.4. Заражение белого клевера бактериями *Rhizobium trifolii* происходит через клетки корневых волосков. Обратите внимание на значительное накопление клеток ризобиума (*1*) на кончике корневого волоска и преломляющую свет инфекционную нить (*2*) внутри корневого волоска. Отдельные бактериальные клетки своими концами прикреплены к продольным сторонам клеточной стенки корневого волоска. (С любезного разрешения F. B. Dazzo, Michigan State University.)

ности не способны фиксировать и восстанавливать атмосферный азот, биологический комплекс в клубеньке нужно рассматривать как симбиотическую ассоциацию бактерий и растения-хозяина. Каждый тип растения-хозяина имеет свой собственный симбиотический *Rhizobium*. Взаимное узнавание растения-хозяина и бактерий осуществляется путем прикрепления особого белка (*лектина*), находящегося на поверхности клеток корневого волоска, к специфической бактерии. После прикрепления к хозяину вторгающийся организм проникает в клетки необычно искривленных корневых волосков, которые, очевидно, деформируются под влиянием выделяемых бактериями ростовых гормонов группы ауксина (см. гл. 9). Внутри клетки-хозяина бактерии делятся, и образовавшееся потомство изменяет свою форму, превращаясь в *бактероиды*, содержащиеся в *инфекционной нити*, которая проходит от верхушки клеточной стенки корневого волоска через центр клетки (рис. 7.4). Окончательным результатом такого проникновения бактерий является чрезвычайно сильное разрастание клеток корня, приводящее к образованию бородавчатых выпуклостей, называемых *клубеньками*. Ризобиум

способен эффективно фиксировать азот, лишь находясь в клубеньках такого типа.

Ассоциация между *Spirillum* и его растением-хозяином тоже относится к симбиотической, но она ограничена поверхностью корней. Это менее прочный тип ассоциации, так как *Spirillum* можно выращивать отдельно от хозяина при наличии достаточного количества питательных веществ. Поэтому ученые изучают возможность крупномасштабного культивирования этих бактерий в качестве источников фиксированного азота. Было также показано, что иногда данные бактерии живут в ассоциации с кукурузой. Это открывает возможность выведения штаммов, способных к фиксации азота на тех видах растений, которые обычно не имеют азотфиксирующих бактерий.

Фиксация азота осуществляется Fe^{2+}- и Mo^{-}-содержащим ферментом *нитрогеназой*. Растения, живущие в ассоциации с азотфиксирующими бактериями и зависящие от этого фермента, не реагируют на добавление азотсодержащих удобрений, так как аммиак (NH_3), присутствующий в них или образованный из внесенного азотсодержащего материала, подавляет активность генов, управляющих синтезом нитрогеназы. Поэтому попытки повысить уровень азотфиксации включают поиски азотфиксирующих бактерий, лишенных способности регулировать синтез нитрогеназы по принципу «обратной связи». В регулируемый механизм, очевидно, вовлечен фермент *глутаминсинтетаза*, поскольку синтез нитрогеназы происходит лишь при высоком содержании глутаминсинтетазы. Недавно были найдены мутантные бактерии, содержащие большое количество глутаминсинтетазы. Они продолжают синтезировать нитрогеназу даже в присутствии NH_3. Таким образом, поиск бактерий с высокой эффективностью азотфиксации кажется многообещающим.

Кроме нитрогеназы, которая связывается с молекулой N_2 и дестабилизирует ее, для восстановления N_2 до NH_3 необходимы сильный восстановитель и АТР. Ферредоксин — переносчик электронов, участвующий также и в фотосинтезе, — служит главным восстанавливающим агентом. При симбиотической азотфиксации АТР поставляется растением-хозяином и количество фиксированного азота часто ограничивается скоростью фотосинтеза. Поэтому «удобряя» растение, например сою, двуокисью углерода, в принципе можно повысить общую фиксацию азота благодаря увеличению количества метаболитов, образующихся при фотосинтезе. Однако это трудно осуществить на практике при возделывании полевых культур.

Все азотфиксирующие системы можно отравить даже следовыми количествами кислорода. Это означает, что фермент нитрогеназа даже в аэробных клетках должен содержаться в основном в анаэробных условиях. В корневых клубеньках бобовых это достигается с помощью *леггемоглобина* (LHb) — красноватого

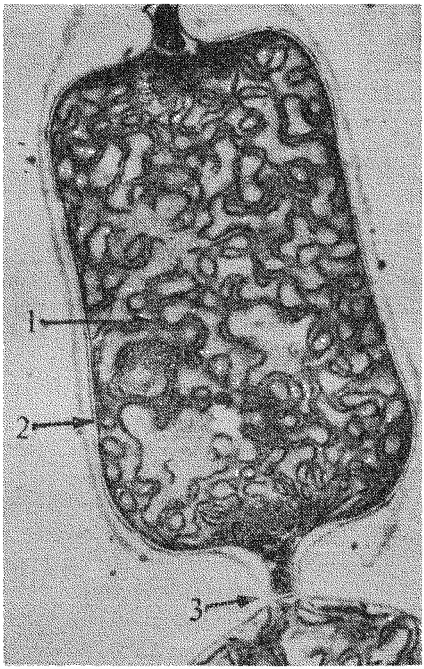


Рис. 7.5. Электронная микрофотография гетероцисты сине-зеленой водоросли *Anabaena cylindrica.* Гетероциста, заключенная в толстую оболочку (*2*), отделена от соседней вегетативной клетки тонкой перегородкой (*3*). Обратите внимание, что мембраны тилакоидов (*1*) распределены по всей цитоплазме. Аналогичная картина наблюдается и в других сине-зеленых водорослях; ×21 000. (С любезного разрешения N. Lang, University of California at Davis.)

железосодержащего аналога животного пигмента. Подобно гемоглобину крови и миоглобину мышц, леггемоглобин может связываться с кислородом:

$$LHb + O_2 \rightleftharpoons LHb \cdot O_2.$$

Такое связывание обеспечивает эффективное удаление кислорода, находящегося поблизости от нитрогеназы, и оптимальные скорости азотфиксации. Кислород, связанный с леггемоглобином, может быть также использован для образования АТР в процессе дыхания. Это имеет очень большое значение, так как для фиксации азота необходимы значительные количества АТР. Как правило, чем краснее клубенек, тем активнее в нем идут процессы азотфиксации. В азотфиксирующей сине-зеленой водоросли *Nostoc* нитрогеназа, очевидно, локализована в *гетероцистах,* специальных нефотосинтезирующих анаэробных клетках (рис. 7.5). Эта структурная организация служит также для изоляции азотфиксирующей системы от кислорода, выделяющегося в процессе фотосинтеза.

Некоторые микроорганизмы, обитающие в почве, могут окислять аммиак (NH_3) до нитратов (NO_3^-). Большинство растений предпочитают поглощать и использовать азот, внесенный в виде нитрата, хотя такой азот в итоге включается в растительный материал в форме высоковосстановленных аминогрупп (—NH_2). Фермент *нитратредуктаза* восстанавливает нитраты обратно до аммония с помощью восстановленных дыхательных переносчиков, таких, как NADPH. Нитратредуктаза, вероятно, содержит молибден в своем активном центре, и это, возможно, является главной метаболической ролью молибдена в растениях. Восстановление NO_3^- до NH_3 может, очевидно, происходить через такие промежуточные со-

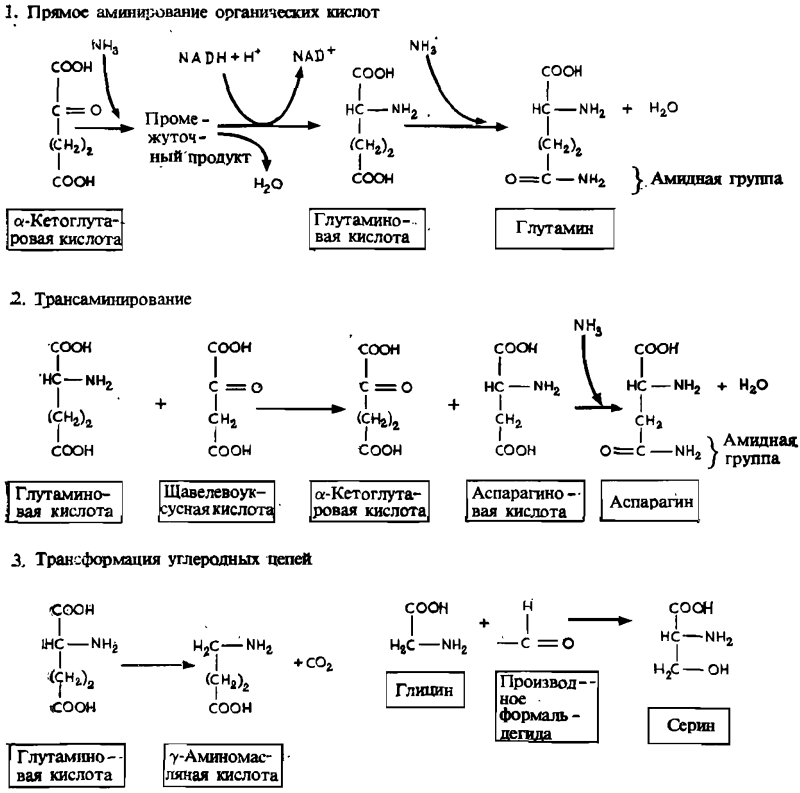


Рис. 7.6. Три способа образования аминокислот.

единения, как азотистая кислота (HONO) и гидроксиламин (NH_2OH).

Аммиак токсичен для растительных клеток, поэтому он не должен накапливаться в них в больших количествах. Аммиак обычно превращается в аминокислоты, вступая в реакцию с α-кетоглутаровой кислотой (метаболит цикла Кребса), в результате чего образуется *глутаминовая кислота*, а при дальнейшем добавлении аммиака — глутамин, амид глутаминовой кислоты (рис. 7.6). Другие аминокислоты синтезируются в ходе ферментативного процесса *переаминирования*, при котором глутаминовая кислота взаимодействует с другими кетокислотами, предшественниками новых аминокислот, перенося на них свою аминогруппу и превращаясь вновь в α-кетоглутаровую кислоту. *Аспарагиновая кислота* является одним из первых продуктов реакции переаминирования. В этом случае рецептором аминогруппы служит щавелевоуксусная кислота. При дополнительном связывании аммиака с аспарагиновой кислотой образуется *аспа-*

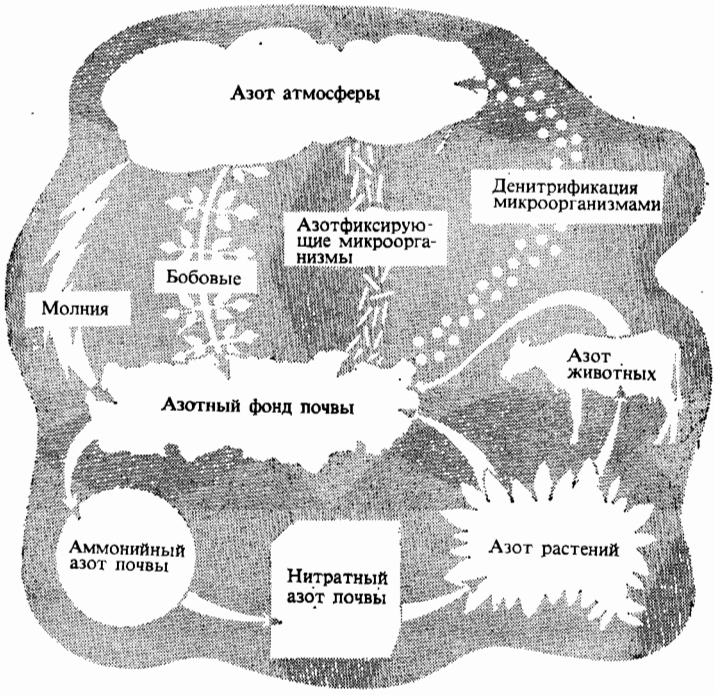


Рис. 7.7. Круговорот азота. Азот почвы, живых существ и атмосферы находится в состоянии постоянного круговорота.

рагин — амид аспарагиновой кислоты. Преимущественно в форме этих четырех компонентов — глутаминовой кислоты, глутамина, аспарагиновой кислоты и аспарагина — и транспортируется фиксированный азот от клеток корня по всему растению[1]. Некоторые аминокислоты образуются путем модификации углеродного остова предсуществующей аминокислоты.

Таким образом, общий круговорот азота в природе представляет собой обратимый переход его свободной газообразной формы в атмосфере в фиксированную форму в почве или биологической системе. В растительных клетках поглощенные нитраты вновь восстанавливаются до аммиака, который затем связывается с определенными органическими кислотами, в результате чего образуются аминокислоты, а затем белки. Эти вещества перевариваются животными и превращаются в животные белки и азотистые продукты обмена — мочевину и мочевую кислоту. В конечном счете все животные и растения отмирают и разла-

[1] В клубеньковых растениях из сем. бобовых главной формой органического азота, двигающегося вверх по ксилеме, являются замещенные производные мочевины (*уреиды*).

гаются в почве с образованием простых азотистых веществ, таких, как аммиак. Эти вещества постоянно рециркулируют через биологические системы, создавая *круговорот азота* (рис. 7.7). Благодаря действию денитрифицирующих бактерий фиксированный азот в виде свободного молекулярного азота возвращается в атмосферу, откуда он опять может фиксироваться бактериями. Денитрификация — довольно расточительный процесс. Его можно теперь замедлить в почве с помощью химических соединений, специально предназначенных для этой цели. Их применение должно оказать существенную помощь сельскому хозяйству.

Фермент нитрогеназа, который связывается с молекулой $N_2(N{\equiv}N)$ и восстанавливает ее до аммиака (NH_3), может также присоединять ацетилен ($HC{\equiv}CH$) и восстанавливать его до этилена ($HC{=}CH$). Обнаружение этой активности лежит в основе метода, с помощью которого азотфиксирующую активность растения можно определить непосредственно в поле. Определенное количество ацетилена в виде газа вносится в корнеобитаемую среду растения и через некоторое время удаляется. Количество ацетилена, превращенное в этилен, служит показателем азотфиксирующей способности корней данного растения. Поскольку как ацетилен, так и этилен являются газами, даже незначительные их количества можно анализировать методом газовой хроматографии, позволяющим без больших затрат быстро получать точные данные. Используя этот метод, физиологи растений исследовали азотфиксирующую способность растений сои в онтогенезе и изучили физиологические факторы, влияющие на эффективность процесса. Это важно для выявления путей дальнейшего повышения продуктивности растений.

ПОГЛОЩЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ИЗ ПОЧВЫ И ТРАНСПОРТ ИОНОВ ЧЕРЕЗ КЛЕТОЧНЫЕ МЕМБРАНЫ

Теперь, когда мы рассмотрели минеральные элементы, необходимые для нормального роста растений, следует обсудить, как они поступают в растение из внешнего мира. Минеральные вещества обычно поглощаются из почвы с помощью корней. Поскольку они могут поступать в небольших количествах также и через листья, внекорневое внесение некоторых микроэлементов стало стандартным сельскохозяйственным методом. Минеральные вещества почти всегда поглощаются растением в форме ионов. Эти ионы должны сначала пересечь плазмалемму, чтобы проникнуть в цитоплазму, а затем и мембрану, окружающую вакуоль или какую-либо клеточную органеллу, с тем чтобы попасть в тот или иной внутренний компартмент цитоплазмы.

Диффузия

Ионы могут проникать через мембрану пассивно или активно, что, вероятно, происходит в разных участках мембраны. Ионы, диффундирующие через мембрану в том и другом направлении, перемещаются благодаря своей собственной кинетической энергии, не потребляя в этом процессе ни АТР, ни другие богатые энергией соединения. Способность некоторых видов молекул проникать через клеточные мембраны связана с их растворимостью в липидах. Поскольку мелкие липидорастворимые молекулы проходят через мембраны быстрее, чем более крупные, участки, через которые происходит такое перемещение, очевидно, лучше всего можно представить в виде маленьких липидных каналов, пересекающих мембрану. Хотя неорганические ионы не растворяются в липидах, они тоже могут проникать через мембрану. В последнее время получены данные, позволяющие предполагать, что неорганические ионы проходят через мембрану по водным белковым каналам, получившим название *пермеаз*.

Одни ионы диффундируют через мембрану значительно быстрее чем другие, что свидетельствует о ионной специфичности пермеаз. Коэффициент проницаемости P описывает относительную способность различных ионов диффундировать через мембрану при сравнимых стандартных градиентах. Так как большинство мембран более проницаемо для K^+, чем для других ионов, значение P для K^+ условно принято за 1,0. В гигантских клетках водоросли *Nitella* коэффициенты проницаемости для Na^+ и Cl^- равны соответственно 0,18 и 0,033. Из бактерий и грибов были выделены полипептиды и белки, способные образовывать соответствующие каналы для определенных ионов. Такие вещества, названные *ионофорами*, при добавлении к искусственным липидным мембранам вызывают увеличение скорости диффузии данного иона в миллион раз. Поскольку подобные соединения нарушают нормальную избирательную проницаемость мембран, они могут выступать в качестве антибиотиков, убивая определенные виды клеток. Антибиотик грамицидин, рассмотренный раньше, относится к соединениям этого типа.

Происхождение и роль трансмембранного потенциала в транспорте ионов

Так как все ионы заряжены, скорость их диффузии и распределения в равновесном состоянии определяется не только проницаемостью мембраны и различиями в концентрации ионов по обе ее стороны (*химический потенциал*), но также и *электрическим потенциалом*, возникающим между внутренней и внешней сторонами мембраны. Поэтому мы говорим, что движе-

ние ионов обусловлено *градиентом электрохимического потенциала*. Обычно растительные клетки на внутренней стороне своих мембран имеют отрицательный потенциал, что приводит к преимущественному поглощению катионов (+) по сравнению с анионами (—). Необходимо более детально обсудить этот потенциал.

Если разделить мембраной растворы с разной концентрацией свободно диффундирующих ионов, то между двумя ее сторонами возникнет напряжение, называемое *трансмембранным потенциалом*. Его можно измерить с помощью двух микроэлектродов, соединенных с чувствительным вольтметром. Один электрод, сделанный из стеклянного капилляра с диаметром приблизительно 1 мкм, вводится через клеточную стенку и плазмалемму внутрь клетки, а другой, электрод сравнения, располагается вне клетки (рис. 7.8). В клетках с большой центральной вакуолью внутренний электрод обычно проникает не только через плазмалемму, но и через тонопласт, так что измеряемые величины представляют собой разность потенциалов между вакуолью и клеточным окружением. Подобные измерения показывают, что разность потенциалов колеблется от 50 до 200 мВ, причем содержимое клетки характеризуется более отрицательным зарядом.

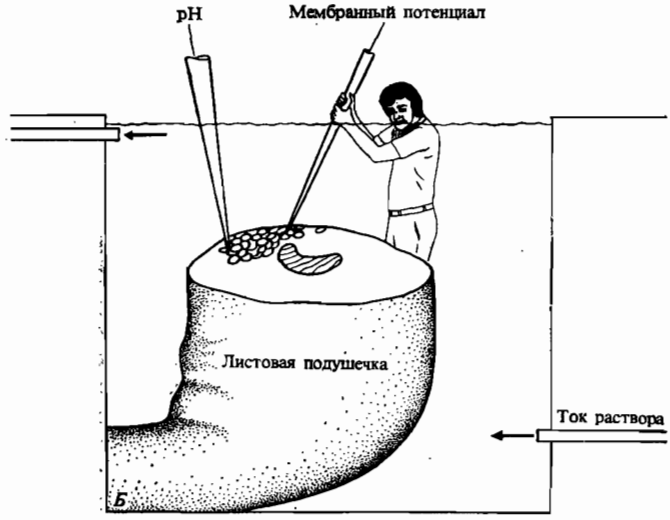
Трансмембранный потенциал частично обусловлен избирательной проницаемостью клеточной мембраны, что ограничивает скорость движения одного иона относительно другого. K^+, например, может проникать через мембрану значительно быстрее, чем Cl^-. Если оба этих иона внутри клетки имеют более высокую концентрацию, чем вокруг нее, то более быстрая нетто-диффузия ионов K^+ наружу по градиенту концентрации в конечном итоге приведет к возникновению более высокого отрицательного заряда внутри клетки, так как там останется избыточное количество Cl^-.

Активный транспорт (прокачивание ионов через мембрану) представляет собой, вероятно, самый важный регулятор трансмембранного потенциала. Некоторые детали этого процесса мы обсудим позже. Вначале рассмотрим последствия активного транспорта ионов *какого-либо одного типа только в одном направлении*. Такой процесс называется *электрогенным*, так как ведет к накапливанию отрицательных зарядов на одной стороне мембраны и положительных — на другой. Одним из главных ионов, участвующих в создании трансмембранного потенциала, является H^+. При откачивании H^+ из клетки внутри нее возникает отрицательный потенциал.

Возникнув однажды, трансмембранный потенциал в свою очередь может влиять на последующее движение ионов. Предположим, например, что трансмембранный потенциал клетки составляет —166 мВ, причем внутреннее содержимое клетки за-

А

Рис. 7.8. *А.* Устройство, используемое для измерения трансмембранного потенциала растительных клеток. Обратите внимание, что микроэлектрод с суженным концом проникает в вакуоль, тогда как более крупный электрод сравнения находится в растворе, омывающем ткань. Ионы могут свободно диффундировать между омывающим раствором и клеточными стенками. (С любезного разрешения R. Racusen, University of Maryland.)



Б. Электрофизиолог Ричард Ракусен «демонстрирует» использование микроэлектродов для измерения внутреннего потенциала и внешнего pH клетки листовой подушечки у *Samanea saman.* Стеклянный электрод для измерения pH, проницаемый для ионов H^+, является микрокопией электрода обыкновенного pH-метра.

ряжено отрицательно. Этот внутриклеточный отрицательный потенциал вызывает диффузию в клетку положительно заряженных ионов, таких, как K^+. Одновременно будет подавлено поступление отрицательно заряженных ионов, например Cl^-. Количественную зависимость между трансмембранным потенциалом и диффузионными потоками какого-либо иона, например K^+, можно рассчитать по формуле, называемой *уравнением Нернста* (см. ниже).

Некоторые незаряженные молекулы, такие, как сахароза, проникают через мембрану вместе с тем или иным ионом, обычно H^+. Этот процесс, называемый *котранспортом* или *симпортом*, играет особенно важную роль в регуляции движения сахарозы во флоэму и из нее (см. гл. 8).

Поступление в клетки флоэмы комплекса H^+ — сахароза («загрузка») и его выделение из клеток флоэмы («разгрузка»), вероятно, происходят путем перемещения молекул через мембрану с участием пермеазы. Незаряженные молекулы сахарозы «проталкиваются» через пермеазу ионами H^+, причем направление нетто-диффузии определяется электрохимическим градиентом H^+.

Уравнение Нернста связывает электрический потенциал внутри клетки с распределением заряженных ионов:

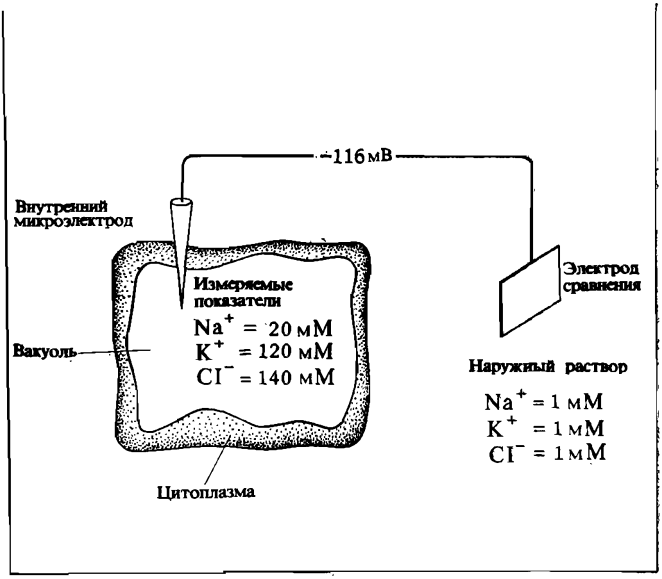
$$E = \frac{-58}{n} \lg \frac{C_i}{C_o},$$

где E — трансмембранный потенциал (мВ), измеренный с использованием заземленного электрода вне клетки;
n — валентность и заряд иона;
C_i — концентрация (молярность) иона внутри клетки;
C_o — концентрация (молярность) иона вне клетки.

Предположим, что $E = -116$ мВ. Для одновалентных катионов, например Na^+ или K^+, $n = 1$ и $\lg \frac{C_i}{C_o} = \frac{-116}{-58} = 2$. Так как 2 — это $\lg 100$, K^+ и Na^+ будут диффундировать в клетку без затраты метаболической энергии до тех пор, пока внутренняя концентрация каждого иона не будет равна 10^2, или $100\times$ наружная концентрация. С другой стороны, диффузия одновалентного аниона, например Cl^-, приведет к тому, что его внутренняя концентрация будет составлять лишь 10^{-2}, или $0{,}01\times$ внешняя концентрация.

Типичные величины трансмембранного потенциала и концентрации K^+, Na^+ и Cl^- внутри вакуоли клетки высшего растения показаны ниже. Концентрация Na^+ внутри клетки меньше величины, рассчитанной по уравнению Нернста, а концентрация

K^+ и Cl^- — больше. Очевидно, Na^+ активно транспортируется из клетки, а K^+ и Cl^- — в клетку. K^+ — единственный элемент, фактическая концентрация которого близка к рассчитанной по уравнению Нернста.



Активный транспорт ионов

Кроме диффузии ионов, осуществляемой через определенные участки мембраны благодаря градиенту электрохимического потенциала, ионы перемещаются также через специфические зоны мембраны, называемые *насосами*, с затратой энергии, запасенной обычно в форме АТР. Таким образом, в отличие от диффузии, которая происходит лишь *по* градиенту электрохимического потенциала, активный транспорт с использованием насосов состоит в переносе ионов *против* этого градиента.

Выше уже обсуждалось, что при активном транспорте какого-то одного иона в одном направлении трансмембранный потенциал изменяется. Однако активный транспорт не обязательно должен быть электрогенным. Движение двух ионов с одинаковым зарядом (например, K^+ и H^+) в противоположных направлениях или двух ионов с одинаковыми по величине, но разными по знаку зарядами (например, K^+ и Cl^-) в одном направлении представляет собой электронейтральный процесс, так как баланс катионов и анионов по обе стороны мембраны

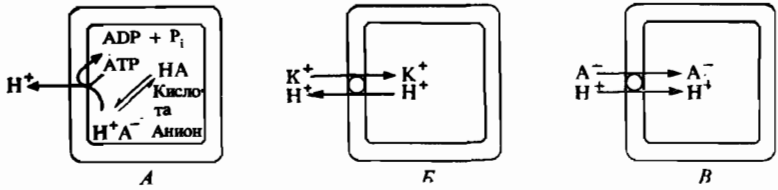


Рис. 7.9. Электрогенный и электронейтральный транспорт ионов. *А.* **Электрогенная секреция H^+ повышает электроотрицательность клеточного содержимого по сравнению с внеклеточным пространством.** *Б.* **Выделение H^+ компенсируется поглощением K^+.** *В.* **Выделение H^+ компенсируется выделением аниона.**

при этом не изменяется (рис. 7.9). В корнях ионы H^+ часто обмениваются на K^+. K^+ поглощается из почвенного раствора или с поверхности почвенных частиц, на которых он адсорбируется. В результате одновременного экспорта ионов H^+ внешний раствор становится более кислым, что может способствовать распаду почвенных частиц. Аналогичным образом поглощение анионов, например NO_3^-, уравновешивается выделением бикарбоната (HCO_3^-) или органических анионов, таких, как малат.

Для того чтобы экспериментально установить, перемещаются ли ионы через мембрану путем диффузии или с помощью активного транспорта, используют вещества, ингибирующие синтез АТР. Самые простые опыты такого типа проводят в темноте. При этом фосфорилирование в хлоропластах прекращается, и митохондрии становятся главными центрами синтеза АТР. Затем к клеткам добавляют метаболические яды, такие, как 2,4-динитрофенол, азид натрия, цианид натрия или *м*-хлоркарбонилцианидфенилгидразон, препятствующие синтезу АТР в митохондриях. (При проведении подобных экспериментов на свету для предотвращения фотофосфорилирования в хлоропластах необходимо применять дополнительные ингибиторы, например диурон.) Если обработать растение эффективным ингибитором в соответствующей концентрации, активный транспорт прекратится, как только растение израсходует запасы АТР. Диффузия ионов, по-видимому, будет продолжаться, однако ее доля, обусловленная генерацией электрического потенциала путем активных процессов, будет снижена. Аналогичные результаты можно получить также и в темноте в атмосфере без O_2, так как в анаэробных условиях окислительное фосфорилирование в митохондриях осуществляется крайне неэффективно. Анаэробные условия в корнеобитаемой зоне растений, выращиваемых на затопленной почве, могут снижать их способность поглощать ионы, что, вероятно, приводит к недостаточному снабжению растений минеральными веществами.

Опыты с изолированными корнями, помещенными в солевые растворы, помогли физиологам понять, как функционируют ион-

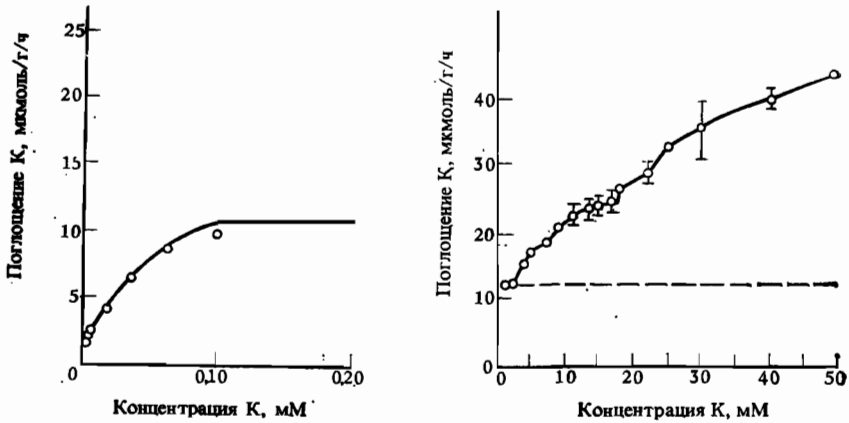


Рис. 7.10. Скорость поглощения калия корнями ячменя как функция концентрации KCl в растворе. Концентрация Ca равна 0,5 мМ. Низкая (*А*) и более высокая (*Б*) концентрация KCl. (Epstein et al. 1963. Proc. Nat. Acad. Sci., **49**, 684—692; Epstein, Rains. 1965. Proc. Nat. Acad. Sci., **53**, 1320—1924.)

ные насосы при поглощении солей. Скорость поглощения определенного элемента, который используют обычно в виде радиоактивного изотопа, измеряют при разных концентрациях других элементов в растворе. Типичный опыт на корнях овса показывает, что при повышении концентрации K^+ с 0 до 0,02 мМ скорость его поглощения увеличивается линейно, а затем этот прирост становится более медленным по мере того, как концентрация K^+ приближается к 0,20 мМ (рис. 7.10, *А*). Большинство других ионов поглощается медленнее, чем K^+, тем не менее кривые их поглощения похожи на кривую, полученную для K^+. Особый интерес представляет то, что кривые поглощения ионов имеют сходство с графиками, характеризующими зависимость скорости ферментативных реакций от концентрации субстрата (см. рис. 2.16). Поэтому возможно, что мембранные белки функционируют как ферменты, облегчающие движение ионов через мембрану. При этом скорость поглощения определенного иона достигает своего максимума тогда, когда все центры переноса в этих белках, предназначенные для данного иона, оказываются занятыми.

Когда концентрация KCl во внешней среде становится выше первого «уровня насыщения» — от 1 до 50 мМ (рис. 7.10, *Б*), скорость поглощения K^+ вновь возрастает. Однако при таких высоких концентрациях соли специфичность для иона K^+ снижается, так как его поглощение может изменяться под влиянием самых разнообразных ионов. Пока не установлено, участвуют ли в поглощении ионов K^+ многие переносчики разных типов (один из них специфичен для иона K^+, а другие имеют актив-

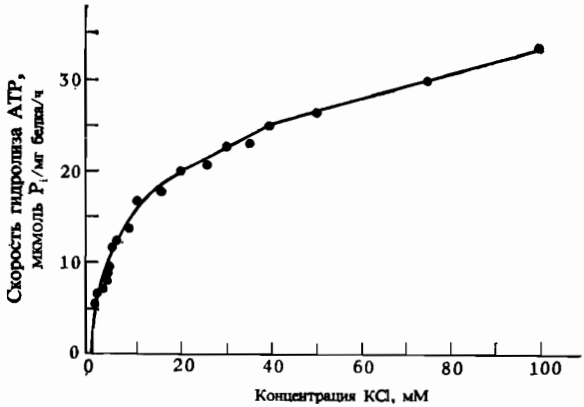


Рис. 7.11. Влияние KCl на гидролиз АТР до ADP+P_i измеряли в обогащенной плазматическими мембранами фракции, полученной из корней овса. Мембранная фракция была приготовлена по схеме, приведенной на рис. 2.1. Реакционная смесь содержала АТР, $MgSO_4$ и KCl, pH 6,5. При выделении P_i образуется окрашенное вещество, измеряемое спектрофотометрически. (Leonard, Hodges. 1973. Plant Physiol., 52, 6—12, с изменениями.)

Рис. 7.12. Гипотеза «переносчика», объясняющая поглощение ионов клетками корней. Белок X^-, присутствующий в плазмалемме, образует комплекс с K^+ на наружной стороне мембраны. Этот комплекс перемещает K^+ через мембрану и вводит его в цитоплазму, используя энергию, освобождающуюся при гидролизе АТР до ADP+P_i. Затем переносчик подхватывает другой ион K^+.

ные центры, которые могут быть заняты несколькими различными катионами) или за все фазы поглощения K^+ отвечает один переносчик.

На плазмалемме клеток корня овса недавно был обнаружен фермент, способствующий гидролизу АТР до ADP и P_i в присутствии K^+. Помимо того что активность этой АТР-азы повышается при наличии K^+ в среде (рис. 7.11), зависимость такого эффекта от концентрации K^+ имеет поразительное сходство с графиком поглощения K^+ интактными корнями овса (ср. с рис. 7.10). Очевидно, этот фермент действует как переносчик,

использующий для транспорта ионов K^+ через плазмалемму энергию, образующуюся при распаде АТР. Хотя детали механизма активного транспорта остаются в основном невыясненными, имеющиеся данные позволяют предполагать, что мембранный белок-переносчик вначале связывается со своим специфическим ионом, а затем изменяет свою конфигурацию под влиянием АТР. Когда же переносчик в конце концов расщепляет АТР, его конфигурация возвращается в первоначальное состояние и ион высвобождается, но уже на противоположной стороне мембраны (рис. 7.12).

Взаимодействие и антагонизм ионов

Некоторые ионы могут влиять на поглощение и транспорт других ионов (рис. 7.13). Например, повышение концентрации Rb^+ во внешнем растворе снижает поглощение K^+, и наоборот; Cl^- и Br^- также действуют как взаимные антагонисты. Наличие Na^+, напротив, оказывает незначительное влияние на поглощение Rb^+, но снижает поглощение Li^+. По-видимому, определенные группы ионов «конкурируют» за специфические участки локализованного в мембране переносчика. Эти участки, очевидно, соответствуют геометрии конкурирующих ионов.

Иногда поглощение того или иного иона может предотвратить вредные влияния, обусловленные избыточным поглощением другого иона. Например, K^+ и другие одновалентные катионы имеют тенденцию уменьшать вязкость цитоплазмы и увеличивать текучесть и проницаемость мембран, тогда как двухвалент-

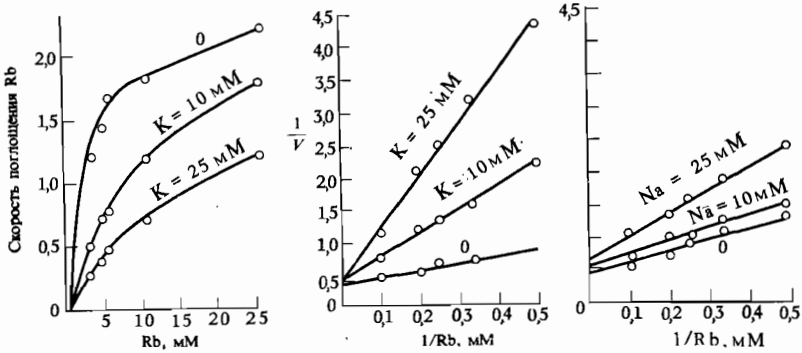


Рис. 7.13. Конкурентное влияние K^+ и Na^+ на поглощение Rb^+. *Слева* — обычный график; *справа* — графики зависимости величин, обратных скорости поглощения Rb^+, от величины, обратной концентрации Rb^+. Такие графики, построенные по методу двойных обратных величин, в случае ферментативных реакций обычно дают прямые линии (см. рис. 2.17). Видно, что K^+ оказывает конкурентное влияние на поглощение Rb^+, тогда как Na^+ проявляет лишь незначительный эффект. (Epstein, Hagan. 1952. Plant Physiol., 27, 457—474, с изменениями.)

ные катионы, например Ca^{2+}, оказывают противоположное влияние. Из-за таких взаимодействий, названных *антагонизмом ионов*, для корректировки дефицита отдельных минеральных веществ под растения обычно вносят смеси солевых растворов, а не отдельные соли.

АПОПЛАСТ И СИМПЛАСТ

Минеральные вещества в виде ионов вместе с водой поглощаются растением из почвы через корневые волоски и другие эпидермальные клетки, расположенные вблизи кончика корня. Во время миграции по растению поглощенные ионы могут диффундировать через *апопласт* или *симпласт* (рис. 7.14). В состав *апопласта* входят влажные стенки всех клеток растения и межклеточное пространство. Стенки смежных клеток находятся в физическом контакте, и, за исключением нескольких специализированных участков, таких, как пояски Каспари, все они образуют непрерывную зону, через которую вода и ионы могут диффундировать свободно, не встречая на своем пути барьеров проницаемости. В связи с этим такие клеточные стенки называют иногда *свободным пространством*, хотя их отрицательный заряд может оказывать влияние на относительное движение ионов.

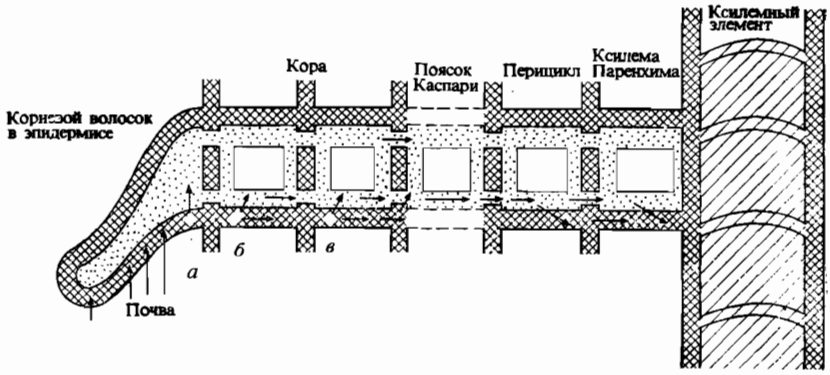


Рис. 7.14. Схематическое изображение, показывающее апопласт и симпласт на поперечном срезе корня. Более темные зоны (клеточные стенки, межклетники и неживые клетки ксилемы) составляют апопласт, тогда как светлые зоны, состоящие из цитоплазмы, плазмодесм и транспортных клеток флоэмы, образуют симпласт. Вакуоль не является составной частью ни той, ни другой системы. Пояски Каспари нарушают непрерывность апопласта. Поэтому все ионы, поглощенные корневыми волосками, должны пересечь плазмалемму на участках (*а, б, в*), находящихся слева от пояска Каспари, в результате чего они проникают в симпласт. После пересечения пояска Каспари ионы вновь должны пройти через плазмалемму, чтобы проникнуть в ксилемный элемент и транспортироваться вверх к побегу. (U. Lüttge, в книге Membrane Transport in Plants; U. Zimmerman, J. Dainty, eds., Berlin, Springer-Verlag, 1974, с изменениями.)

Плазмалемма, окружающая каждый протопласт, отделяет апопласт от *симпласта*. Последний включает: а) связанную с мембраной цитоплазму вакуолизированных клеток; б) мостики, соединяющие большинство клеток высшего растения друг с другом, и в) транспортные клетки флоэмы. Вспомните, что цитоплазматические мостики, называемые *плазмодесмами*, пронизывают клеточные стенки (см. рис. 2.33), давая тем самым возможность молекулам мигрировать от одного протопласта к другому, не пересекая плазмалеммы и не диффундируя через клеточные стенки.

У нас нет достаточно обширной и точной информации об относительном использовании симпластного и апопластного путей передвижения отдельных молекул или ионов. Наши выводы опираются главным образом на косвенные данные, т. е. основаны на индуктивном мышлении. Стенки многих клеток, участвующих в интенсивном обмене метаболитами, содержат многочисленные плазмодесмы, например стенки между мезофиллом и клетками обкладки сосудистых пучков у некоторых C_4-растений (см. гл. 4). Предполагается, что движение ионов и метаболитов в таких зонах происходит по плазмодесмам.

У водного растения *Vallisneria* как $^{86}Rb^+$ (аналог K^+), так и $^{36}Cl^-$ транспортируются по симпласту. После нанесения этих радиоактивных изотопов на один конец отрезанной части листа, плавающего на воде, они были обнаружены на другом ее конце без потери метки в окружающем растворе. Поскольку у *Vallisneria* отсутствует кутикула и непрерывные клеточные стенки соприкасаются с окружающим раствором, сделано заключение, что движение ионов у этого плавающего на воде растения происходит исключительно по симпласту.

Относительно симпластного транспорта у наземных растений имеется меньше сведений. Одним из путей получения такой информации было бы определение ультраструктурными методами, какие молекулы локализованы в плазмодесмах. Подобные опыты на зараженных вирусами растениях показывают, что вирусные частицы передвигаются по плазмодесмам. У большинства растительных вирусов диаметр частиц колеблется от 20 до 80 нм. Внешний диаметр плазмодесмы находится в этих пределах (см. рис. 2.33). Поэтому мелкие вирусные частицы могут проходить по открытой плазмодесме, не изменяя ее структуры. Однако более крупные частицы, по-видимому, изменяют размеры и форму плазмодесм, расположенных между клетками растения-хозяина.

Решение вопроса о том, движутся ли растворенные молекулы по плазмодесмам, связано с чрезвычайно большими техническими трудностями. Фиксаторы, используемые для подготовки растительных тканей с целью изучения их с помощью электронного микроскопа, непригодны в данном случае, так как они мо-

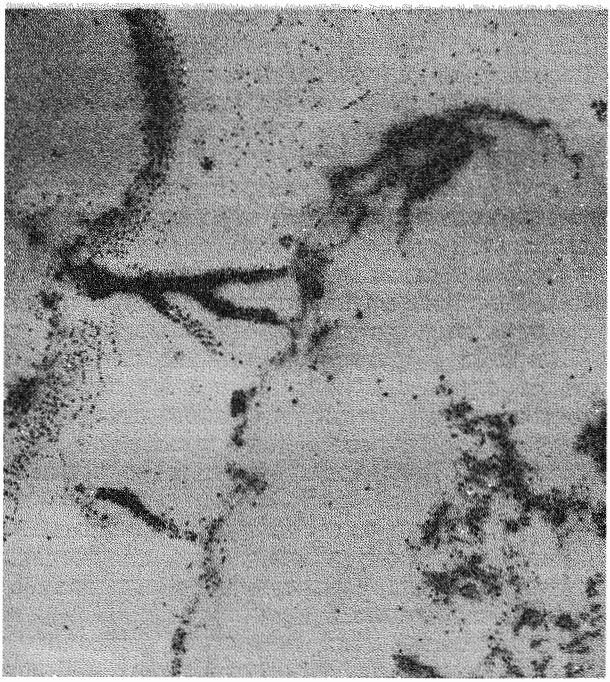


Рис. 7.15. Выявление хлорида в клетках солевой железки галофита *Limonium vulgare* с помощью его осаждения. Черные точки представляют молекулы AgCl. Обратите внимание на высокую концентрацию AgCl в разветвленных плазмодесмах, соединяющих клетку ситовидной трубки с клеткой-спутницей. (H. Ziegler, in: Membrane Transport in Plants; U. Zimmerman, J. Dainty, eds., Berlin, Springer-Verlag, 1974.)

гут растворять и перемещать многие ионы. Чтобы обойти эту трудность, можно обработать ткань реактивом, осаждающим некоторые ионы до фиксации. Например, нитрат серебра ($AgNO_3$) можно использовать для фиксации местоположения хлорид-иона, поскольку Ag^+, взаимодействуя с Cl^- в ткани, образует нерастворимую соль AgCl, обладающую высокой электронной плотностью. Этим методом ионы Cl^- удалось обнаружить в плазмодесмах *Limonium* (рис. 7.15). Другие разработанные недавно методы включают быстрое замораживание растительной ткани при очень низкой температуре с целью иммобилизации ионов, которые затем можно обнаружить и локализовать с помощью электронного микроскопа. В этом приборе ткань подвергается бомбардировке пучком электронов с высокой энергией. Когда активированные таким образом элементы вновь возвращаются на свой исходный энергетический уровень, они испускают рентгеновские лучи. Частота этих лучей характерна для

каждого элемента. Поэтому количественный анализ испускаемых рентгеновских лучей позволяет обнаружить любой элемент. Подобные методы уже использовались для наблюдений за передвижением калия и хлора в замыкающие клетки и из них при открывании и закрывании устьиц (см. рис. 6.14), а также в моторные клетки двигающихся листьев и из них (см. рис. 12.8). Применение этих методов на ультраструктурном уровне дало бы количественную информацию о передвижении ионов по апопласту и симпласту.

Мы мало знаем о силах, управляющих движением ионов по плазмодесмам. Некоторые физиологи растений полагают, что плазмодесмы представляют собой открытые поры, через которые ионы быстро диффундируют, причем скорость и направление нетто-движения определяются исключительно размерами пор и разностью концентрации тех или иных ионов внутри и снаружи клеток. Сейчас невозможно проверить, правильна ли эта интерпретация. У некоторых растений плазмодесма имеет два отдельных канала (см. рис. 2.33): внутреннюю часть центральной десмотрубочки и цитоплазму, лежащую между десмотрубочкой и мембраной, отграничивающей плазмодесму. Не известно, диффундируют ли растворы по обоим этим каналам и какова роль каждого канала.

До недавнего времени лишь немногие физиологи растений признавали важность симпластного транспорта. Объясняется это главным образом тем, что до появления электронного микроскопа плазмодесмы было трудно увидеть. Сейчас исследователи во многих лабораториях уделяют большое внимание таким аспектам, как ультраструктура и электрические свойства плазмодесм, а также локализации в них ионов. Мы вправе ожидать, что в ближайшем будущем наше понимание симпластного транспорта станет значительно более глубоким.

ТРАНСПОРТ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Ионы поступают в растение в результате их диффузии из почвенного раствора в клеточные стенки корневых волосков и других эпидермальных клеток. Затем, прежде чем переместиться в другие части растения, они транспортируются в симпласт или апопласт. Если ион поступает в симпласт, пройдя через плазмалемму наружной клетки корня, то его последующее передвижение от клетки к клетке будет происходить по плазмодесмам. Кроме того, он может двигаться по апопласту, пока не достигнет пояска Каспари (см. рис. 7.14). Так как ни вода, ни растворенные ионы не могут диффундировать через суберинизированные клеточные стенки, образующие поясок Каспари, все ионы, перед тем как двигаться дальше, должны пройти через цитоплазму клеток эндодермы. Одни ионы могут проникать че-

рез мембранные барьеры легче, чем другие. Поэтому свойства плазмалеммы клеток корня важны для контролирования обмена минеральными веществами между почвой и надземными частями растения. Наряду с избирательной проницаемостью мембран большую роль играет также активный транспорт многих ионов. Отрицательно заряженные ионы обычно активно транспортируются в клетку, так как их перемещение в клетку путем диффузии тормозится внутренним отрицательным потенциалом. Избыточное поступление некоторых катионов, например Na^+, благодаря диффузии нейтрализуется активным выделением этих ионов из клетки, т. е. они активно выбрасываются растением.

Проникнув в цитоплазму клетки эндодермы, ионы могут продолжить движение по симпластному пути через плазмодесмы к какой-либо клетке перициклического слоя или, покинув симпласт, они могут достичь посредством диффузии или активного транспорта ксилемы или апопластной зоны стелы. Если ионы продолжают транспортироваться по стеле через симпласт, то в конечном счете они должны будут оставить протопласт и пересечь клеточную мембрану, прежде чем попадут в полость какого-либо мертвого элемента ксилемного сосуда. Мы знаем, что ионы накапливаются в ксилемных трубках в те периоды, когда наблюдается слабый водный ток. Поскольку при этом ионы должны перемещаться как внутрь по меньшей мере одной клетки, так и из нее, очевидно, что две стороны некоторых мембран, вероятно, эндодермальных клеток, обращенные к поверхности и внутрь корня, должны обладать разными ионотранспортными свойствами.

Поступив в ксилему, ионы не могут перейти обратно в симпласт, так как их диффузии препятствует избирательная проницаемость клеточных мембран, в то же время их путь в почву через апопласт блокирован пояском Каспари. Накопление ионов в ксилеме увеличивает концентрацию растворенных веществ в ксилемном соке, что может привести к развитию корневого давления, рассмотренного в гл. 6. Ионы в ксилеме, переносимые восходящим транспирационным током, перед проникновением в протопласт живой клетки должны быть вновь поглощены плазмалеммой. Каков бы ни был путь ионов, растение, очевидно, сводит к минимуму число плазмалеммных барьеров, которые данный ион должен пересечь, чтобы достичь своей конечной цели.

Подвижность минеральных ионов

После поступления в ксилему корня большинство ионов транспортируется в надземные части растения, но некоторые попадают во флоэму и переносятся вместе с другими растворен-

ными веществами к потребляющим клеткам в растущем корневом апексе и к зонам запасания питательных веществ. Вновь поглощенные ионы свободно перемещаются по растению. Однако использование этих ионов в клетке может быть связано с их включением в какую-нибудь структурную молекулу. Формирующиеся ткани требуют непрерывного снабжения всеми основными минеральными ионами. Если все они поступают из почвы, то растение не испытывает никаких трудностей. Однако когда какого-либо минерального иона нехватает, его иногда можно получить при распаде сформировавшихся ранее молекул в старых клетках. Так, N, образующийся при расщеплении аминокислот, и Mg^{2+}, возникающий при распаде хлорофилла, передвигаются из более старых частей растения в молодые растущие клетки. Такое перемещение подвижных питательных элементов осуществляется, вероятно, по флоэме. Удаление этих элементов из более старых клеток ускоряет старение и вызывает появление симптомов минеральной недостаточности в более старых частях растения.

Некоторые минеральные элементы прочно связываются в клетке и, поступив в нее однажды, не выносятся оттуда. Симптомы дефицита таких неподвижных элементов наблюдаются в самых молодых тканях. Ca^{2+} и $Fe^{2+(+)}$ — два элемента, в которых часто ощущается недостаток, что и вызывает развитие заметных симптомов их дефицита в растущих тканях. В отсутствие Ca^{2+} не может формироваться срединная пластинка новых клеток. Поскольку нормальная проницаемость мембраны также зависит от соответствующего обеспечения кальцием, апекс перестает расти и вскоре отмирает. Железо необходимо для синтеза хлорофилла. Оно является также компонентом ферредоксина и цитохромов. При недостатке железа растения часто обнаруживают полную этиоляцию самых молодых листьев. Независимо от того, подвижны или неподвижны дефицитные элементы, нормальный интенсивный рост растения можно восстановить лишь после действительно полного обеспечения его всеми необходимыми элементами питания.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Из 16 потребляемых растениями химических элементов четыре (C, H, O, N) извлекаются ими из содержащихся в *атмосфере* двуокиси углерода, воды и азота в процессе фотосинтеза и азотфиксации; остальные 12 происходят из *материнской породы*. При своем разрушении она дает начало почве, на которой растут растения. Почвенные минеральные вещества поглощаются обычно из раствора. Но растения благодаря своей метаболической активности могут разрушать крупные частицы породы. Поглощение ионов протекает с использованием энергии АТР и,

следовательно, требует аэробных условий в корнеобитаемой среде.

Растения можно выращивать методом *гидропоники*, который заключается в том, что корни растений помещают в аэрируемые химические растворы, содержащие все необходимые питательные *макроэлементы* (K, Ca, Mg, N, S и P) и *микроэлементы*, включая Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B и Cl. В отсутствие или при относительной недостаточности любого элемента появляются типичные *симптомы дефицита*. Их можно устранить путем внесения солей, содержащих необходимые элементы.

C, H, O, N, S и P функционируют преимущественно в качестве компонентов таких структурных элементов, как углеводы, белки и нуклеиновые кислоты; кальций тоже частично выполняет структурную функцию как компонент *пектата кальция*, присутствующего в межклеточном цементирующем веществе растительных тканей. Калий участвует главным образом в регуляции тургора, а другие элементы функционируют преимущественно в качестве коферментов или составных частей коферментов, особенно тех, от которых зависит осуществление окислительно-восстановительных реакций. Сера в форме *сульфгидрильных групп* также может участвовать в окислительно-восстановительных реакциях. *Фосфор* благодаря наличию богатой энергией фосфатной связи служит в качестве посредника во многих биохимических реакциях. *Молибден*, вовлекаемый в восстановление нитратов, не нужен растению, если под него вносят восстановленный азот в форме аммиака, мочевины или аминокислот. Растения, обеспеченные соответствующими минеральными элементами, абсолютно независимы от внесения органических веществ. Однако последние, как правило, улучшают почву, на которой растут растения. Почвенные микроорганизмы вырабатывают вещества, склеивающие мелкие почвенные частицы в более крупные *комочки*. Этот процесс обеспечивает соответствующую аэрацию почвы, предотвращая излишнее уплотнение мелких почвенных частиц.

Фиксация азота, осуществляемая некоторыми свободноживущими бактериями и сине-зелеными водорослями, происходит также и в клубеньках корней бобовых и других растений, зараженных бактериями рода *Rhizobium*. Фиксация сводится к присоединению молекулы N_2 к молибденсодержащему ферменту *нитрогеназе* с последующим АТР-зависимым восстановлением азота до аммиака при использовании электронов и протонов молекул субстрата, которые при этом окисляются. Азотфиксирующая система может также восстанавливать ацетилен в этилен. Этот принцип лежит в основе определения фиксации азота интактными растениями в поле. Внесение восстановленного азота под азотфиксирующие растения, живущие в симбиозе с бактериями, снижает способность последних фиксировать азот в

результате действия механизма ингибирования по принципу обратной связи. Нитрогеназа очень чувствительна также к O_2, и считается, что красноватый *леггемоглобин* (LHb), присутствующий в активных клубеньках, обеспечивает анаэробное окружение путем связывания свободного O_2 в виде $LHb \cdot O_2$. Фиксированный азот быстро появляется в аминогруппе *глутаминовой кислоты* в результате прямого аминирования α-кетоглутаровой кислоты. Глутаминовая кислота в свою очередь может служить для *переаминирования* других кетокислот, превращающихся в аминокислоты.

Движение ионов через мембраны происходит частично благодаря *электрохимическим градиентам* и частично с помощью локализованных в мембранах *насосов.* Когда транспорт осуществляется по электрохимическому градиенту, ионы сначала присоединяются к особым участкам на мембране (*пермеазам*). Затем они проникают в клетку в соответствии с уравнением Нернста, если общий эффект градиента их концентрации по обе стороны мембраны и электрический трансмембранный потенциал обеспечивают движущую силу, направленную внутрь. Трансмембранные потенциалы образуются двумя путями: 1) в результате диффузии как анионов, так и катионов, которые, однако, движутся через мембрану с разными скоростями; 2) благодаря электрогенному транспорту с прямым использованием энергии для прокачивания протонов, анионов или катионов через мембрану против их электрохимических градиентов. Оба этих процесса всегда действуют таким образом, что внутри клетки создается более отрицательный заряд по сравнению с зарядом вне ее.

Окруженные мембранами клетки соединены плазмодесмами и составляют единое целое (континуум), называемое *симпластом,* который отделен от *апопласта* (стенки и межклетники). Ионы могут перемещаться либо по симпласту, либо по апопласту как до прохождения через эндодерму, так и после. Переход ионов из одной системы в другую осуществляется путем избирательного проникновения их через мембрану. Поскольку разные растворенные вещества движутся через нее с неодинаковой скоростью и поскольку даже органеллы окружены мембранами, последние обеспечивают компартментацию биологических систем.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Минеральное питание

Epstein E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, New York, Wiley.

Hewitt E. J., Smith T. A. 1975. Plant Mineral Nutrition, London, English Universities Press.

Метаболизм азота

Beevers L. 1976. Nitrogen Metabolism in Plants, New York, Elsevier.
Brill W. L. 1977. Biological Nitrogen Fixation, Scientific American, **236** (3), 68—81.

Поглощение ионов

Anderson W. P. 1973. Ion Transport in Plants, London-New York, Academic Press.
Clarkson D. T. 1974. Ion Transport and Cell Structure in Plants, New York, McGraw-Hill.
Lüttge U., Higinbotham N. 1979. Transport in Plants, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
Lüttge U., Pitman M. G. eds. 1976. Transport in plants, II. Part A: Cells, Part B: Tissues and Organs, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 2, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
Zimmermann U., Dainty J. 1974. Membrane Transport in Plants, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.

ВОПРОСЫ

7.1. В качестве основных питательных веществ сейчас выделены 16 элементов. Предполагаете ли вы, что в будущем к этому списку могут быть добавлены другие элементы? Если да, то почему они до сих пор еще не были открыты?

7.2. Некоторые питательные вещества считаются основными, так как они представляют собой составную часть главных органических молекул в растении. Назовите две важные органические молекулы, в состав которых входят: а) азот, б) фосфор, в) сера. Какую функцию выполняют остальные основные элементы, которые не входят в структуру органических молекул?

7.3. Опишите подробно, как установить, имеет ли натрий существенное значение для высших зеленых растений.

7.4. Рассмотрите несколько способов, с помощью которых можно определить степень обеспеченности данного растения основными минеральными элементами.

7.5. Растения пшеницы, выращиваемые в среде с дефицитом кремния, становятся высокочувствительными к поражению грибами и могут погибнуть вследствие заражения. Можете ли вы из этого заключить, что кремний является основным элементом для пшеницы? Объясните

7.6. Недостаток железа в почве вызывает хлороз ткани между жилками молодых листьев, тогда как недостаток азота обусловливает общее пожелтение старых листьев. Почему недостаток железа и азота влияет на ткани разного возраста?

7.7. Почва, богатая фосфатом кальция, в действительности поставляет слишком мало фосфора для оптимального роста растений. Объясните.

7.8. Болезнь «мелколистности» персика, которая, как известно, вызывается недостатком цинка, первоначально преодолевалась в поле внесением больших количеств коммерческого сульфата железа. Объясните.

7.9. Внесение удобрений под растения гороха, растущие на почве с азотной недостаточностью, может и не привести к существенному улучшению их роста. Почему?

7.10. Восстановление нитратов до аммиака в зеленой водоросли хлорелла значительно ускоряется под влиянием света. Каков возможный механизм этого влияния?

7.11. Большинство растений растут лучше всего при использовании нитратов в качестве источника азота, но некоторые, по-видимому, предпочитают

ион аммония. Что, по вашему мнению, является биохимической причиной этого различия в поведении растений?

7.12. Проследите биохимические метаболические пути молекул азота и углекислого газа в растении, начиная с атмосферы и кончая их появлением в той или иной аминокислоте.

7.13. Часто наблюдается, что лишайники растут на голой скале. Что является источником их минерального питания? Что говорит это о роли лишайников в почвообразовании?

7.14. Каким образом органическое вещество почвы способствует увеличению сельскохозяйственной продуктивности?

7.15. Почему обработка почв, занятых раньше травами, может вызвать эрозию, смыв почвы водой и ее сиос ветром?

7.16. Проследите путь иона калия по мере его продвижения из почвы к листу. Какие силы вовлечены в это движение?

7.17. Быстро делящиеся клетки апикальной меристемы отделеиы от дифференцированиых сосудистых элемеитов иедифферепцированными клетками зоны растяжения. Каким образом меристематические клетки получают воду и питательные вещества, иеобходимые для их высокой метаболической активиости?

7.18. Поясок Каспари в эндодермальных клетках может играть важную роль в поглощении солей ксилемой корня, а также воды в условиях положительного корневого давления. Объясните функцию пояска Каспари в отмеченных явлениях.

7.19. Вещества могут поступать в клетку различными путями. Каков механизм и каковы движущие силы:

1) быстрого поступления в клетку неионизированной и нерастворимой в липидах молекулы, такой, как сахароза?
2) поступления мелкой липидорастворимой молекулы?
3) «пассивного» поступления положительно заряженного иона?
4) «активного» поступления отрицательно заряженного иона?

7.20. Если растительную клетку с отрицательным внутренним потенциалом поместить в раствор с такой же концентрацией катионов, как и в клетке, то будут ли при этом двигаться катионы? Если будут, то как и почему?

7.21. Какие процессы обусловливают активное поглощение ионов? Назовите два критерия, по которым активное поглощение отличается от пассивного.

7.22. Ионы могут передвигаться от клетки к клетке либо по плазмодесмам, либо пересекая плазмалемму, диффундируя затем через свободное пространство и опять пересекая другую плазмалемму. Какую уникальную функцию выполняет каждый из этих путей?

Глава 8

Передвижение и перераспределение питательных веществ

Двуокись углерода, которая в процессе фотосинтеза связывается в хлоропластах клеток листьев, в конечном счете превращается в углеводы. В виде дисахарида сахарозы молекулы этих углеводов транспортируются к другим органам растения.

Продукты фотосинтеза могут временно запасаться в виде крахмала в хлоропластах и лейкопластах, когда интенсивность фотосинтеза превышает скорость отвода его продуктов к остальным органам растения. Однако крахмал не может транспортироваться как таковой, так как он нерастворим в воде. Перераспределение углеводов может происходить только после превращения крахмала в сахарозу и в меньшей мере в другие сахара или сахароспирты (сорбит).

Если трахеиды и сосуды древесины образуют проводящую систему для перемещения воды и некоторых растворов из почвы в надземную часть растения, то другая трубчатая система, флоэма, служит для доставки сахарозы, образующейся в листьях, ко всем остальным органам растения. В ранних опытах с деревьями, у которых флоэма находится в коре, были выявлены местонахождение и важная роль системы, ответственной за распределение сахара. Если с дерева удалить узкую полоску коры по всей окружности ствола, то листья на какое-то время останутся живыми, поскольку вода к ним поступает по ксилеме, расположенной в древесине. Однако корни отмирают, так как они лишены доступа энергии и углерода. В то же время необходимый им сахар накапливается в разбухшей коре над вырезанным на стволе кольцом. Отсюда ясно, что продукты фотосинтеза транспортируются от листьев к корням по коре. Данные химического анализа послужили еще одним свидетельством уникальной функции коры. Оказалось, что флоэма коры обладает высоким содержанием сахаров, тогда как в соке ксилемы присутствуют главным образом минеральные соли (табл. 8.1).

Кора — общее название плотных наружных тканей древесного стебля, которые могут быть отделены от твердого внутреннего древесного цилиндра тонким слоем активно делящихся клеток, составляющих сосудистый камбий. С внешней стороны кора покрыта защитным слоем мертвых клеток *пробки*, образуемых пробковым камбием, лежащим непосредственно под ними. Когда под давлением расширяющегося ствола наружная кора растрескивается, этот пробковый камбий откладывает

Таблица 8.1

Химический состав ксилемного сока у груши и флоэмного экссудата у *Robinia pseudoacacia*[1])

Вещество	Концентрация сока, мг/л	
	Ксилема	Флоэма
Ca^{2+}	85	720
Mg^{2+}	24	380
K^{+}	60	950
SO_4^{2-}	32	—
PO_4^{3-}	25	—
Сахара[2])	—	200 000
N органический	—	425
N неорганический	—	135

[1]) R. G. S. Bidwell. 1974. Plant Physiology, New York, Macmillan. Данные пересчитаны по F. G. Anderssen. 1929. Plant Physiol., 4, 459—476 и C. A. Moose. 1939. Plant Physiol., 13, 365—380.
[2]) Преимущественно сахароза.

больше пробковых клеток с наружной стороны, закупоривая тем самым щель, образовавшуюся при растрескивании. Внутренняя сторона коры состоит из флоэмной ткани, содержащей ситовидные трубки. Они представляют собой тонкостенные, удлиненные, соединенные конец в конец живые клетки (см. рис. 3.6). Помимо этих трубок флоэма содержит значительное количество волокон и паренхимных клеток, разбросанных среди ситовидных трубок. В молодых стеблях и у многих травянистых растений флоэма находится главным образом на внешней стороне сосудистого пучка, хотя у некоторых видов ее местоположение может быть другим.

НАПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ПО ФЛОЭМЕ

В ситовидных трубках присутствует не только сахароза, но и другие сахара, аминокислоты, гормоны и минеральные вещества, правда, в меньшем количестве. Если по ксилеме перемещение ее содержимого происходит исключительно от корней к листьям, то по флоэме отток наблюдается от *донора* (источника синтезируемых продуктов) вверх или вниз к любой точке, называемой *акцептором,* т. е. местом, где продукты фотосинтеза потребляются или запасаются[1]. Сахара необходимы для роста кор-

[1] Фундаментальные данные о механизме транспорта ассимилятов по флоэме и их отложении в запасающих органах получены в результате 30-летней работы крупнейшего физиолога акад. А. Л. Курсанова и его учеников. Итоги их исследований суммированы в монографии: Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов. — М.: Наука, 1976. — *Прим. ред.*

ней, верхушек побегов и молодых листьев. Они транспортируются также к корням и побегам, где откладываются в запас, или к семенам и плодам, где происходит их превращение в вещества, необходимые для роста последующего поколения. У некоторых видов акцепторами могут служить специальные органы запасания, такие, как клубни, корневища или луковицы. Когда сахароза достигнет этих мясистых запасающих тканей, она обычно превращается здесь в нерастворимый крахмал, что предотвращает образование осмотически активных растворов с высокой концентрацией. Позднее крахмал в этих тканях переходит в сахарозу и экспортируется к новому месту потребления.

Перемещение сахаров по флоэме от донора к акцептору было продемонстрировано с помощью метода включения радиоактивной метки. Радиоактивную двуокись углерода или сахарозу наносили на лист какого-либо растения и через некоторый промежуток времени растение убирали, высушивали и помещали на рентгеновскую пленку. Там, где находился радиоактивный ^{14}C, на пленке возникало изображение черного цвета. Таким путем легко выявляются части растения, которые получают сахарозу от подкормленного листа (рис. 8.1). Как правило, все потребляющие органы обеспечиваются ближайшим к ним доступным источником. Поэтому самые верхние фотосинтезирующие листья снабжают растущие почки и самые молодые листья. Нижние листья обеспечивают корни, а листья, находящиеся близко к плодам, — эти плоды. У многолетнего растения, у которого рост наблюдается главным образом в начале вегетационного периода, все листья снабжают сахарозой расположенные в разных местах запасающие ткани в конце сезона, обеспечивая создание больших запасов питательных веществ для следующего периода вегетации. Совершенно ясно, что движение веществ по флоэме не имеет определенного направления в отличие от их движения по ксилеме. В нижней части стебля это движение обычно направлено вниз к корням. В других частях стебля направление движения зависит от взаиморасположения донора и акцептора. Кроме того, направление транспорта может изменяться в зависимости как от возраста растения, так и от времени года.

Исследования с использованием соответствующих меченых растворенных веществ показали, что транспорт по флоэме может происходить одновременно в двух направлениях. Эта видимая «двунаправленность» является результатом одностороннего тока в отдельных, но смежных ситовидных трубках, соединенных с различными донорами и акцепторами. Направление движения по флоэме определяется исключительно расположением места потребления питательных веществ относительно их

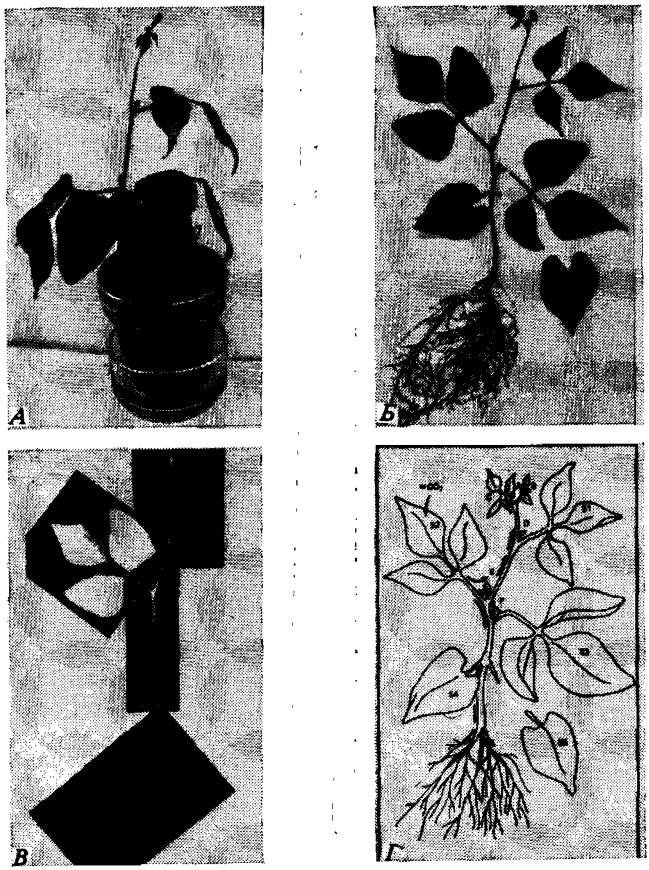


Рис. 8.1. Движение ^{14}C-сахарозы по растению бобов. *А.* Радиоактивная сахароза синтезировалась в самом молодом, полностью зрелом листе (S2) из $^{14}CO_2$, которую вводили в течение 2 ч на свету. *Б.* Затем растение расчленили на отдельные органы, высушили, положили на лист бумаги и поместили на несколько дней на рентгеновскую пленку. *В.* После проявления пленки и получения отпечатка радиоактивность выявляется в виде белого изображения. Небольшую часть обработанного листа экспонировали на пленке в течение более короткого промежутка времени для обнаружения более высокой концентрации ^{14}C-сахарозы в жилках. *Г.* Движение от донора (обработанный лист) к разнообразным акцепторам показано стрелками. Междоузлие под листом-донором и самый молодой развивающийся лист (С) на той же стороне растения являются мощными потребителями фотосинтетических продуктов, идущих от обработанного листа. Самый молодой листочек (D) не метится, так как он получает сахарозу от листа-донора S1. Более старые листья тоже не метятся, поскольку они экспортируют, а не импортируют сахарозу. В то время как обработанный лист поставляет определенные вещества к корням, большинство ассимилятов, перемещающихся к корням, идут от самых нижних фотосинтезирующих листьев (S3, S4, S5). (С любезного разрешения D. R. Geiger, сотрудника University of Dayton, который провел данный эксперимент специально для этой книги.)

источника. Вместе с транспортируемой водой и сахарозой от донора к акцептору движутся и другие соединения. Так, например, ростовые вещества, нанесенные на листья, перемещаются вместе с раствором сахарозы к месту ее потребления. Важность этого процесса иллюстрируется следующим фактом. Некоторые ростовые вещества, нанесенные на листья, находящиеся в темноте, не перемещаются за пределы листа. Но если на лист наносят сахарозу или освещают его, то ростовые вещества начинают перемещаться.

Четкое представление о передвижении веществ от донора к акцептору по флоэме важно иметь при использовании системных пестицидов (инсектицидов, фунгицидов, гербицидов) и исследовании их эффективности. Системными называют пестициды, которые перемещаются в растении по ксилеме или флоэме либо по обеим системам одновременно. Пестициды, передвигающиеся только по ксилеме, не выходят за пределы листа, на который они нанесены. Они перераспределяются по всему растению лишь после их внесения в почву и поглощения корнями. Если инсектициды или фунгициды переносятся исключительно по флоэме, то они будут действовать эффективнее при распылении на листья. Такое защитное вещество будет перемещаться с потоком раствора сахарозы из листа к молодым развивающимся побегам и обеспечивать их постоянную защиту. Флоэмный транспорт обеспечивает также непрерывное передвижение защитных веществ от заканчивающих рост листьев к новым развивающимся побегам до тех пор, пока эти вещества не разрушатся растением. Чтобы гербицид с максимальной эффективностью действовал против сорняков с хорошо развитой системой вегетативно размножающихся столонов или корневищ, он должен перемещаться по флоэме. Такой гербицид передвигается из листа, места его нанесения, к акцепторам сахарозы в точках роста столонов или корневищ, что и приводит к их уничтожению. По существу одна из главных проблем, стоящая перед исследователями, создающими новые гербициды, заключается не в изыскании токсичных химикатов, а скорее в том, чтобы найти такой гербицид, который успевал бы доходить до точек роста столонов и корневищ, прежде чем он разрушит проводящую систему флоэмы.

Благодаря сочетанию ксилемного и флоэмного транспорта по растению циркулирует множество разнообразных веществ, в том числе минеральные элементы, азотистые соединения и растительные гормоны (рис. 8.2). Минеральные ионы, например, сначала поглощаются из почвы, а затем транспортируются в надземную часть растения главным образом по ксилеме. По мере старения листьев из них выводятся некоторые подвижные элементы (такие, как K^+, $H_2PO_4^-$, Mg^{2+}), которые с потоком транспортируемой сахарозы переносятся по флоэме к акцептору. При недо-

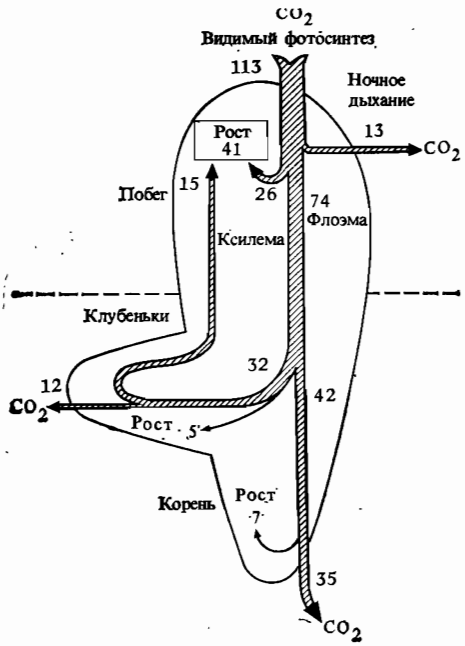


Рис. 8.2. Баланс углерода в растении гороха с корневыми клубеньками перед бобообразованием. Цифры обозначают проценты углеродных соединений, перемещающихся к каждому акцептору, в расчете на 100 единиц нетто-фотосинтеза. Обратите внимание, что некоторое количество фиксированного CO_2 перемещается к корневым клубенькам, а затем возвращается к надземным органам в виде азотсодержащих соединений. С появлением плодов они становятся основными потребителями фотосинтетических продуктов. (J. S. Pate, Crop Physiology, Some Case Histories, L. T. Evans, ed., Cambridge, England University Press, 1975.)

статке питательных веществ эти элементы могут быть вновь направлены к растущему побегу, в результате чего он может остаться относительно здоровым, тогда как более старые листья истощаются и обнаруживают симптомы нехватки тех или иных веществ.

СТРУКТУРА ФЛОЭМЫ

Прежде чем попытаться понять, как сахароза транспортируется по флоэме, нам необходимо изучить структуру ситовидных трубок. Эти тонкостенные удлиненные клетки соединены своими концами и образуют непрерывную трубку. В тех местах, где смежные клетки соприкасаются друг с другом, их стенки пронизаны многочисленными *ситовидными порами*. Поэтому концевые стенки называются *ситовидными пластинками* (рис. 8.3). Клетки ситовидных трубок в отличие от клеток ксилемных сосудов живые, хотя они и не похожи на типичные живые клетки. Они не имеют ядра, но содержат некоторые другие органеллы и плазматическую мембрану (плазмалемму), ограничивающую наружную поверхность клетки и ситовидные поры. Эта плазмалемма играет важную роль в удержании сахаров в ситовидных трубках; о ее функциональной активности свидетельствует то, что клетки ситовидных трубок могут быть плазмолизированы. Тонопласт, подобно ядру и многим другим органеллам, отсут-

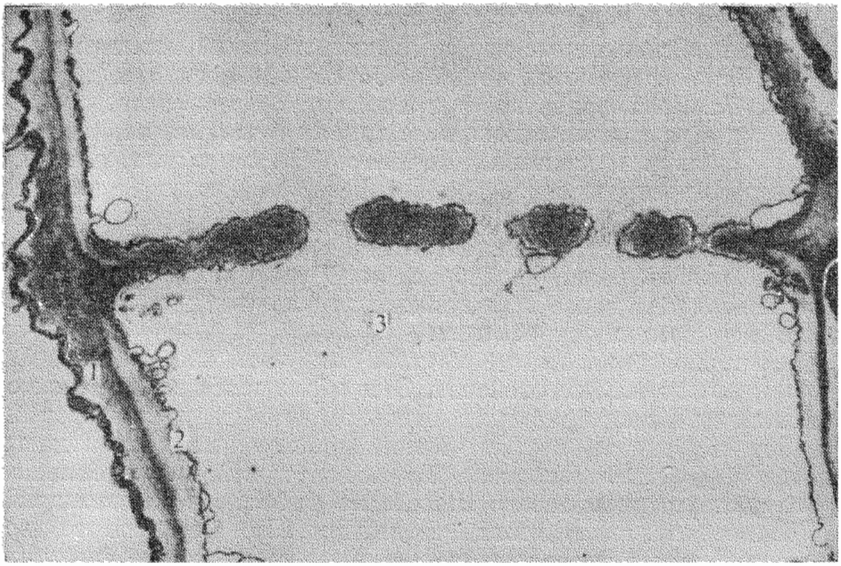


Рис. 8.3. Электронная микрофотография соединительной стенки (ситовидной пластинки) двух элементов ситовидных трубок во флоэме у *Cucurbita maxima;* ×8000. Обратите внимание на то, что бо́льшая часть ситовидной трубки заполнена дисперсным содержимым с включенными в него тонкими микрофиламентами Ф-белка (*3*), а также на открытые ситовидные поры, содержащие только Ф-белок. *1* — клеточная стенка, *2* — плазмалемма ситовидной трубки. (С любезного разрешения M. V. Parthasarathy, Cornell University.)

ствует. С помощью электронного микроскопа в ситовидных элементах были обнаружены особые белковые микрофиламенты, называемые *Ф-белком* (флоэмным белком). Но точная структура и функция этих белков пока не известны.

Ультраструктура ситовидных трубок с трудом поддается изучению, так как в процессе приготовления срезов давление, существующее в трубках, вызывает смещение их содержимого к одному концу, что приводит к блокированию пор. По этой причине создалось представление, что поры в нормальном состоянии блокированы. Исходя из такого представления, очень трудно было понять, каким образом поры осуществляют свою транспортную функцию. Однако применение более тонких методов, в которых флоэму перед разрезанием можно фиксировать для микроскопирования in situ, показало, что содержимое ситовидных трубок обычно не блокирует ситовидную пластинку, хотя в ее порах изредка обнаруживаются наплывы *каллозы* — аморфного полимера глюкозы. Было установлено, что у большинства быстрорастущих растений такие отложения происходят либо в результате повреждения тканей, либо в нормальных условиях

в конце функциональной жизни ситовидных трубок. В большинстве случаев ситовидные трубки имеют короткий период жизни и постоянно заменяются новыми, образующимися при делении камбия. Каллоза, вероятно, функционирует в тех растениях, которые сохраняют свои ситовидные трубки в течение периода покоя. У некоторых деревьев, например *Tilia americana*, ситовидные поры блокируются отложениями каллозы в конце периода роста; весной пробки каллозы гидролизуются, и продукты гидролиза становятся источником веществ, используемых растением при возобновлении своего роста. В результате разрушения пробок начинает вновь осуществляться флоэмный транспорт веществ к местам их потребления.

Некоторые паренхимные клетки, окружающие ситовидные трубки, имеют особые свойства. Они образуются вместе с ситовидными трубками при заключительном делении клеток, формирующих ситовидные трубки. Такие паренхимные клетки называются *клетками-спутницами*. Клетки-спутницы имеют большое ядро, плотную цитоплазму, множество рибосом и митохондрий, а также эндоплазматический ретикулум. При транспорте веществ они могут проявлять специальные секреторные функции. Они, вероятно, служат также источником энергии и информационной РНК, необходимых для поддержания ситовидных трубок.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ФЛОЭМНОГО ТРАНСПОРТА

Сахара движутся по флоэме в виде концентрированного раствора, в котором содержание сахаров составляет обычно 7—25% (0,2—0,7 М). Первоначально велись споры о том, движется ли вода, выполняющая функции растворителя, с такой же скоростью, что и сахара. Движение меченных ^{14}C сахаров было относительно быстрым, но не совпадало со скоростью движения воды, меченной тритием (^{3}H). Сейчас ясно, что движение сахаров происходит только по ситовидным трубкам, тогда как молекулы меченой воды свободно диффундируют через плазмалемму. Поэтому беспорядочное движение очень малого числа молекул меченой воды приводило к их диффузии из ситовидных трубок, и в результате возникало впечатление, что вода не движется вместе с сахарами. То, что весь раствор действительно перемещается как единое целое, было показано в изящном опыте, в котором пучки ситовидных трубок, извлеченные из черешка *Heracleum*, оставались соединенными своими концами с растением и продолжали функционировать. С помощью узкого луча света нагревали маленький участок на поверхности пучков, а затем, используя термопару, тщательно измеряли скорость движения нагретого раствора по ходу пучка. Этот метод показал, что нагретый раствор двигался по пучку со скоростью примерно

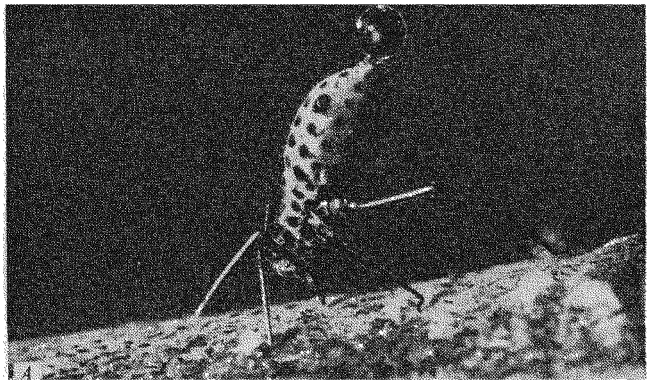
35 см/ч, что совпадает с наблюдаемыми скоростями транспорта сахарозы.

Сахара часто перемещаются по флоэме на расстояние нескольких метров со скоростью до 100 см/ч. Такие расстояния и скорости слишком велики, чтобы считать диффузию главным транспортным механизмом. Для эффективного флоэмного транспорта требуются живые ситовидные трубки, способные к активному метаболизму. Вот почему флоэмный транспорт тормозится при «кольцевании» стебля, приводящего к гибели всех живых клеток в небольшой зоне вокруг стебля. При этом вода может достигнуть листьев через неповрежденные ксилемные трубки, но сахара не проходят через флоэму окольцованной зоны. Аналогичным образом ингибиторы дыхания могут воспрепятствовать транспорту образовавшихся при фотосинтезе ассимилятов.

Оказалось, что флоэмный транспорт трудно изучать, так как опыты, нарушающие тем или иным путем тонкий баланс давления в комплексе ситовидных трубок, приводят к ошибочным результатам. Один из немногих методов, с помощью которого успешно исследовалось содержимое и свойства флоэмы, основан на использовании тлей. Эти насекомые обладают уникальной способностью определять местонахождение какой-нибудь одной ситовидной трубки и прокалывать ее своим стилетом во время кормежки на растении (рис. 8.4). Проколов однажды ситовидную трубку, они не должны больше затрачивать никаких усилий, так как под действием давления в ситовидных трубках происходит их принудительное кормление.

Следовательно, природу содержимого ситовидных трубок и процесса флоэмного транспорта можно изучать, используя тлей в качестве своеобразных кранов. Тело насекомого удаляют, а стилет остается воткнутым в ситовидную трубку в виде микроканюли, через которую флоэмный сок течет под действием давления в ситовидной трубке. С помощью этого метода можно показать, что во флоэме имеются градиенты концентрации и давления, причем более высокая концентрация сахарозы и более высокое гидростатическое давление наблюдаются вблизи донора, а более низкие концентрация и давление — около акцептора.

Несмотря на то что ситовидные трубки флоэмы, находящиеся под давлением, соприкасаются с сосудами ксилемы, испытывающими натяжение, обе эти системы находятся в состоянии водного равновесия, т. е. они имеют одинаковый водный потенциал. Высокий отрицательный водный потенциал концентрированного флоэмного сока нейтрализует влияние положительного гидростатического давления в ситовидных трубках. Поэтому ситовидные трубки имеют отрицательный водный нетто-потенциал, примерно равный водному потенциалу ксилемных сосудов, со-



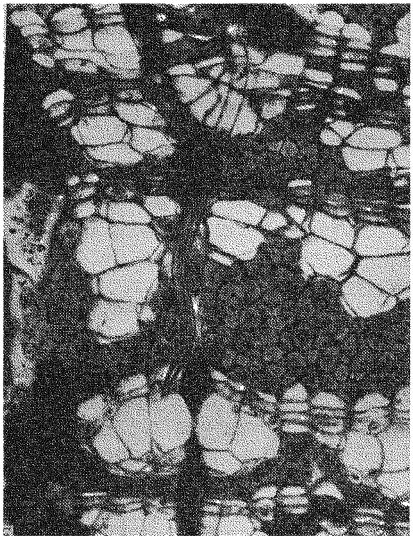
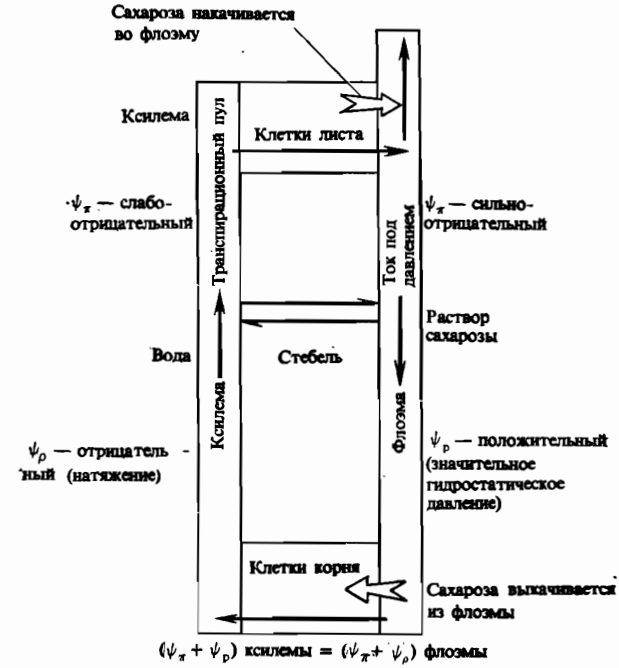


Рис. 8.4. *А.* Фотография тли на поверхности растения. Обратите внимание на хоботок тли, проникший через наружные покровы растения, и каплю «нектара» (флоэмный сок после прохождения через кишечник тли) на кончике брюшка. *Б.* Хоботок тли проникает через наружную ткань стебля и входит в отдельную ситовидную трубку (в центре внизу). (Обе фотографии представлены T. H. Zimmerman, Harvard University.)

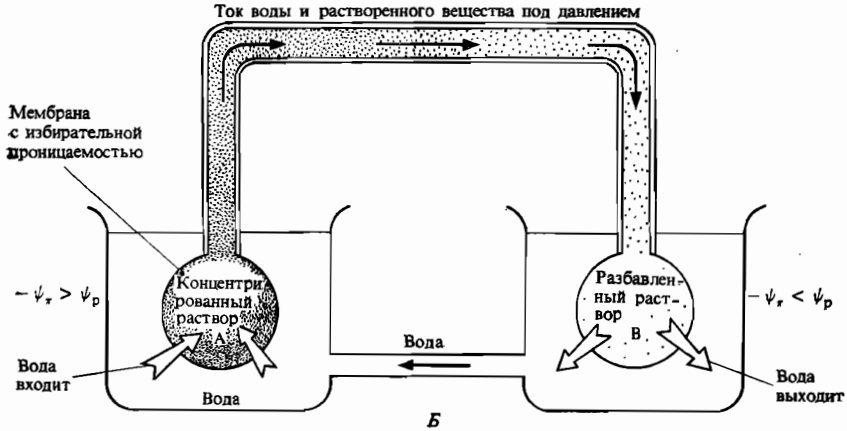
держащих очень разбавленный раствор (с небольшим отрицательным водным потенциалом) и испытывающих натяжение (рис. 8.5, *А*).

МЕХАНИЗМ ФЛОЭМНОГО ТРАНСПОРТА

За длительный период изучения флоэмного транспорта было выдвинуто множество теорий о его механизме. Большинство из них можно отвергнуть, так как они были основаны на опытах, вызывающих, как было показано позднее, возникновение арте-



А



Б

Рис. 8.5. *А.* Диаграмма, изображающая транспорт сахарозы в растении согласно гипотезе перетекания растворов.

Б. Физическая модель гипотезы перетекания растворов.

фактов. Что касается остальных теорий, то обсуждаемые в них данные можно удовлетворительно объяснить действием других механизмов, а не тех, которые предложили их авторы. Только одна теория, по общему мнению, согласуется почти со всеми известными фактами, а оставшиеся небольшие расхождения, очевидно, будут объяснены в дальнейшем путем незначительной модификации основной теории. Поэтому для простоты мы опишем лишь *теорию перетекания растворов* (или *теорию тока под давлением Мюнха*), предложенную первоначально немецким физиологом Карлом Мюнхом.

Согласно этой теории, перетекание растворов по флоэме полностью основано на простых принципах осмоса, что лучше всего можно показать, рассмотрев чисто физическую аналоговую систему. Две жесткие сферы, сконструированные из мембраны с избирательной проницаемостью, погружают в воду и соединяют между собой непроницаемой трубкой (рис. 8.5,*Б*). Первоначально одна сфера заполняется концентрированным раствором сахарозы (*А*), а другая — разбавленным (*В*). В результате осмоса вода начинает поступать в обе сферы и в системе возникает давление. Поскольку давление возрастает в более концентрированном растворе *А*, оно будет передаваться по трубке к менее концентрированному раствору (*В*). Если давление, передаваемое от *А*, превысит давление, возникшее в *В*, то вода вместо того, чтобы поступать в *В*, будет вынуждена выходить из него. Так как вода в этом случае поступает в *А* и выходит из *В*, перетекание раствора сахарозы будет происходить от *А* к *В*. Оно будет продолжаться до тех пор, пока концентрации растворов *А* и *В* не выравняются. В этом состоянии вся система будет находиться под равновесным давлением и направленный нетто-поток раствора прекратится. Однако если мы будем добавлять сахарозу к *А* и удалять ее из *В*, то перетекание раствора сахарозы от *А* к *В* продолжится. Если при этом вода, удаленная из *В*, сможет через наружный раствор поступать обратно в *А*, то возникнет непрерывно действующая закрытая система. Для того чтобы показать это, растворы, окружающие *А* и *В*, соединены на рисунке трубкой.

В растении сахароза, образовавшаяся при фотосинтезе, активно накачивается в ситовидные трубки мелких листовых жилок в ходе процесса, называемого *загрузкой флоэмы*. Этот процесс приводит к снижению водного потенциала ситовидных трубок, и вода начинает поступать в них путем осмоса. В результате возникает давление, что вынуждает раствор перемещаться к потребляющим клеткам по градиенту давления. Из места потребления сахароза активно удаляется, что вызывает повышение водного потенциала ситовидных трубок. Затем вода диффундирует из ситовидных трубок по градиенту водного потенциала,

обусловленного главным образом наличием в них давления. Она быстро возвращается по ксилеме к источнику сахарозы.

Эта теория хорошо согласуется с основными известными о флоэме данными: флоэма находится под положительным давлением; между донором и акцептором существуют как градиенты давления, так и осмотические градиенты; содержимое ситовидных трубок перетекает по ним сплошным потоком; открытые ситовидные поры благоприятствуют такому перетеканию раствора. Остается одна проблема, заключающаяся в том, что, как известно, флоэмный транспорт требует более активного метаболизма, чем тот, который необходим для простого поддержания плазмалеммы ситовидных трубок. Эту дилемму можно решить, если принять во внимание тот факт, что метаболизм требуется для трех отдельных процессов: загрузки флоэмы в листьях сахарозой, переноса сахарозы к местам потребления и удержания ее внутри мембраны ситовидных трубок. Разное соотношение этих трех процессов определяет направление движения содержимого ситовидных трубок, расположенных вертикальными примыкающими друг к другу рядами.

Загрузка флоэмы

В листьях сахароза, первичный подвижный продукт фотосинтеза, должна поступать в ситовидные трубки против градиента концентрации. Примечательно то, что листовые жилки ветвятся многократно до тех пор, пока диаметр их окончаний не оказывается равным толщине нескольких сосудов и ситовидных трубок. В этом месте они тесно примыкают к мезофильным клеткам, принимающим активное участие в фотосинтезе. У сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) сахароза накачивается в эти концевые трубки непосредственно из стенок окружающих клеток мезофилла и мелких межклетников, куда она сначала транспортируется из клеток мезофилла (рис. 8.6). Транспорт сахарозы во флоэму избирателен и сопряжен с активным метаболизмом. Вероятно, при этом происходит совместное проникновение (котранспорт) сахарозы и водорода (H^+) через специфическую пермеазу, присутствующую в плазмалемме ситовидных трубок, благодаря градиенту pH и электрохимическому градиенту. Позднее при разгрузке энергия необходима для откачивания ионов водорода из ситовидных трубок с помощью АТР-зависимого переносчика ионов H^+. Этот фермент использует для перемещения ионов H^+ через мембрану энергию, высвобождаемую при гидролизе АТР. Ионы водорода затем могут диффундировать назад в клетку вместе с сахарозой, используя специфическую протонно-сахарозную пермеазу и двигаясь по электрохимическому градиенту ионов H^+.

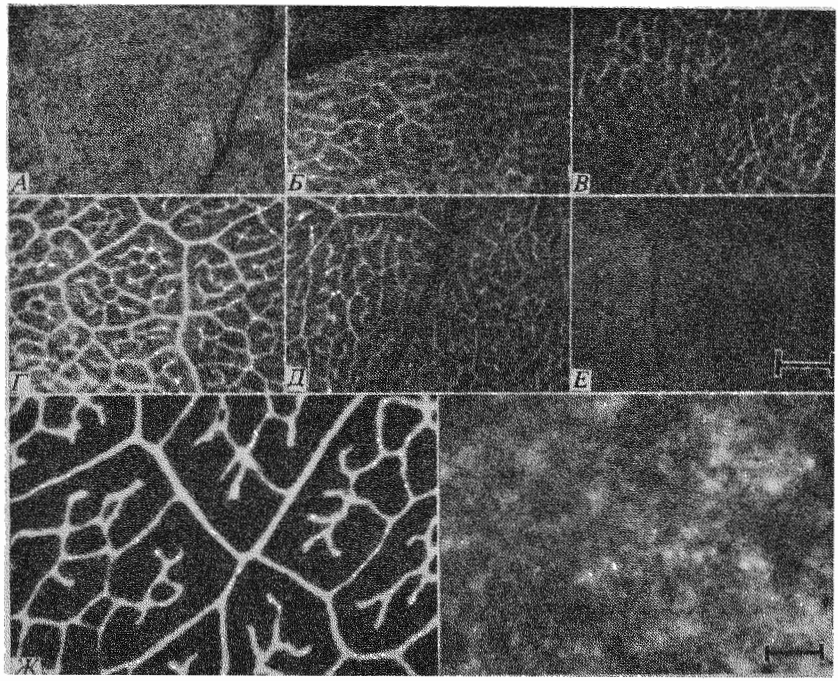


Рис. 8.6. Радиоавтографы, показывающие загрузку ^{14}C-сахарозы в мелкие жилки листа сахарной свеклы после импульсного введения в него в течение 3 мин $^{14}CO_2$; ×1/2. Белый цвет соответствует меченым участкам листа. Листья были экспонированы в атмосфере $^{14}CO_2$: *А* — 1,5 мин, *Б* — 5 мин, *В* — 8 мин, *Г* — 12 мин, *Д* — 20 мин, *Е* — 100 мин. Обратите внимание, что вначале фиксированные продукты распределяются по всему листу, затем они поступают в жилки и наконец выводятся из них. На фотографии *Ж* показан лист, который метился ^{14}C-сахарозой в течение 180 мин. (С любезного разрешения D. R. Geiger, University of Dayton.)

Удержание сахарозы в ситовидных трубках в процессе транспорта

Во время транспорта по флоэме наблюдается высокоизбирательное удержание сахарозы в ситовидных трубках. Большинство других молекул могут свободно диффундировать как в ситовидные трубки, так и из них; при этом они находятся в состоянии равновесия с окружающими молекулами того же типа. Удержание сахарозы в ситовидных трубках происходит против значительного градиента концентрации и требует постоянной затраты метаболической энергии. Предполагают, что ситовидные трубки содержат большое количество АТР-азы, которая, возможно, участвует в этом процессе. Исходя из того, что клетки-

спутницы выглядят очень плотными и изобилуют митохондриями, можно думать, что в них происходят высокоактивные метаболические процессы. Одна из их функций, вероятно, состоит в том, что они обеспечивают смежные ситовидные трубки энергией, необходимой для поддержания избирательной проницаемости мембран.

Несмотря на то что для поддержания данной системы требуется большое количество энергии, сам по себе транспорт в ситовидных трубках не зависит от метаболизма. Скорость транспорта изменяется в соответствии с уровнем потребления. Таким образом, метаболизм обеспечивает лишь удаление сахарозы из флоэмы. Этот процесс вместе с метаболической загрузкой и поставляет энергию для непрерывного функционирования системы. Само перетекание растворов питательных веществ от их источников к местам потребления или запасания происходит по чисто физическим градиентам.

Следовательно, теория перетекания растворов может объяснить основные особенности флоэмного транспорта. Единственная структура, роль которой еще не понята, — это Ф-белок. Было высказано предположение, что микрофиламенты Ф-белка создают поверхность для транспорта веществ на границе раздела двух фаз, способствуя тем самым быстрому движению раствора по флоэме. Но до сих пор отсутствует экспериментальное подтверждение этого предположения. Хотя существуют, по-видимому, какие-то еще дополнительные механизмы флоэмного транспорта и теория перетекания растворов, вероятно, несколько изменится в будущем, в настоящее время она представляет наилучшее описание транспорта ассимилятов по ситовидным трубкам флоэмы.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Образующиеся в листьях продукты фотосинтеза (фотосинтаты), а также вода и минеральные вещества, поглощенные корнями, потребляются всеми растительными клетками. Движение, или *транслокация*, всех этих веществ по растению осуществляется по специализированным транспортным элементам, присутствующим во флоэме и ксилеме. В то время как ксилемный транспорт направлен главным образом от корня к стеблю, флоэмный транспорт может происходить как вверх, так и вниз, причем для каждого направления используется свой индивидуальный ряд элементов ситовидных трубок.

Растворы по флоэме перетекают от *донора* к *акцептору*. В качестве последнего выступает любая зона, в которую транспортируемые материалы удаляются из перетекающего раствора. Зоны роста и развивающиеся запасающие органы служат обычными акцепторами (местами потребления), тогда как листья и

запасающие органы, в которых происходит мобилизация ресурсов, — обычными донорами (источниками).

В клетках ситовидных трубок отсутствует ядро, но имеется в избытке цитоплазма, связанная с цитоплазмой соседних клеток с помощью плазмодесм и многочисленных пор *ситовидных пластинок*. Клетки ситовидных трубок содержат также пучки нитевидного белка, обозначаемого как *Ф-белок*. Эти пучки иногда пересекают ситовидные поры и простираются от клетки к клетке. В некоторых случаях ситовидные поры закупориваются глюканом *каллозой*, особенно в период покоя, и открываются лишь после его завершения. *Клетки-спутницы* с плотной цитоплазмой располагаются вдоль ситовидных трубок. Хотя их функция неизвестна, они, вероятно, снабжают энергией ситовидные трубки. Используя *стилеты тлей*, которые проникают в отдельные ситовидные элементы, исследователи установили, что экспортируемый материал флоэмы, содержащий 0,2—0,7 М сахарозу и другие растворенные вещества, обычно движется как единое целое со скоростью около 35 см/ч, а порой и до 100 см/ч.

Общепризнано, что транспорт по флоэме осуществляется путем перетекания растворов. Высокое гидростатическое давление, обусловленное движением воды в богатые сахаром зоны с высоким отрицательным водным потенциалом, вызывает перетекание растворов в зоны с более низким давлением. Удаление сахара из них гарантирует постоянное наличие градиента и, следовательно, перетекание раствора. Критическими этапами в поддержании системы являются *загрузка* растворенных веществ в ситовидные клетки и их *разгрузка*. Полагают, что загрузка включает *совместный транспорт (котранспорт)* сахарозы и ионов H^+ с участием специфической пермеазы, обусловленный градиентом pH и электрохимическим градиентом. Поглощенные ионы H^+ выделяются впоследствии с помощью протонного транспортера, использующего энергию АТР. Удержание сахарозы в ситовидных трубках против высоких осмотических градиентов связано, вероятно, с такими же активными процессами.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Crafts A. S., Crisp C. E. 1971. Phloem Transport in Plants, San Francisco, Freeman.

Zimmermann M. N., Milburn J. A. 1975. Transport in Plants, I. Phloem Transport, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 1, Berlin-Heidelberg, New York, Springer-Verlag.

ВОПРОСЫ

8.1. В стебле ксилема и флоэма соприкасаются между собой и тем не менее значительного нетто-движения воды от одной ткани к другой не наблюдается, хотя осмотический потенциал ксилемы лишь слабо отрицатель-

ный (примерно —1 бар), а осмотический потенциал флоэмы намного более отрицательный (около —20 бар). Объясните, почему в этом случае нетто-движение воды незначительно. Что можно сказать, исходя из этих фактов, относительно механизмов, с помощью которых указанные ткани осуществляют свои функции?

8.2. Чем отличается транспорт неорганических веществ от транспорта органических веществ в растении? В чем их сходство?

8.3. Считается, что флоэмный транспорт является результатом тех же физиологических процессов, которые участвуют в осмосе. Как объяснить тот факт, что транспорт значительно замедляется или даже совсем прекращается, если на листья или стебель наносят метаболические ингибиторы?

8.4. Что определяет направление тока по флоэме?

8.5. Рост плода, например яблока, зависит преимущественно от поступающих к нему продуктов фотосинтеза. Как можно увеличить размеры отдельного незрелого яблока по сравнению с остальными плодами на этом дереве?

8.6. Листья или корни древесного растения подкармливали радиоактивным фосфором (^{32}P) и позже измеряли радиоактивность коры и древесины на уровне, соответствующем половине высоты стебля. Были получены следующие результаты.

	Подкормка корней, имп./мин	Подкормка листьев, имп./мин
Кора	90	1360
Древесина	1120	8

Какое можно сделать заключение из этих данных о различном распределении ^{32}P при использовании двух указанных способов подкормки? Где накапливается больше всего ^{32}P в каждом из этих методов? Что определяет направление и скорость движения в том и другом методе?

8.7. Объясните, каким образом липидные компоненты в семени транспортируются к точкам роста стебля после прорастания семени. Опишите по порядку все участвующие в этом транспорте процессы.

8.8. Относительно низкие ночные температуры, по-видимому, ускоряют как нетто-транслокацию, так и рост растений томата. Какова возможная причина возникновения видимого отрицательного температурного коэффициента транслокации?

8.9. Недостаток бора иногда вызывает низкую урожайность яблонь. Как это можно объяснить с учетом транслокации?

8.10. Каковы возможные механизмы транспорта в крупной водоросли, не имеющей хорошо организованной сосудистой системы?

Глава 9

Гормональный контроль скорости и направления роста

Кроме воды и минеральных веществ, поглощаемых из почвы, и образующихся в процессе фотосинтеза углеводов, необходимых в качестве источника энергии и строительных блоков протоплазмы, растительная клетка для оптимального роста нуждается еще и в некоторых других химических веществах. К ним относятся, в частности, органические соединения, называемые *гормонами*. Потребность растения в гормонах обычно чрезвычайно мала, и в большинстве случаев гормоны синтезируются в достаточных количествах самим растением. Однако с помощью соответствующих экспериментальных методов можно истощить гормональные запасы в целом растении, органе или ткани, а затем, продемонстрировав, что гормоны действительно существуют и функционируют, сделать заключение о природе и специфике их действия.

Любой гормон представляет собой вещество, образуемое в малых количествах в одной части организма и транспортируемое затем в другую часть растения, где он производит специфический эффект. Расстояние, на которое транспортируется гормон, может быть относительно большим, например от листа до почки, но оно может быть и меньше — от апикальной меристемы до лежащих ниже клеток — или даже совсем незначительным — от одной органеллы до другой в пределах одной клетки. Решающим критерием является миграция гормона из зоны синтеза к месту его действия, где он выступает в качестве «химического курьера». Было установлено, что в высших растениях содержится несколько важных классов регулирующих рост гормонов: *ауксин, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота* и *этилен*, которые мы сейчас и рассмотрим. Гиббереллины и цитокинины встречаются в виде групп родственных, сходно действующих молекул, тогда как каждый из трех остальных классов в природе представлен только одним соединением. Из-за сложных химических и физиологических различий между гормонами мы будем рассматривать их так, как будто бы они действуют на клеточные процессы по отдельности. Но это разграничение искусственное. В любой данный момент в клетке или ткани присутствуют несколько или даже все из этих ростовых веществ. Следовательно, рост или развитие той или иной ткани обусловлено присутствием и взаимодействием всех этих соединений.

КАК ВСЕ ЭТО НАЧИНАЛОСЬ

Гормоны и их синтетические аналоги нашли в сельском хозяйстве широкое применение в качестве регуляторов цветения, плодоношения, созревания, покоя и опадения органов, а также как стимуляторы корнеобразования и гербициды избирательного действия. Парадоксально, что такие важные практические открытия явились результатом ряда исследований, в которых не преследовалось никаких практических целей. Данные о существовании ростовых гормонов в растениях были впервые получены примерно в 1880 г. в опытах Чарлза Дарвина и его сына Фрэнсиса, которые изучали изгибы проростков злака в сторону света. Поместив маленькие светонепроницаемые цилиндрические стеклянные экраны на колеоптили этих проростков, исследователи смогли показать, что, хотя только самая верхушка этого органа способна воспринимать слабый свет, вызывающий ее изгиб, изгибается также зона, расположенная на несколько миллиметров ниже верхушки. Дарвин в своей книге «О способности растений к движению», опубликованной в 1881 г., предположил, что какой-то раздражитель проходит от верхушки до растущей зоны и вызывает там специфический ростовой эффект. Эта идея побудила многих исследователей продолжить начатые Дарвином опыты, и через 50 лет датскому аспиранту Фрицу Венту удалось подтвердить, что верхушки колеоптилей злаков действительно образуют значительные количества способного к диффузии вещества, контролирующего рост нижележащих зон. Это вещество, названное *ауксином*, стало прототипом растительных гормонов[1] и создало основу для современного химического сельского хозяйства.

История открытия ауксина свидетельствует, что исследования, совершенно не связанные с производством и направленные только на поиск новых знаний, могут иногда давать весьма важные в экономическом отношении результаты. Если бы Дарвину было приказано создать средство борьбы с сорняками, то он, несомненно, не поставил бы свои опыты по изучению восприятия растениями света, приведшие к открытию ауксина. Поэтому при организации научных исследований и их финансировании необходимо создавать условия, способствующие свободному творчеству ученых.

АУКСИН

Ауксин вырабатывается растущими апикальными зонами стеблей, в том числе молодыми листьями. От апекса ауксин мигрирует в зону растяжения, где он специфически влияет на

[1] Общепризнано, что одним из основоположников учения о фитогормонах является советский ученый акад. Н. Г. Холодный, и сама гормональная теория тропизмов (1927 г.) носит название теории Вента—Холодного. — *Прим. ред.*

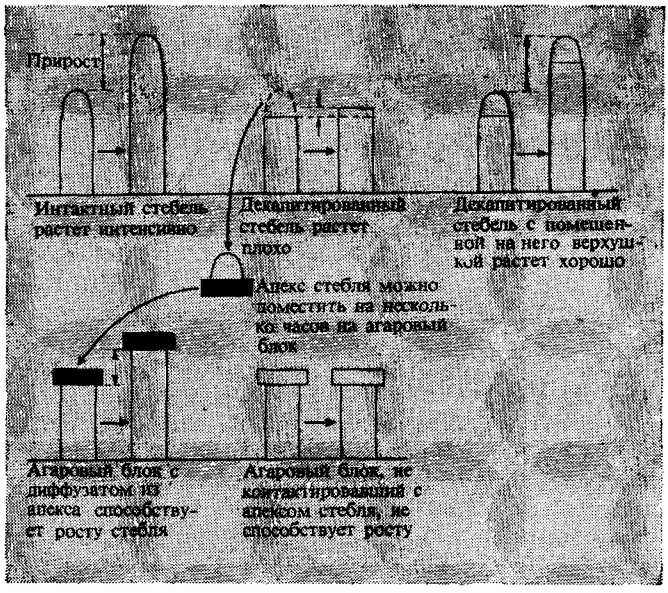


Рис. 9.1. Опыты, показывающие образование стимулирующих рост веществ апексом стебля.

рост растяжением (рис. 9.1). При удалении верхушки быстро растущего стебля рост в зоне, расположенной ниже среза, очень быстро замедляется и в течение нескольких часов или дней (в зависимости от типа растения) совсем прекращается. Если удаленную верхушку сразу же вновь поместить на прежнее место, то рост стебля будет продолжаться почти нормально. Это свидетельствует о том, что какой-то стимул, исходящий от верхушки, проходит через рану к растущим клеткам. Если блок желатины или агара, на котором в течение нескольких часов находилась верхушка стебля, перенести на пенек декапитированного стебля, то он частично заменит верхушку в стимулировании роста нижележащих участков. Из этого опыта мы заключаем, что какое-то вещество (ауксин) перемещается из верхушки в блок, а из блока вниз к основанию. Было установлено, что природный ауксин представляет собой

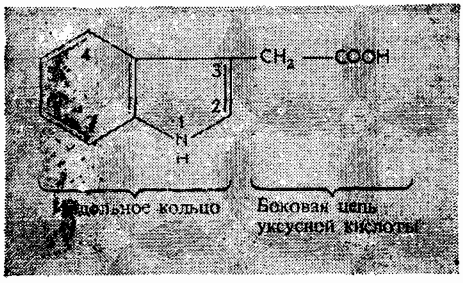


Рис. 9.2. Индолил-3-уксусная кислота (ИУК) — природный гормон роста растений.

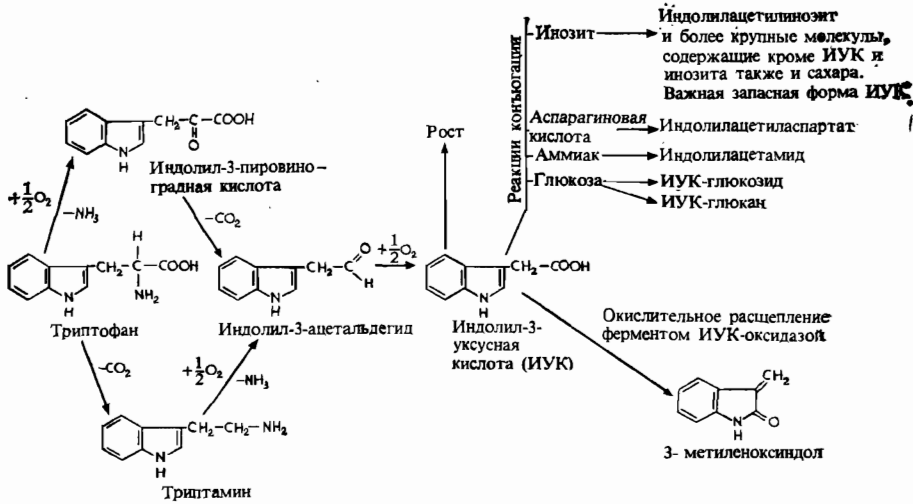


Рис. 9.3. Образование, конъюгация и расщепление индолилуксусной кислоты.

простое соединение — индолил-3-уксусную кислоту (ИУК) (рис. 9.2), синтезирующуюся в растении путем ферментативного превращения аминокислоты триптофана (рис. 9.3). Ауксин ускоряет рост растений, способствуя растяжению клеток посредством воздействия на компоненты клеточной стенки.

Активность ИУК можно продемонстрировать также на кусочках ткани, отделенной от растения. Если отделить растущие части стебля, например гороха, и поместить их на чашки Петри с раствором сахарозы и какой-либо минеральной соли, то рост будет очень медленным. Однако после добавления небольших количеств ИУК рост значительно уско-

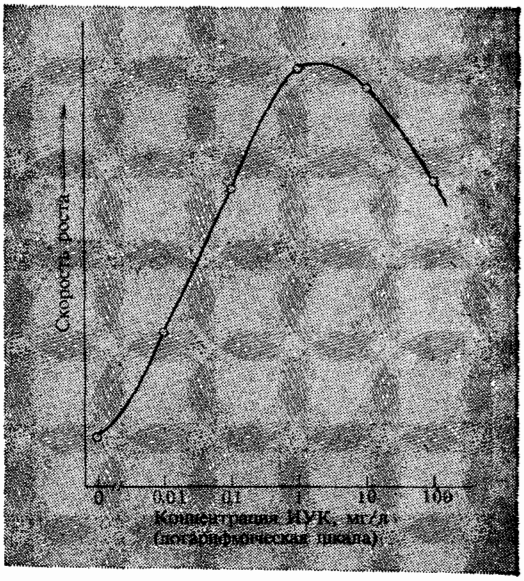


Рис. 9.4. Зависимость влияния ИУК на рост отрезков стебля гороха от ее концентрации (Galston, Hand., 1949. Amer. J. Bot., 36, 85—94).

ряется, причем эффект оказывается прямо пропорциональным (в определенных пределах) логарифму концентрации добавленного ауксина. Обычно после превышения оптимальной концентрации рост опять несколько замедляется. Дальнейшее добавление ИУК может в конечном счете привести к полному ингибированию роста (рис. 9.4).

Обработка ауксином интактных стеблей, как правило, не вызывает их дополнительного прироста. Отсюда можно заключить, что стебель в норме насыщен ауксином, производимым его собственной верхушкой. Обработка ауксином корней, напротив, обычно ингибирует их рост. В некоторых же случаях рост корня усиливается при удалении его кончика. Следовательно, мы можем сделать вывод, что корень обычно функционирует в условиях, когда ауксина имеется более, чем достаточно. По сравнению со стеблем стимуляция и ингибирование роста корня вызываются более низкими концентрациями ауксина. В любом случае корни более чувствительны к ауксину, чем стебли.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ГОРМОНОВ В РАСТЕНИИ

Для количественного определения ауксина в любой ткани растения эту ткань экстрагируют каким-либо растворителем, а затем наносят экстракт на другую ткань, которая количественно реагирует на содержащийся в нем ауксин. Обычно эту ткань помещают в диэтиловый эфир при температуре около 0 °С и осторожно встряхивают в течение 2—4 ч. Полученную эфирную вытяжку затем концентрируют до небольшого объема и вводят в агаровый блок, который помещают на одну сторону чувствительного к ауксину декапитированного органа. Обычно для этой цели используют влагалище первого листа, или колеоптиль, выращенного в темноте овса. Асимметрично расположенный ауксин усиливает в исследуемом растении рост только той ткани, которая находится непосредственно под ним. Неравномерный рост двух сторон колеоптиля приводит к образованию изгиба, угол которого прямо пропорционален количеству введенного в блок ауксина (рис. 9.5). Таким образом, для количественного определения ауксина в неизвестном органе из него готовится вытяжка, которая наносится на чувствительный к ауксину орган. Возникший изгиб измеряется и сравнивается с изгибами, вызванными известными количествами ауксина в других сериях опытов. Описанный метод использования ответной реакции организма для измерения количества химического соединения, содержащегося в вытяжке, называется *биотестом.*

Биотесты, основанные на индукции определенного уровня ответной реакции, развивающейся обычно у растений под воздействием данного гормона, существуют для всех растительных

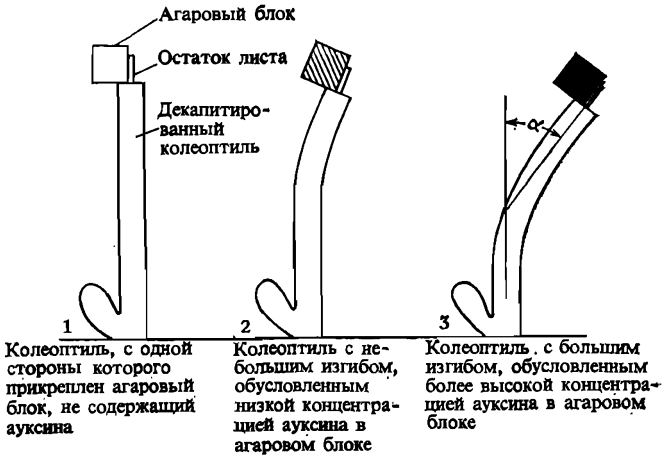


Рис. 9.5. Определение концентрации ауксина с помощью теста на изгиб колеоптиля овса. Угол α пропорционален содержанию ауксина в агаровом блоке.

гормонов. В настоящее время их постепенно вытесняют химические и физические методы главным образом потому, что, хотя биотесты и просты в исполнении, они подвержены воздействию целого ряда внешних факторов. Общим недостатком биотестов является, например, то, что из ткани вместе с гормонами часто экстрагируются ингибирующие соединения. Такая смесь вызывает более слабую ростовую реакцию, чем та, которая могла бы возникнуть под воздействием данного количества ростового гормона в отсутствие ингибиторов. В результате сведения о содержании в ткани определяемого гормона оказываются ошибочными. Большинство современных методов основано на очистке гормонов, содержащихся в полученном экстракте, хроматографическими методами, такими, как хроматография на бумаге, в тонких слоях силикагеля или на колонках с шариками из синтетической смолы. Самым чувствительным методом является газовая хроматография. При ее использовании летучее производное гормона отделяется от примесей в процессе его прохождения с током газа при повышенной температуре через колонку с материалом, который по-разному поглощает гормон и примеси. Другой современный метод — жидкостная хроматография при высоком давлении. В этом методе раствор гормона с примесями под давлением проходит через колонку, заполненную материалом с разной поглотительной способностью по отношению к гормону и примесям. Поскольку во всех этих методах для прохождения гормона и примесей через колонку требуется разное время, гормон очищается и его можно определить непосредственно. Как в газовой, так и в жидкостной хроматографии под

высоким давлением гормон можно обнаружить и идентифицировать после очистки. Физический детектор того или иного типа выполняет эту операцию сразу же после выхода определяемых соединений из колонки. ИУК, например, можно обнаружить и количественно определить, измеряя при определенной длине волны флуоресценцию, возбуждаемую при облучении раствора ультрафиолетовыми лучами с определенной длиной волны. Гиббереллины идентифицируют с помощью масс-спектрометра, в который эти соединения поступают непосредственно из колонки газового хроматографа. Масс-спектрометр — сложно устроенный прибор — используется для того, чтобы расщепить все молекулы исследуемого вещества на множество молекулярных ионов (ионизацию проводят путем бомбардировки вещества пучком электронов или другими способами), которые затем разделяются в соответствии с величиной отношения их массы к заряду. Поскольку регистрируемые наборы фрагментов (молекулярных ионов) характерны для определенных исходных молекул, с помощью этого прибора можно идентифицировать и количественно определить любой гормон.

Тропизмы и транспорт ауксина

Изгибы, вызываемые односторонним нанесением ауксина на растение, напоминают изгибы разных органов растения, возникающие под влиянием света или силы тяжести. Действительно, мы теперь знаем, что такие изгибы (*тропизмы*) связаны с асимметричным распределением ауксина в рассматриваемом органе. Например, если колеоптиль овса освещать светом низкой интенсивности с одной стороны или светом различной интенсивности с разных сторон, то этот орган обычно изгибается в сторону более яркого света (*фототропизм*). Изгибание происходит потому,

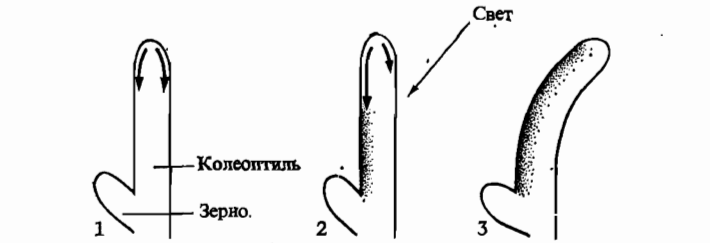


Рис. 9.6. Объяснение фототропизма, основанное на распределении ауксина.

что на стороне, обращенной к источнику света, рост несколько подавляется светом, а на противоположной — ускоряется (рис. 9.6). Если удалить верхушку односторонне освещенного колеоптиля и с помощью описанного выше теста на изгиб определить содержание ауксина в обеих его половинах, то в затененной половине ауксина окажется примерно в два раза больше, чем в освещенной. Однако если затенять или освещать целиком всю верхушку колеоптиля, то ауксина в затененной верхушке будет не больше, чем в освещенной. Из этого физиологи заключили, что свет вызывает изгибание органа, воздействуя на *латеральное распределение* в нем ауксина. Разница в концентрации ауксина в свою очередь обусловливает неодинаковую скорость роста органа с двух его сторон, что и приводит к возникновению изгиба.

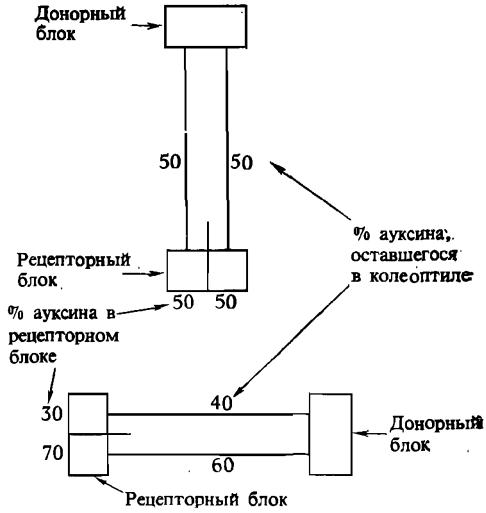


Рис. 9.7. Колеоптиль кукурузы в нормальном вертикальном (*вверху*) и горизонтальном (*внизу*) положениях. Эта геотропическая стимуляция вызывает перераспределение симметрично нанесенной ИУК. Вследствие более высоких концентраций ИУК на нижней стороне колеоптиля эта сторона растет быстрее, в результате чего колеоптиль изгибается вверх. (Gillespie, Thimann. 1963. Pl. Phys., 38, 214—225.)

Аналогичным образом нижняя поверхность стебля, находящегося в горизонтальном положении (рис. 9.7), через некоторое время будет содержать больше ауксина, чем верхняя. Это приведет к ускоренному росту нижней стороны и в конечном счете к изгибанию стебля вверх (*геотропизм*) (рис. 9.8). Рост горизонтально расположенного корня вниз обусловлен (по крайней мере частично) различной чувствительностью корня к ауксину. В таком корне, как и в находящемся в горизонтальном положении стебле, ауксин накапливается на нижней стороне. Однако, поскольку в нормальном корне уже имеется оптимальная или даже сверхоптимальная концентрация ауксина, ее дальнейшее повышение на нижней стороне подавляет рост и тем самым вызывает изгибание корня вниз. Позднее проведенные исследования показали, что другие гормоны играют более важную роль в возникновении тропизмов корня. Например, было высказано предположение, что абсцизовая кислота — гормон ингибирующего

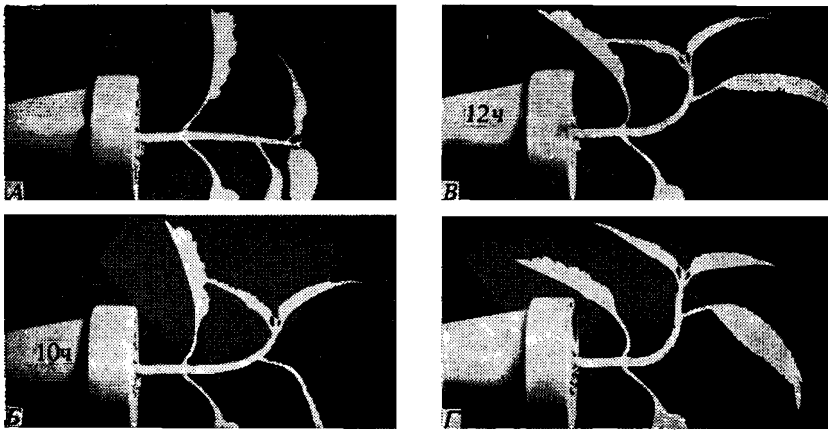


Рис. 9.8. Геотропическая реакция побега колеуса, помещенного в горизонтальное положение. Снимки выполнены сразу после помещения побега в горизонтальное положение (*А*) и через 10 (*Б*), 12 (*В*) и 18 ч (*Г*) после этого. Обратите внимание на положение верхней части побега на снимке *В*, исправленное затем растением. (С любезного разрешения C. R. Granger, Washington University.)

действия — может также накапливаться на нижней стороне горизонтального корня и таким образом способствовать подавлению там роста клеток. Мы обсудим это явление ниже.

Физиологи растений не знают точно, каков механизм, с помощью которого растения детектируют односторонний свет и гравитационные стимулы. Спектр действия фототропизма показывает, что только синий свет и определенная часть ультрафиолета вызывают образование изгибов. В качестве фоторецептора в этом процессе может участвовать желтый пигмент, вероятно родственный каротину или рибофлавину (рис. 9.9). Многие другие реакции в растениях и грибах обнаруживают аналогичную зависимость от длины волны. В некоторых грибах синий свет, поглощаемый каким-то ферментом, содержащим флавин, вызывает восстановление цитохрома, что можно выявить с помощью спектрофотометра. В настоящее время считается, что эта реакция занимает, вероятно, центральное место в механизме, ответственном за фототропическое восприятие у растений, и связана каким-то еще не совсем понятным образом с последующей физиологической ответной реакцией.

В механизме, лежащем в основе реакции растения на силу тяжести (*восприятие силы тяжести*), по-видимому, участвуют *статолиты*, особо плотные зерна крахмала, перемещающиеся от одной стенки к другой при наклоне клетки (рис. 9.10). Под действием силы тяжести или центробежной силы они располагаются

асимметрично у клеточных стенок, сигнализируя каким-то образом об изменении ориентации стебля или корня. Кроме того, некоторые другие органеллы в клетках, такие, как эндоплазматический ретикулум, поднимаются к верхней стороне клеток при наклоне верхушки растения в ту или иную сторону. Таким образом, в восприятие силы тяжести могут быть вовлечены и другие сигналы помимо тех, которые связаны с перемещением крахмальных статолитов. Какова бы ни была воспринимающая органелла, раздражение превращается в химический сигнал, очевидно, благодаря близости органеллы к периферической плазмалемме.

Восприятие как направленного света, так и силы тяжести происходит в кончике корня и верхушке стебля. В корне чувствительной зоной является чехлик (рис. 9.11), богатый крахмальными зернами, тогда как в стебле раздражение воспринимается верхушкой, включающей самые молодые листья. Однако зона, в которой развивается ответная реакция на вызывающий тропизм раздражитель, находится на некотором расстоянии (порядка нескольких миллиметров или сантиметров) от чувствительных клеток, расположенных в кончике корня или верхушке стебля. Так, ауксин должен мигрировать от верхушки стебля до лежащей под ним зоны роста. Этот процесс при нормальной температуре происходит примерно со скоростью 1 см/ч путем перемещения ауксина по клеткам паренхимы колеоптиля или по сердцевинной паренхиме и самым молодым недифференцированным сосудистым клеткам стебля. Однако такой транспорт необычен в том отношении, что он осу-

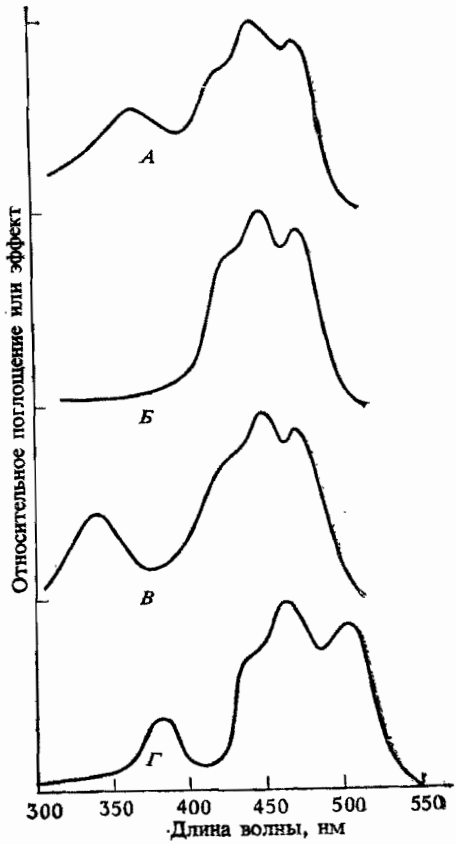
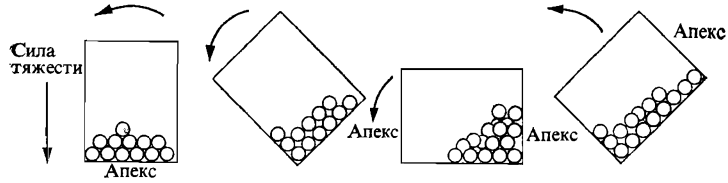


Рис. 9.9. Сравнение спектра действия фототропизма (*А*) со спектрами поглощения *транс*-β-каротина (*Б*), неизвестного в природе *цис*-β-каротина (*В*) и рибофлавина (*Г*), растворенных в касторовом масле (Galston. 1967. Amer. Sci., 55, 144—160).



(1) 0° — боковой стенки касается мало статолитов (2) 45° — незначительное изменение (3) 90° — с боковой стенкой соприкасается около 50% статолитов (4) 135° — ни один статолит не касается стенки апекса. Статолиты перемещаются сейчас на верхнюю стенку, тогда как при угле наклона примерно в 110° с боковой стенкой соприкасается 100% статолитов

А

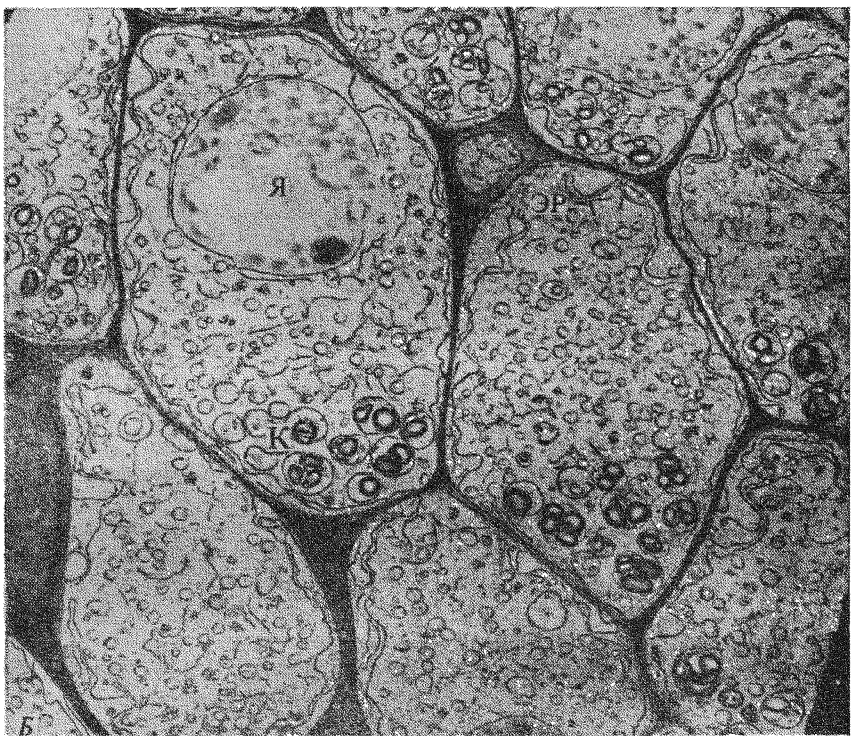


Рис. 9.10. *А*. **Если представить клетку корневого чехлика в виде ящика, заполненного** шариками, символизирующими зерна крахмала, то можно понять, **каким образом они перемещаются при изменении положения корня от вертикального к горизонтальному. Максимальное число шариков будет касаться боковой стенки при ее отклонении от вертикали на 110°,** т. е. точно при той величине угла, при которой отмечается наибольшая геотропическая реакция. *Б*. **В настоящей клетке корневого чехлика, как видно на электронной микрофотографии,** мы можем наблюдать эффект, подобный тому, который наблюдается **в ящике (*А*). Зерна крахмала (*К*) переместились на нижнюю сторону клетки, а эндоплазматический ретикулум (ЭР) и ядра (Я) — к вершинам клеток. Такие изменения, возможно, улавливаются клеточной мембраной и преобразуются в гормональные сигналы,** регулирующие направление роста корня. **(С любезного разрешения E. B. Juniper, Oxford University.)**

Рис. 9.11. Корневой чехлик представляет собой группу защитных, непрерывно слущиваемых клеток, плотно лежащих вокруг кончика корня. На рисунке виден корневой чехлик, снятый с кончика корня. Корневой чехлик способствует проникновению корня в почву. Другой его функцией является восприятие силы тяжести. В нем находятся крахмальные статолиты и образуется ингибитор роста корня, участвующий в геотропизме (см. гл. 10). (С любезного разрешения д-ра В. Е. Juniper, Oxford University.)

ществляется лишь в одном нетто-направлении, а именно от верхушки стебля (рис. 9.12). Поэтому если приложить блок содержащего ауксин агара к морфологическому апексу стебля, то это приведет к быстрому переходу ауксина в ткань стебля, откуда его можно собрать путем экстрагирования или диффузии в базальный блок. Однако если такой же блок приложить к основанию того же кусочка ткани, то ауксин не будет перемещаться от основания к апексу и далее в рецепторный блок. Односторонний транспорт ауксина в стеблях и колеоптилях называется *полярным* транспортом. Физиологическая основа полярного транспорта ауксина до конца еще не выяснена, но его механизм, вероятно, включает некоторые из перечисленных ниже этапов (рис. 9.13). Ауксин в виде неионизированной молекулы ИУК диффундирует из нижнего конца одной клетки в верхнюю часть лежащей под ней другой клетки. Поскольку цитоплазма имеет почти нейтральную реакцию, а клеточная стенка — слабокислую, ИУК снаружи клетки менее ионизирована, чем внутри нее. Следовательно, существует градиент диффузии, благодаря которому неионизированная ИУК может проникать в клетку. Присутствующая в клетке ионизированная ИУК нерастворима в липидах и потому не может диффундировать наружу, тогда как неионизированная ИУК продолжает поступать в клетку. В результате ИУК накапливается внутри клетки. Высказано предположение, что ИУК может выходить из клетки с помощью специфических белков-переносчиков, расположенных в клеточной мембране на нижнем конце клетки. Они способны захватывать находящуюся в клетке ионизированную ИУК и транспорти-

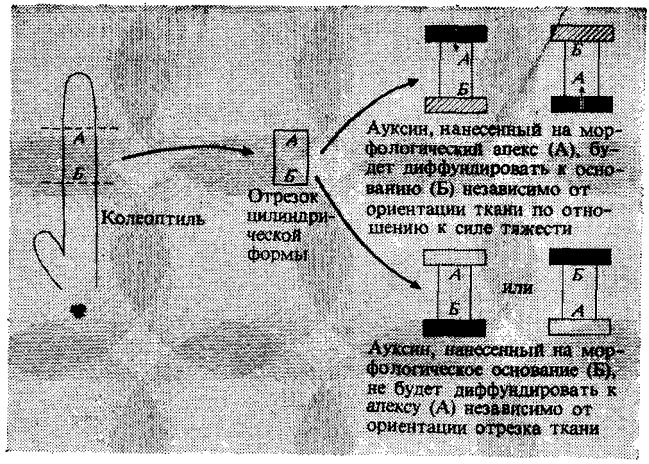
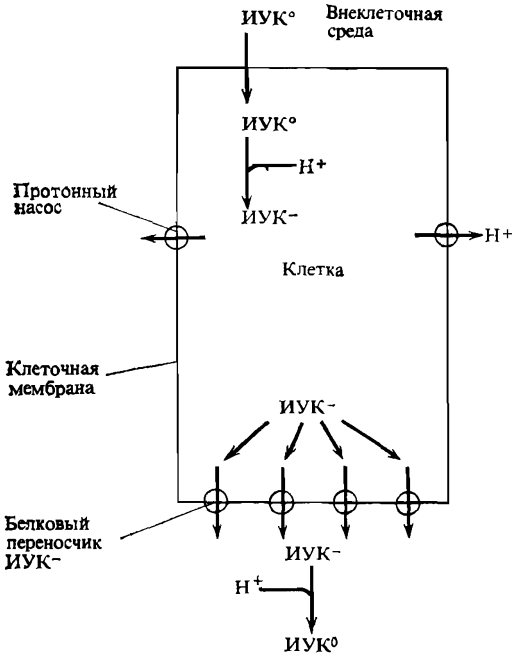


Рис. 9.12. Односторонний ток ауксина по ткани колеоптиля.

ровать ее наружу. Поскольку концентрация ионизированной ИУК внутри клетки выше, чем снаружи, белки-переносчики действуют по существу как турникеты, через которые ионизированная ИУК выходит из клетки, а затем увлекается в соседнюю клетку. Эти гипотетические переносчики ауксина расположены только в нижней части клетки, и поэтому ауксин может перемещаться лишь в одном направлении — от апекса к основанию. Таким образом, предполагается, что полярность обусловлена структурными особенностями клетки на молекулярном уровне.

Полярный транспорт требует также активной метаболической энергии, которая необходима хотя бы для того, чтобы поддерживать в цитоплазме более высокий pH, чем снаружи. Это может осуществляться благодаря активному выкачиванию ионов H^+ из клетки с использованием АТР в качестве источника энергии.

Мы должны сейчас подытожить проведенное здесь обсуждение тропизмов, хотя в нашем понимании этих явлений есть еще много пробелов. Мы не знаем, каким образом рецепторы односторонне направленного света или гравитационного раздражения влияют на латеральное распределение ауксина; правда, неравномерное распределение ауксина на двух сторонах стимулированного стебля или корня возникает, по-видимому, главным образом вследствие его поперечной миграции. Например, симметрично нанесенная меченная ^{14}C ИУК накапливается в затененной продольной половине фототропически стимулированного органа и нижней половине геотропически стимулированного органа. Одно из возможных объяснений такого эффекта состоит в том, что базипетальный транспорт (транспорт к морфоло-



Через клеточную мембрану поступает лишь неионизированная ИУК, что обусловлено ее растворимостью в липидах

Более высокий pH в клетке вызывает ионизацию ИУК° в ИУК⁻. Более высокий pH поддерживается путем выкачивания ионов H⁺ наружу. ИУК° продолжает поступать в клетку по мере снижения ее внутриклеточной концентрации

ИУК⁻, имеющая теперь более высокую концентрацию внутри клетки, не может пересечь липидную клеточную мембрану. Она выходит из клетки по градиенту концентрации с помощью специфических переносчиков, расположенных лишь на нижнем конце клетки

При pH внеклеточной среды ИУК⁻ превращается в ИУК° и диффундирует в соседнюю клетку

Рис. 9.13. Возможный путь, которым осуществляется полярный транспорт ауксина.

гическому основанию) ингибируется на стимулированной стороне. В результате происходит непрерывная диффузия вещества из освещенной половины в затененную при фототропизме стебля и из верхней половины в нижнюю при его геотропизме.

Несколько другая снтуация наблюдается в корне. Корневой чехлик обладает чувствительностью к силе тяжести. Сняв его с кончика корня, можно показать, что он служит также источником мощного ингибитора роста, который при асимметричном распределении вызывает образование изгибов. Опыты на отрезках корней, взятых за зоной роста, свидетельствуют, что перемещенне ИУК в таких отрезках происходит в направлении к кончику корня, а не от него. Другими словами, здесь имеет место полярный транспорт, осуществляемый только в *одном* направлении — от верхушки стебля к кончику корня. Бóльшая часть ИУК, обнаруживаемая в корнях, в действительности образуется в верхушке стебля, а затем транспортируется вниз по стеблю в кончик корня. Она накапливается также в тех местах, где развиваются новые боковые корни, и способствует там делению клеток. Корни все же вырабатывают очень небольшое

количество ауксина, по всей вероятности, в корневом чехлике. Этот ауксин может мигрировать на расстояние 2—3 мм (или немного больше) назад в зону роста корня. Если корень изогнут, то ауксин из кончика переходит на нижнюю сторону этой зоны, где, возможно, ингибирует рост и тем самым приводит к изгибанию корня вниз. Другим компонентом ингибитора корневого чехлика, вероятно, является абсцизовая кислота (см. гл. 10). Недавно проведенные исследования показывают, что в корневых тропизмах она играет более важную роль, чем ауксин.

У синтетических ауксинов, используемых для регулирования роста и развития растений, способность к перемещению связана с их активностью. Как правило, синтетические соединения, эффективно стимулирующие рост, обладают также и способностью к полярному транспорту. Это означает, что некоторая часть молекулы ауксина, ответственная за его действие, отвечает и за его связывание со специфическими участками транспортного белка. Когда мы измеряем контролируемый ауксином рост стебля, мы всегда находим, что скорость роста коррелирует не с *общим* содержанием ауксина, а с тем его количеством, которое способно к *диффузии* и выделяется из стебля, если его обрезать и поместить срезом на блок агара. Это свидетельствует о том, что не весь ауксин в клетке оказывает стимулирующее влияние на рост. Вероятно, рост контролируется ауксином, содержащимся в определенной части клетки, например в цитоплазме. Именно этот ауксин и доступен для транспортировки. Однако значительное количество ауксина может быть сосредоточено в других частях клетки, таких, как вакуоль, что делает его недоступным для транспортировки и неспособным оказывать влияние на рост; тем не менее если мы экстрагируем ткань растворителями и измерим в экстракте количество ауксина, то при этом будет учтен и неподвижный ауксин, что приведет к неправильной оценке действительной локализации различных форм ауксина в изучаемых клетках. Этот феномен *компартментации* имеет большое значение для всей физиологии: часто локализация того или иного соединения или фермента важнее, чем его общее содержание. Такое правило почти наверняка применимо не только к ауксину, но и ко всем другим гормонам.

Количество активного ауксина в любой части растения зависит от нескольких факторов: от уровня синтеза ауксина в верхушке стебля, доли транспортируемого гормона, его компартментации в клетках и, наконец, от количества ауксина, подвергшегося распаду или метаболизировавшегося другими путями. Известно, что ауксин под действием фермента ИУК-оксидазы превращается в неактивный продукт — 3-метиленоксиндол (см. рис. 9.3). Некоторые ткани в растении, особенно в корне, чрезвычайно активно разрушают ауксин этим путем. Имеют место также разные реакции конъюгации ауксина с другими молеку-

лами, такими, как аспарагиновая кислота и инозит. Количество этих продуктов обычно возрастает лишь тогда, когда на ткань наносят чрезвычайно высокие дозы ИУК. Поэтому предполагается, что образующиеся соединения являются запасными веществами или продуктами детоксикации.

В семенах зерновых, где практически отсутствует свободная ИУК, при обработке ткани разбавленной щелочью появляется значительное количество этого соединения. В ткани ИУК содержится в форме гликозидов, т. е. в сочетании с производными сахаров. При прорастании эти вещества транспортируются к верхушке колеоптиля, где ИУК высвобождается и делается доступной, как уже говорилось выше, для базипетального полярного транспорта.

Другие функции ауксина

Кроме осуществления контроля за растяжением клеток ауксин может также инициировать деление клеток или способствовать этому. Если нормальные клетки, например стебля или корня, выращивать методом культуры тканей в определенной химической среде, то деление клеток будет зависеть от ауксина, вырабатываемого клетками или присутствующего в среде. Аналогичным образом начало камбиальной активности у деревьев весной частично контролируется ауксином, диффундирующим вниз от развивающихся почек. В корнях и стеблях закладка придаточных или боковых корней в зоне перицикла находится отчасти под контролем ауксина. Эта индуцирующая митоз деятельность осуществляется ауксином совместно с другой группой растительных гормонов — *цитокининами*, которые будут рассмотрены позже. Ауксин не только контролирует инициацию камбиальной активности, но, возможно, определяет также природу клеток, дифференцирующихся из камбиальных продуктов. Наличие ауксина в камбии на стороне, обращенной к ксилеме (главным образом в молодых дифференцирующихся элементах ксилемы, по которым он транспортируется от верхушки стебля), способствует развитию камбиальных производных на этой стороне камбия в ксилемные клетки (рис. 9.14). На внешней стороне камбия высокие концентрации сахаров и гиббереллинов в зрелой флоэме обусловливают развитие присутствующих здесь камбиальных производных во флоэмные клетки. Как мы увидим позже, гиббереллины продуцируются в основном молодыми раскрывшимися листьями и потому обычно находятся во флоэме совместно с образовавшимися при фотосинтезе сахарами.

В побеге, отделенном от растения, полярный транспорт ауксина, синтезированного верхушкой, приводит к его накоплению в основании стебля. Аналогично этому ауксин, нанесенный на побег, также накапливается в основании. Через некоторое вре-

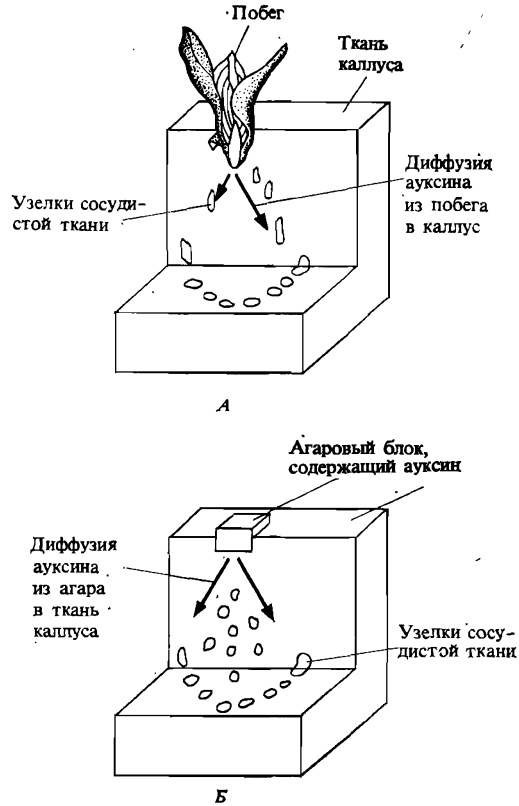


Рис. 9.14. При имплантации верхушки побега в верхнюю часть недифференцированного блока культуры каллусной ткани (*А*) развиваются узелки сосудистой ткани, содержащей ксилему. Можно показать, что между этим эффектом и ауксином, вырабатываемым побегом, существует связь, если вместо побега использовать агаровый блок, содержащий ауксин. В этом случае также наблюдается развитие сосудистой ткани. В апексе стебля ксилема развивается под каждым листовым бугорком, который служит главным местом образования ауксина.

мя здесь под действием ауксина происходит формирование наплыва, или *каллуса*, содержащего множество паренхиматозных клеток, образовавшихся при делении камбиальных клеток в основании стебля. Такая каллусная ткань обычно недифференцирована, но может содержать беспорядочно ориентированные сосудистые элементы. Часто вслед за активацией камбиальных клеток ауксином в изобилии развиваются придаточные корни. Этот эффект широко используется в плодоводстве для размножения желаемых растений путем укоренения черенков (см. гл. 14).

Удивительное превращение завязи в плод — еще один контролируемый ауксином процесс. Обычно вслед за опылением и

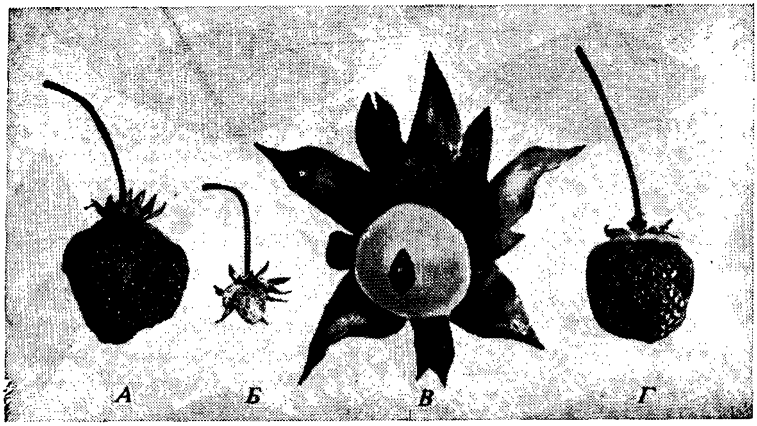


Рис. 9.15. Развитие цветоложа («плода») земляники зависит от ауксина, вырабатываемого семенами, находящимися внутри семянок. *А.* Нормальный плод. *Б.* Плод того же возраста, но с удаленными семянками. *В.* Плод, у которого удалены все семянки, за исключением одной. Цветоложе разрастается лишь под этой семянкой. *Г.* Плод с удаленными семянками, замененными ланолиновой пастой, содержащей 100 ч. на млн. β-нафтоксиуксусной кислоты. (Nitsch. 1950. Amer. J. Bot., 37, 211—215.)

оплодотворением стенка завязи, из которой в конечном счете образуется плод, начинает чрезвычайно сильно разрастаться благодаря увеличению как числа клеток, так и их размеров. Об определенной роли ауксина в этом процессе свидетельствует резкое повышение его содержания в завязях и плодах во время их развития и то, что применение экзогенного ауксина в подходящий момент может ускорить весь этот процесс, а у некоторых видов даже заменить обычное опыление. Если пыльца не достигла пестика, то развитие завязи можно стимулировать нанесением на нее достаточно больших количеств синтетических ауксинов, что приводит к образованию «искусственных», или *партенокарпических*, плодов (рис. 9.15). β-Нафтоксиуксусной кислотой, например, можно опрыснуть или намазать завязь томата. В результате образуется довольно типичный плод — красного цвета, крупный и вкусный, но без жизнеспособных семян. Поскольку сама пыльца содержит мало ауксина, ее функция частично должна состоять в активации синтеза ауксина, возможно, путем внесения в завязь какого-то стимулятора фермента, ответственного за образование ауксина из его предшественников.

До сих пор мы рассматривали стимулирующее влияние ауксина на деление, растяжение и дифференциацию клеток. Но ауксин может также оказывать и ингибирующее или ограничивающее действие на рост отдельных частей растения. Так, он влияет на конкуренцию между разными почками стебля. У растений с сильным *апикальным доминированием* растут лишь верхушеч-

ные почки, тогда как рост нижележащих почек подавлен. При удалении верхушечных почек начинает расти одна или несколько нижележащих почек, причем одна из них обычно становится доминирующей. Но если после удаления верхушечной почки на поверхность среза нанести некоторое количество ауксина, то боковые почки не развиваются. Отсюда можно сделать вывод, что ауксин, поступающий из апикальной почки, подавляет развитие боковых почек. Последний факт свидетельствует о том, что «решение» об ингибировании или стимулировании роста боковых почек принимается исходя из конкурентного действия по меньшей мере двух ростовых гормонов — ауксина, идущего от апекса, и цитокининов, поступающих, вероятно, из корневой системы. Поэтому даже в системе, подавленной образованным верхушечной почкой ауксином, локальное нанесение цитокининов на угнетенную почку может вызвать ее избирательный рост. Если боковой почке удалось преодолеть ингибирование, то ауксин при повторном нанесении уже более не действует на нее угнетающе и может даже усилить ее рост.

Как действует ауксин

Как мы видели, ауксин может оказывать множество разнообразных воздействий на растения, регулируя такие процессы, как деление, растяжение и направление развития клеток во время их дифференциации. Он вызывает целый ряд физических, химических и физиологических изменений в клетках, причем некоторые из них происходят чрезвычайно быстро. Например, скорость движения цитоплазмы в отрезках колеоптиля овса увеличивается через несколько минут после нанесения на них ауксина. Хотя эта быстрая реакция может быть ранним проявлением действия ауксина, трудно связать ее непосредственно с растяжением клеток, которое в какой-то момент должно повлечь за собой существенные изменения в клеточной стенке. Маловероятно, что одна-единственная «доминирующая реакция» с участием ауксина ответственна за все эти эффекты. Поэтому физиологи растений исследовали несколько разных процессов. У нас сейчас есть вполне приемлемое представление о том, каким образом ауксин регулирует растяжение клеток. Мы постепенно подходим к разгадке механизма, с помощью которого ауксин контролирует другие аспекты развития.

В отличие от клеток животных протопласты растительных клеток заключены в полужесткий «деревянный» ящик — клеточную стенку. Независимо от того, какие изменения происходят внутри ящика, клетка не может увеличиваться в своих размерах, если ее стенки не способны растягиваться. Аналогичную ситуацию можно наблюдать и у животных: например, у представителя членистоногих — омара, у которого все тело заключено в жесткий наружный скелет, состоящий преимущественно из хи-

тина. Животное может расти лишь тогда, когда старый жесткий наружный скелет сбрасывается в процессе *линьки*, а лежащий под ним новый слой остается в течение какого-то времени мягким и растяжимым. Клетки растений не могут сбрасывать свои клеточные стенки подобно тому, как омары сбрасывают свои наружные скелеты. Для них единственный путь увеличиться в объеме — это модифицировать существующую клеточную стенку, с тем чтобы сделать ее более растяжимой. Было показано, что ауксин играет в этом процессе существенную роль.

Ростом растительных клеток управляют два фактора: растяжимость клеточных стенок и тургорное давление клеточного содержимого, действующее на клеточную стенку. Мы можем представить себе эту ситуацию по аналогии с неполностью надутым воздушным шаром, в котором увеличение объема пропорционально внутреннему давлению и обратно пропорционально сопротивлению, оказываемому стенкой шара. Шар будет увеличиваться в размерах, если мы повысим внутреннее давление накачиванием в него воздуха. Это аналогично увеличению тургорного давления внутри клетки. С другой стороны, если бы мы смогли сделать стенку шара более растяжимой, воздействуя на нее размягчающими резину химикатами, то шар также увеличился бы в размерах, но без повышения первоначального внутреннего давления. Через 1—2 ч после нанесения ауксина на стебель или колеоптиль их клетки увеличиваются в размерах намного больше, чем соответствующие клетки в контрольном варианте без ауксина. Такое увеличение происходит в основном в длину, а не в ширину. Это обусловлено спиральным расположением целлюлозных микрофибрилл в клеточной стенке, что способствует скорее удлинению, чем радиальному росту клетки, а также тем, что ауксин увеличивает растяжимость клеточной стенки. Мы можем это измерить, если сначала прокипятим отрезок стебля или колеоптиля, для того чтобы убить его и устранить тем самым тургорное давление в клетках, а затем, зажав оба конца отрезка, определим силу, необходимую для его растяжения. Эта сила связана с растяжимостью стенки обратной зависимостью. Растяжимость стенки можно разложить на два компонента: *пластическую растяжимость* (необратимую деформацию) и *эластическую* (обратимую деформацию). Если прежде чем убить сегменты стебля растения, обработать их ауксином, то окажется, что для их необратимого растяжения до определенного предела потребуется меньше усилий, чем в контрольном опыте без применения ауксина. Такое индуцированное ауксином увеличение пластической растяжимости клеточной стенки наблюдается лишь в живых клетках. Ауксин не оказывает никакого влияния на растяжимость при его нанесении непосредственно на клеточные стенки в отрезках мертвого стебля или колеоптиля.

Как можно объяснить разрыхляющее действие ауксина на клеточные стенки? Может ли оно быть обусловлено, например, увеличением в клетке количества фермента *целлюлазы*, разрушающей клеточную стенку? Действительно, активность этого фермента резко возрастает через несколько часов после нанесения ауксина, и, следовательно, фермент мог бы разрушить некоторые целлюлозные микрофибриллы, повысив тем самым растяжимость стенки. Хотя сама по себе такая идея вероятна, активность целлюлазы, по-видимому, увеличивается лишь *после* того, как ауксин уже начал оказывать влияние на рост. Ясно, что любая приемлемая теория действия ауксина должна включать процесс, который начинается *до* стимулированного ауксином увеличения скорости роста.

Чтобы точно определить, с какого момента начинает увеличиваться скорость роста после нанесения ауксина, ученые используют прибор, изображенный на рис. 9.16. С помощью этого прибора можно измерить с точностью до нескольких секунд

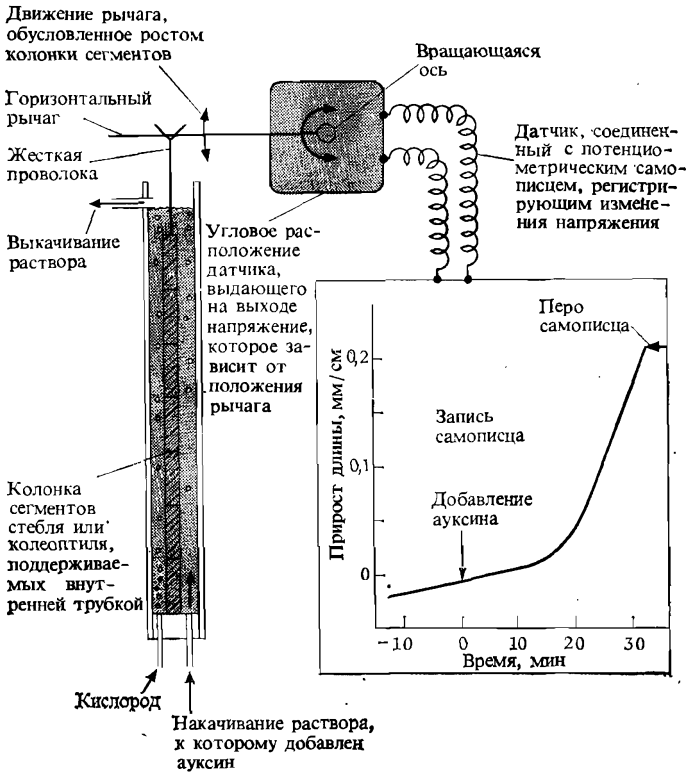


Рис. 9.16. Прибор для регистрации быстрых изменений роста с типичной кривой, характеризующей рост после добавления ИУК к буферу с pH около 6,5.

время, в течение которого происходят любые изменения длины отрезка стебля. Через 10—15 мин после добавления ауксина еще не отмечается увеличения скорости роста. Затем рост быстро ускоряется и достигает наивысшей скорости в течение последующих 15 мин. Таким образом, промежуток времени от 10 до 15 мин после нанесения ауксина требуется для того, чтобы вызвать изменения в метаболизме, приводящие в итоге к ускорению роста. Эти изменения должны достичь своего максимума примерно через 30 мин. Поэтому любые изменения, которые не обнаруживаются в течение часа или несколько позже, не могут относиться к *первоначальному* действию ауксина на индуцирование роста. Однако они могли бы быть частью механизмов, которые должны включиться позже для поддержания индуцированного ауксином роста.

Какое же изменение происходит за такой короткий период, что его можно связать с индуцированным ауксином растяжением клеток? Ответ, вероятно, заключен в феномене, впервые обнаруженном в 30-х годах, но не обратившем на себя внимание большинства ученых. Затем он был открыт повторно и описан в начале 70-х годов. Было установлено, что кислая среда (низкий pH) способствует растяжению клеток. Если отрезки стебля или колеоптиля поместить в прибор, изображенный на рис. 9.16, погрузив их в кислый раствор, то их рост усилится. Если для улучшения проникновения кислоты с отрезков снять эпидермис, то оптимальное усиление роста и растяжимости клеточных стенок будет наблюдаться при pH около 5. Если мертвые отрезки растянуть механически, то усилие, которое необходимо приложить, чтобы достигнуть определенной степени растяжения, будет меньше в том случае, когда отрезки погружены в раствор с pH 3,5, а не с pH 7,0. Таким образом, влияние кислоты на растяжение не требует наличия метаболически активных клеток. Растяжение клеток является прямым следствием действия ионов H^+ на компоненты стенки. О связи между кислотой и ауксином свидетельствует то, что они оказывают сходное влияние на рост. Различаются же они тем, что, во-первых, кислота действует на стенки, а ауксин — на клетки и, во-вторых, влияние кислоты длится лишь короткое время, а влияние ауксина — по меньшей мере несколько часов. Между кислотой и ауксином, возможно, существует простая зависимость. Если под влиянием ауксина происходит подкисление клеточных стенок, то это может вызвать их последующее разрыхление. Этот механизм объясняет лишь первоначальную стимуляцию роста, так как материалы, необходимые для дальнейшего растяжения клеток, быстро исчерпываются. Чтобы рост мог продолжаться, ауксин должен проявить еще одно действие, которое обеспечило бы синтез новой стенки. Именно этот последний процесс отсутствует, когда растяжение стенки индуцируется только одной кислотой.

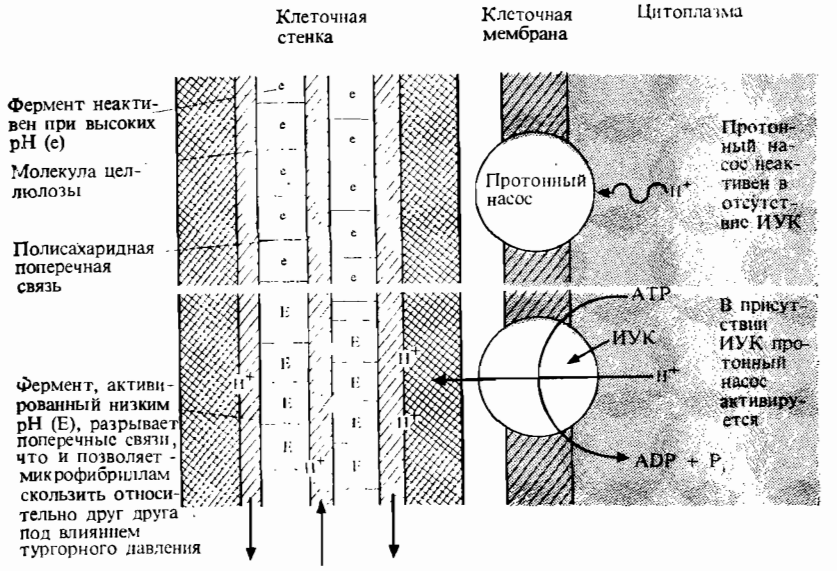


Рис 9.17. Теория протониого насоса, объясняющая действие ИУК на растяжимость стенки и растяжение клетки.

Известно, что в клеточных мембранах и в мембранах различных органелл клетки имеются метаболические насосы для разнообразных веществ, таких, как минеральные ионы, сахароза, гормоны и ионы водорода (см. гл. 7). Согласно одной широко распространенной теории, ауксин стимулирует работу локализованного в плазмалемме насоса, перекачивающего ионы H^+ из цитоплазмы в клеточную стенку. Такие насосы представляют собой белки, получающие энергию для своей работы в результате расщепления ATP до ADP и неорганического фосфата. Ресинтез ATP зависит, конечно, от метаболизма. Эта теория предполагает, что насос, перекачивающий ионы H^+, функционирует лишь в том случае, если с ним связана ИУК, действующая как *эффектор* (активатор) (рис. 9.17). Такая связь, по-видимому, обратима. Она образуется и распадается в зависимости от концентрации ИУК в окружающей цитоплазме. Эта модель в основном подтвердилась, когда было показано, что отрезки колеоптиля со снятым эпидермисом при помещении их в раствор подкисляют его только после добавления ИУК в среду. Таким образом, несмотря на то что теория активируемого ауксином протонного (H^+) насоса не разрешила всех проблем и ее необходимо дополнить некоторыми деталями, она согласуется с большинством данных и представляет собой приемлемое объяснение действия ауксина на растяжение клеток.

Но мы еще не закончили. *Почему* подкисление способствует растяжению клеточных стенок? Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны вернуться к структуре клеточной стенки растения (рис. 2.31). Стенка состоит из длинных молекул целлюлозы, связанных между собой полисахаридными мостиками, образованными смесью сахаров, таких, как галактоза, арабиноза и ксилоза. Полисахаридные мостики, составляющие часть стенки, обычно называют *гемицеллюлозой.* Длинные целлюлозные молекулы, соединенные друг с другом этими поперечными связями, обусловливают жесткость клеточной стенки. При необратимом растяжении клеточной стенки, что происходит обычно в процессе роста, целлюлозные цепи должны скользить относительно друг друга, и это может быть достигнуто только в том случае, если поперечные связи между цепями целлюлозы будут разорваны. Когда растяжение стенки завершается, поперечные связи образуются вновь, фиксируя целлюлозные цепи в их новом положении (рис. 9.18). В результате размеры клетки увеличиваются. Чтобы кислота могла способствовать увеличению растяжимости стенки, она, очевидно, должна разрывать поперечные связи между молекулами целлюлозы. Было высказано предположение, что в клеточной стенке имеется pH-зависимый фермент, разрушающий такие связи. Этот фермент не действует при pH 6,0—7,0, но становится высокоактивным при pH около 5,0. Когда под влиянием ауксина, присутствующего внутри клетки, ионы H^+ накачиваются в клеточную стенку, фермент активируется и разрушает поперечные связи; целлюлозные цепи освобождаются и получают возможность скользить одна относительно другой. Такое скольжение осуществляется под действием тургорного давления клеточного содержимого, что вызывает растяжение стенки и увеличение размеров клетки. Мы еще не знаем природу этого гипотетического фермента, о существовании которого свидетельствует то, что некоторые химические соединения, препятствующие обычно действию ферментов, способны ингибировать индуцированное кислотой растяжение стенок изолированных клеток.

В отсутствие ауксина индуцированный кислотой рост длится лишь короткий период, а в его присутствии продолжается в течение многих часов. Что же собой представляет этот долговременный процесс, активируемый ауксином? Если добавить ингибитор синтеза белка (такой, как циклогексимид) к стимулированным ауксином отрезкам стебля, то они прекращают рост примерно через 15 мин после остановки синтеза белка. Если же ингибитор добавляется задолго до нанесения ауксина, то последний все же стимулирует рост, но лишь в течение тех же 15 мин. Отсюда мы можем заключить, что первоначальная стимуляция роста, обусловленная выкачиванием ионов H^+ из цитоплазмы под влиянием ауксина, не зависит от синтеза белка,

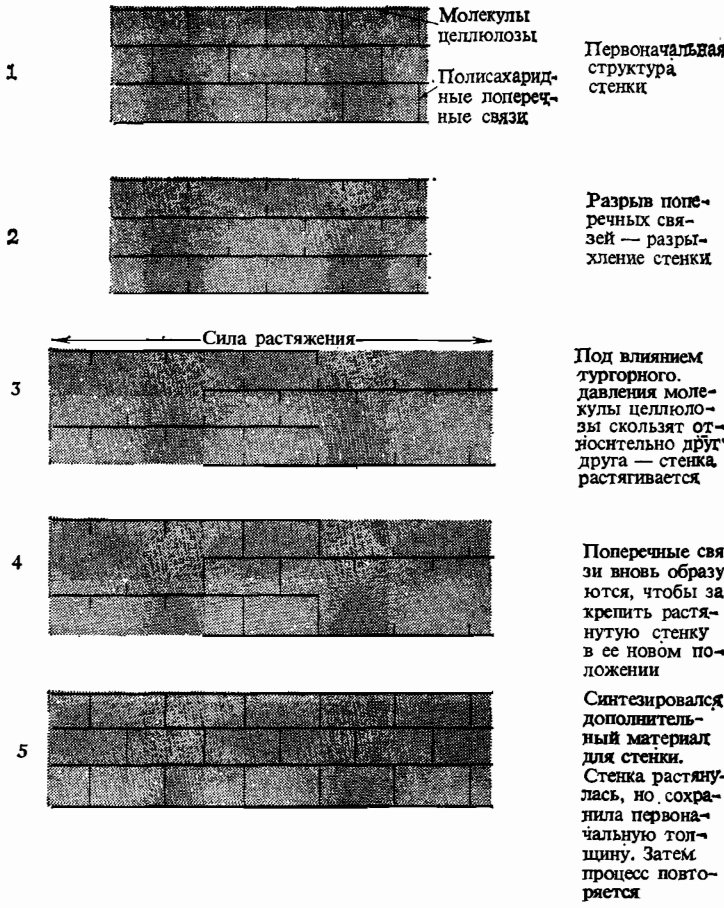


Рис. 9.18. Возможный механизм растяжения клеточной стенки под влиянием ауксина.

тогда как дальнейший индуцированный ауксином рост нуждается в синтезе белка. Одним из необходимых белков является, по-видимому, сам белок, выполняющий функцию насоса, так как в присутствии циклогексимида индуцированное ауксином подкисление наружной среды прекращается. Следовательно, в присутствии ауксина этот белок-насос должен иметь довольно короткое время жизни и постоянно синтезироваться. Для продолжения роста необходимы также и другие процессы. Чтобы удержать стенку клетки в растянутом состоянии и сделать ее жесткой, нужно перестроить полисахаридные поперечные связи. Затем, чтобы предотвратить постепенное утончение стенки (известно, что ее толщина в течение всего периода роста клетки

остается примерно одинаковой), должно синтезироваться больше целлюлозы и полисахаридов, образующих поперечные связи. Так, примечательно, что ауксин, как было установлено, повышает активность ферментов, ответственных за синтез целлюлозы. Эти ферменты локализованы в клеточной мембране и в пузырьках диктиосом, которые, как известно, участвуют в синтезе компонентов стенки.

Для непрерывного деления, растяжения и дифференциации клеток под влиянием ауксина необходим постоянный синтез новых белков. В период роста клетки белки используются для построения дополнительных компонентов цитоплазмы клетки, а при дифференциации требуются новые ферменты, участвующие в процессах, характерных только для дифференцированного состояния клетки. Было показано, что ауксин вызывает увеличение скорости синтеза белка путем повышения синтеза мРНК в ядре. Совместно с другими гормонами и регуляторами ауксин, вероятно, изменяет также тип образующейся мРНК, изменяя тем самым тип ферментов в клетке. В результате синтезируется больше ферментов, специфических в отношении роста и дифференциации клеток. Кроме того, синтезируется больше рибосомной РНК, чтобы удовлетворить повышенную потребность в ней, возникающую при синтезе белка. Мы еще не знаем, какие ферменты, синтезируемые под влиянием ауксина, индуцируют продолжительный рост клеток и их дифференциацию. Такие проблемы с трудом поддаются решению, однако постепенно мы будем все больше узнавать о деталях, связанных с ростом и дифференциацией клеток, и в конце концов сможем лучше представить себе, где следует искать ответы на нерешенные вопросы.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Еще одну группу важных ростовых гормонов растений, открытую благодаря ряду случайных обстоятельств и тонких наблюдений, составляют гиббереллины. В последнем десятилетии прошлого века японские рисоводы обнаружили на своих чеках появление чрезвычайно вытянутых проростков. Они стали внимательно наблюдать за этими проростками, так как хороший фермер обычно рассматривает любое крупное растение как возможный материал для селекции сорта с целью улучшения его общей продуктивности. Однако эти высокие проростки никогда не доживали до созревания и лишь изредка зацветали. Болезнь была названа *баканаэ* (болезнь «дурных проростков»). В 1926 г. японский ботаник Куросава обнаружил, что эти проростки были заражены грибом, названным позднее *Gibberella fujikuroi* (представитель кл. Ascomycetes, или сумчатых грибов). Если споры гриба перенести с зараженного проростка на здоровое растение, то последнее заболевает и его рост становится аномальным. При

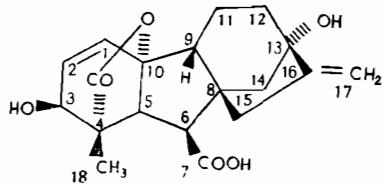


Рис. 9.19. Структурная формула гиббереллловой кислоты ($ГК_3$). Имеется свыше 50 различных гиббереллинов, различающихся главным образом по числу и местоположению дополнительных групп, таких, как —ОН. Для того чтобы описать эти различия, каждому атому углерода в основном скелете был присвоен номер, причем каждая группа получила номер того атома углерода, к которому она присоединена. Наконечниками стрелок обозначены связи, выступающие над плоскостью листа; короткие штрихи — это связи, находящиеся ниже плоскости листа, а сплошные линии — связи в плоскости листа.

выращивании гриба в колбе на искусственной среде в ней накапливается какое-то вещество, которое, будучи перенесено на растение-рецептор, вызывает у него чрезмерный рост — один из симптомов, типичных для болезни «дурных проростков». Это вещество было названо *гиббереллином* (производное от *Gibberella*).

В 30-х годах японским физиологам и химикам удалось выделить из среды, на которой выращивали гриб *Gibberella*, несколько веществ, ингибирующих и стимулирующих рост. Предложенная ими в итоге структурная формула стимулятора роста гиббереллина была не совсем верна. Тем не менее эти ученые правильно определили общую природу вещества и получили кристаллы, при нанесении которых на испытуемые растения наблюдались типичные для болезни баканаэ симптомы очень сильного удлинения стебля. Эта информация была опубликована в Японии во многих статьях еще до 1939 г., но, к сожалению, вторая мировая война прервала начатую работу и отвлекла внимание большинства ученых на исследования для военных целей. Волнующая история открытия гиббереллина оставалась неизвестной на Западе примерно до 1950 г., когда несколько групп исследователей в Англии и США обнаружили старые статьи о гиббереллине и вновь приступили к решению этой проблемы.

К 1955 г. английские ученые подтвердили первоначальное наблюдение, сделанное в Японии, а также выделили вещество, которое они назвали *гиббереллловой кислотой* (рис. 9.19). Она несколько отличается от материала, выделенного японцами. Вскоре много других соединений с такой же основной структурой было обнаружено как в грибах, так и в незараженных тканях высших растений. Стало ясно, что гиббереллины представляют собой целое семейство молекул, насчитывающее в настоящее время свыше 50 соединений. Все они обладают основным тетрациклическим гиббереллловым скелетом, но у каждого из них имеют-

ся различные модификации и химические группы (например, —OH) в разных частях молекулы. Гиббереллиновая кислота при нанесении на некоторые растения вызывает чрезмерное удлинение стебля, а в ряде случаев и уменьшение листовой поверхности. Самое яркое проявление ее действия — это, пожалуй, быстрая стимуляция удлинения цветоножки (*стрелкование*) и во многих случаях — стимуляция цветения длиннодневных растений (см. гл. 11 и 12; рис. 9.20). Гиббереллин способствует выбрасыванию стрелки, увеличивая как число клеточных делений в определенных зонах, так и растяжение клеток, образующихся путем таких делений (рис. 9.21). В тех случаях, когда наносятся лишь небольшие количества гиббереллина, выход в стрелку происходит, но зачатки цветков могут и не дифференцироваться. Более высокие дозы гиббереллина обычно вызывают не только стрелкование, но и цветение. Есть некоторые данные в пользу утверждения, что у длиннодневных растений индукция длинным днем стимулирует образование гиббереллина, что в свою очередь вызывает морфогенетические реакции. В других случаях активность гиббереллина в апексах растений снижается во время их выхода в стрелку, что свидетельствует о возможном использовании гиббереллина в этот период. Гиббереллин не способен вызывать цветение у короткодневных растений и фактически оказывает, по-видимому, противоположный эффект. Пока точно не известно, какие гормоны контролируют цветение у короткодневных растений или у тех длиннодневных растений, которые вытягиваются, но не зацветают в ответ на воздействие

Рис. 9.20. Один из главных эффектов, проявляемых гиббереллином, заключается в индуцировании растяжения стебля, особенно цветоножки, у растений, для удлинения и цветения которых необходимы длинные дни. За таким стрелкованием иногда, но не всегда следует цветение. Растения капусты справа были обработаны гиббереллиновой кислотой, тогда как такие же растения слева не обработаны. (С любезного разрешения S. H. Wittwer и M. J. Bukovac, Michigan State University.)

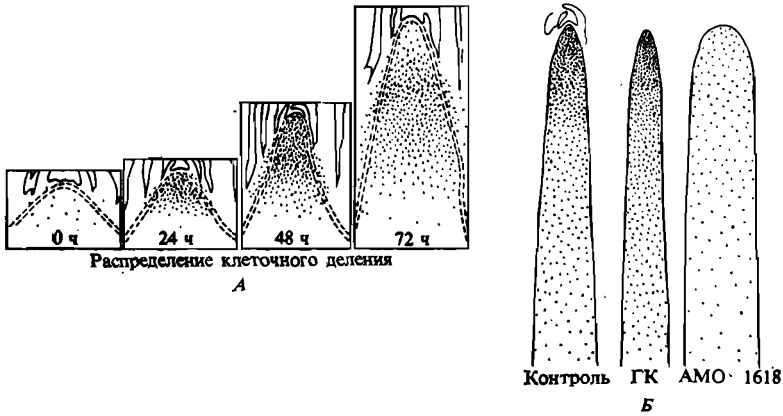


Рис. 9.21. Обработка гиббереллином розеточных растений вызывает усиление как деления, так и растяжения клеток. Это легко можно видеть на продольных срезах через центральный цилиндр *Samolus parviflorus* (*А*), в котором деление клеток усиливается после внесения ГК. (Каждая точка соответствует одной митотической фигуре на срезе толщиной 64 мк.) Используя АМО 1618, антигиббереллиновый ретардант роста, можно показать, что меристематическая активность верхушек стебля у *Chrysanthemum morifolium* непосредственно обусловлена действием ГК. Сплошные линии показывают границы сосудов, в пределах которых каждая точка представляет одну митотическую фигуру на срезе толщиной 60 мк. (Sachs. 1965. Ann. Rev. Pl. Phys., **16**, 73—96; Sachs et al. 1959. Amer. J. Bot., **46**, 376—384.)

гиббереллловой кислотой. Возможно, что в последнем случае в индукцию цветения вовлечена не гиббереллловая кислота, а какой-то другой гиббереллин.

Однако не все растения реагируют на гиббереллин. Анализируя результаты многочисленных тестов, физиологи обнаружили корреляцию между исходным размером растения и степенью его реактивности в отношении гиббереллина. Если сравнивать, например, карликовый горох или карликовую кукурузу с их высокорослыми формами, то выясняется, что нанесение гиббереллина на карликовые растения вызывает их усиленный рост, тогда как при аналогичной обработке высокорослых форм эффект незначителен или его нет совсем (рис. 9.22). Поскольку во многих случаях различие между карликовостью и высокорослостью определяется только одним геном, предложена привлекательная гипотеза, согласно которой карликовость фактически обусловлена неспособностью растения продуцировать достаточное количество гиббереллина для удовлетворения своих основных потребностей. Следовательно, нанесение гиббереллина на некоторые генетические карлики дает высокорослые формы. Такие карликовые растения, ставшие высокими благодаря обработке гиббереллином, конечно, все равно будут иметь карликовые генотипы и при размножении будут давать карликовое потомство. Орга-

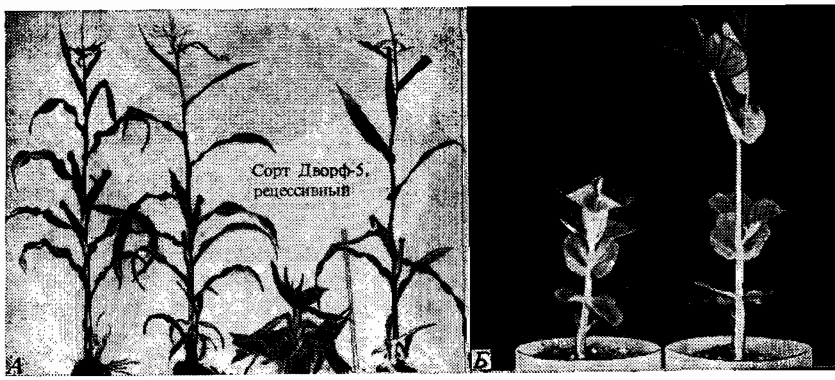


Рис. 9.22. *А.* **Влияние гиббереллловой кислоты на нормальную и карликовую кукурузу. Слева направо представлены нормальное контрольное растение, нормальное растение, обработанное гиббереллином, карликовое контрольное растение и карликовое растение, обработанное гиббереллином. (В. О. Phinney; С. А. West. Gibberellins and the Growth of Flowering Plants в кн. Developing Cell Systems and Their Control. D. Rudnick, 1960. The Ronald Press.)**

Б. **Карликовый горох, обработанный водой (*слева*) и ГК (*справа*). (С любезного разрешения А. Lang, Michigan State University.)**

низмы, фенотипы которых изменены с помощью химической или физической обработки так, что они становятся похожими на организмы с другим генотипом, называются *фенокопиями.*

Установлено, что некоторые высокорослые растения действительно содержат больше общего количества гиббереллина, чем карликовые растения, хотя это и не всегда так. Однако при хроматографическом разделении гиббереллины высокорослых и карликовых растений часто обнаруживают некоторые качественные различия. В таких случаях карликовость может быть обусловлена наличием гиббереллинов, менее активных в стимуляции роста. Но ясно, что карликовость не всегда связана с аномалиями в гиббереллинах.

Гиббереллин может также индуцировать образование партенокарпических плодов, действуя самостоятельно или совместно с ауксином. Примером может служить яблоко. Многочисленные попытки добиться его партенокарпического развития с помощью одного ауксина не увенчались успехом. Сейчас опрыскивание растений смесью ауксина и гиббереллина приносит желаемые результаты. Повышение содержания природного гиббереллиина в семенах яблока коррелирует также с периодом их максимального роста, что свидетельствует о возможной регуляции гиббереллином развитня семени и стенки завязи. Последний аспект функционирования гиббереллина нашел применение в сельском хозяйстве при выращивании бескосточкового винограда.

Рис. 9.23. Некоторым семенам для прорастания необходима холодовая обработка. Предварительное воздействие низкой температуры на семена лещины (*Corylus avellana*) включает механизм образования гиббереллина после того, как семена вновь оказываются при температуре прорастания. Образовавшийся гиббереллин способствует их прорастанию. (Ross, Bradbeer. 1968. Nature, **220**, 85—86.)

Гиббереллины играют определенную роль, вероятно, не только в развитии семян, но также и в их прорастании. При этом они действуют двумя путями. Во-первых, они, по-видимому, способствуют выходу семян из состояния покоя, что можно легко продемонстрировать, нанеся гибберелловую кислоту на покоящиеся семена, которые после этого прорастают. Гиббереллин заменяет также свет или низкие температуры в тех случаях, когда для прерывания покоя семян требуются эти раздражители. В природе покой, вероятно, прерывается при повышении содержания естественного гиббереллина (рис. 9.23). Во-вторых, в семенах злаков гиббереллин является тем веществом, которое контролирует мобилизацию запасного питательного материала в эндосперме. Семена многих злаков, например ячменя, содержат запасной крахмал, способный быстро гидролизоваться в начале прорастания. После замачивания зерен ячменя, содержащих зародыши, начинается быстрый гидролиз крахмала. Если же перед замачиванием удалить зародыши, то в семенах гидролиза крахмала не происходит. При нанесении гиббереллина на такие лишенные зародышей семена крахмал начинает гидролизоваться (рис. 9.24). Таким образом, в зародыше вскоре после набухания семян в норме, очевидно, образуются гиббереллины, активизирующие процесс гидролиза крахмала с помощью особого механизма, который будет рассмотрен более под-

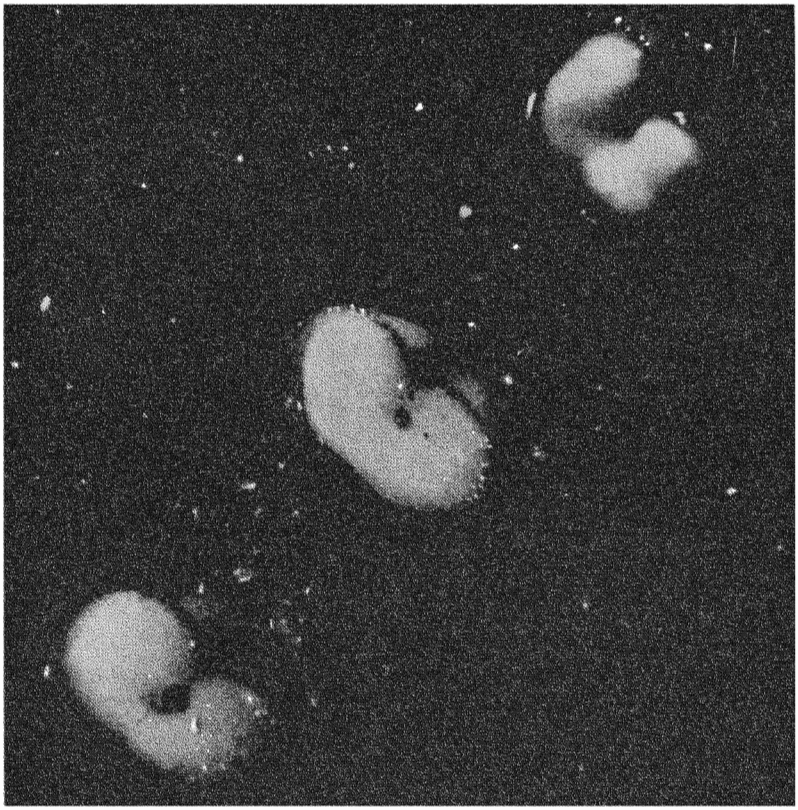


Рис. 9.24. Три стерильные половинки зерен ячменя без зародыша. На открытую поверхность каждой из них было нанесено (*слева направо*) 0,5 мкл воды, ГК в концентрации 1 ч. на млрд. и 100 ч. на млрд. Фотография, сделанная через 48 ч, показывает, что в зернах, обработанных гиббереллином, уже идет переваривание заполненной крахмалом запасающей ткани. Гормон гиббереллин активирует образование и выделение ферментов, вызывающих гидролиз запасных веществ. (С любезного разрешения J. E. Varner, Washington University.)

робно в следующем разделе. Два описанных эффекта гиббереллина, проявляющихся при прорастании семян, полностью различаются между собой в том отношении, что прерывание покоя происходит в зародыше до мобилизации запасных питательных веществ. Последний процесс начинается в результате действия гиббереллина на *алейроновый слой*, окружающий эндосперм (рис. 9.25.)

По-видимому, имеются два пути контроля гиббереллином специфических физиологических процессов. Первый путь — это

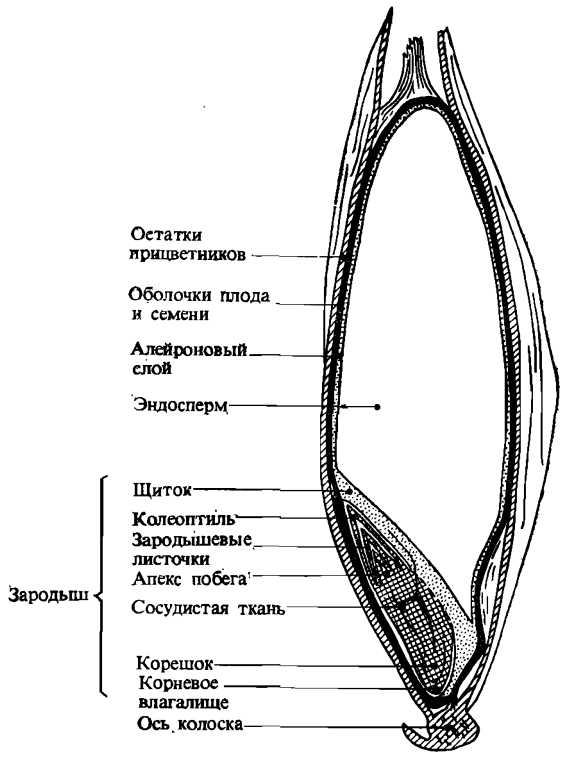


Рис. 9.25. Продольный разрез зерна ячменя.

просто синтез гиббереллина растением и последующая инициация гиббереллин-зависимого процесса. Второй путь более сложен. Вспомните, что существуют около 50 гиббереллинов, различающихся по своей относительной активности в зависимости от того процесса, на который они оказывают влияние. Поскольку все гиббереллины имеют сходную молекулярную структуру, любой из них можно превратить в другой, лишь слегка модифицировав его молекулу, например присоединив к ней —ОН-группу в одно или более положений из нескольких возможных. Таким образом, растение может управлять тем или иным внутренним процессом, превращая в ходе метаболизма неактивный гиббереллин в активный или наоборот.

Подобно каротиноидным пигментам, стероидам и каучуку, гиббереллины представляют собой изопреноидные соединения, образующиеся из ацетил-СоА при дыхательном метаболизме (см. гл. 5). Метаболический путь биосинтеза гиббереллинов, выясненный с помощью меченных ^{14}C соединений, отображает сле-

дующая схема:

Ацетат ⟶ Мевалонат ⟶ Многочисленные перестройки ⟶ ⟶ Кауреи (дитерпеи) ⟶ **Гиббереллин.**

Идентификация дитерпенов в качестве промежуточных соединений в биосинтезе гиббереллинов подтверждается еще и тем фактом, что ретардант роста АМО-1618, действующий как антагонист гиббереллинов, препятствует образованию дитерпена из его предшественника.

Как действует гиббереллин

При рассмотрении гиббереллина, так же как и ауксина, мы сталкиваемся с одной и той же проблемой: как можно объяснить, что очень малые количества данного вещества способны контролировать многочисленные и разнообразные морфогенетические реакции, включающие прорастание семян, деление и растяжение клеток, закладку цветков. Лишь один феномен был проанализирован подробно — индукция гидролиза крахмала в беззародышевых семенах ячменя.

Мы теперь знаем, что контроль расщепления крахмала гиббереллином сводится к регуляции образования и высвобождения ферментов. Нанесение гиббереллина на беззародышевые семена ячменя приводит к появлению и выделению *амилазы* (рис. 9.26), а также других ферментов. Амилаза вызывает гидролиз крахма-

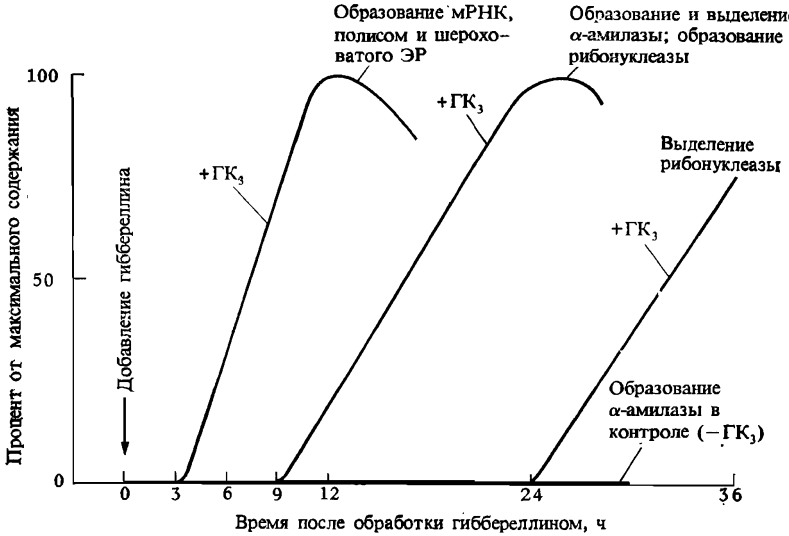


Рис. 9.26. Процессы, происходящие в алейроновых клетках зерна ячменя после обработки его гиббереллином.

ла (по-латыни *amylum*), содержащегося в эндосперме зерна ячменя. Если удалить алейроновый слой, то можно показать, что образование фермента происходит именно в этой ткани. Следовательно, алейрон продуцирует и выделяет гидролитические ферменты, расщепляющие запасные питательные вещества в эндосперме. Именно эти алейроновые клетки, являющиеся «клетками-мишенями», и реагируют на гиббереллин. Данная система может служить примером органоспецифической регуляции роста, так как гиббереллин — своего рода ключ к запасным питательным веществам — образуется в зародыше, содержащем единственные в семени способные к росту ткани.

Каким образом гиббереллин вызывает проявление α-амилазной активности? Во-первых, очевидно, что фермент представляет собой не просто активированную форму предварительно синтезированного неактивного запасного белка, а образуется заново из составляющих его аминокислот. Это было показано путем добавления меченых аминокислот к зернам ячменя или алейроновым слоям, инкубированным с гиббереллином. В результате происходило включение радиоактивности в белок. Это включение предотвращалось ингибиторами синтеза белка, такими, как циклогексимид. На место действия гиббереллина в процессе синтеза белка указывает тот факт, что ингибиторы ДНК-зависимого синтеза РНК (например, актиномицин D) препятствуют также и синтезу амилазы. Отсюда можно заключить, что гиббереллин должен участвовать в образовании молекул мРНК на ДНК-матрице в качестве дерепрессора генов, кодирующих гидролитические ферменты; он как бы дает разрешение на выработку этих ферментов.

Попытки доказать существование такой специфической мРНК наталкиваются на трудности, связанные с очень малым количеством образующейся мРНК и отсутствием методов, позволяющих отличить ее от других мРНК. Последняя проблема была недавно решена благодаря обнаружению на одном конце молекул мРНК цепи адениновых остатков. Поскольку аденин соединяется водородными связями с уридином, это свойство позволяет отделять мРНК с помощью колонки со связанным полиуридином, к которому может присоединяться аденин. Информационная РНК сорбируется колонкой, тогда как другие РНК свободно проходят через нее. Затем, заменив раствор в колонке, можно элюировать и определить мРНК. Этот метод показал, что примерно через 4 ч после добавления гиббереллина меченые нуклеозиды включаются в мРНК с помощью ядер алейроновых клеток. Это происходит за несколько часов до появления α-амилазы. Кроме того, появление α-амилазы тормозится при добавлении на ранних этапах ингибитора *кордицепина*, который, как считается, специфически предотвращает завершение синтеза мРНК. Чем позже добавляется кордицепин, тем меньше его

эффект. Если его добавить примерно через 12 ч после нанесения гиббереллина, то никакого ингибирующего влияния он уже не будет оказывать. Следовательно, индуцированный гиббереллином синтез мРНК для α-амилазы к этому времени должен был завершиться.

Специфическая природа вновь синтезированной мРНК была окончательно установлена с помощью комбинации изящных методов. После того как выделенную мРНК внесли в белок-синтезирующую систему in vitro, содержащую рибосомы, тРНК, необходимые ферменты и аминокислоты, путем сочетания иммунохимических и электрофоретических методов было показано, что образовавшийся белок идентичен настоящей α-амилазе!

Примерно в то же время, когда появляется мРНК, наблюдается и резкое увеличение числа полисом и шероховатого эндоплазматического ретикулума в алейроновых клетках. Такие изменения типичны для клеток, производящих секретируемые ферменты. Действительно, гиббереллин, по-видимому, способствует как секреции, так и синтезу ферментов. Было показано, что гиббереллин инициирует образование не только α-амилазы, но и других гидролаз, особенно протеазы и рибонуклеазы. Таким образом, один гормон, очевидно, вызывает ряд событий, приводящих к быстрому преобразованию всех запасных питательных веществ семени в вещества, доступные для молодого растения. Гиббереллин способствует также выделению всех этих ферментов из алейроновых клеток в эндосперм. Синтез и высвобождение α-амилазы начинается примерно через 9 ч после добавления гиббереллина (рис. 9.26). Рибонуклеаза синтезируется одновременно с α-амилазой, но до ее выделения из клеток должно пройти более 24 ч с момента добавления гиббереллина. Ферменты расщепляют запасные питательные вещества на растворимые продукты, которые затем транспортируют к растущим апексам растения и используются в качестве источников энергии и материалов, необходимых для образования новых клеток.

Если гиббереллин может дерепрессировать определенные гены в клетках алейронового слоя, не удивительно, что он может также оказывать влияние на деление и дифференциацию клеток в других частях растения путем «включения» других генов. Какие гены при этом включаются, почти наверняка зависит от природы клеток. Сделано не много работ, посвященных роли гиббереллина в инициации или контроле растяжения клеток. У совсем взрослых растений овса гиббереллин отвечает за значительное удлинение междоузлий стебля до цветения. Было установлено, что в отсутствие ауксина такое удлинение полностью обусловлено растяжением клеток, хотя в природных условиях при наличии определенного количества ауксина в узле происходит также и деление клеток. Первоначальные результаты показывают, что гиббереллин индуцирует растяжение клеток благодаря подкис-

лению клеточных стенок примерно таким же образом, как было описано ранее для ауксина. Однако чувствительные к гиббереллину клетки не реагируют на ауксин. Различия между клетками этих двух типов объясняются, вероятно, наличием у них разных рецепторов гормонов.

ЦИТОКИНИНЫ

Выше мы уже упоминали, что деление клеток в культуре растительной ткани зависит от ауксина и других факторов клеточного деления, называемых *цитокининами*. Такие же контрольные механизмы действуют, вероятно, при регулировании деления и роста клеток и в других частях растущего растения, например в боковых почках.

Открытие цитокининов было связано с попытками индуцировать деление определенных растительных клеток, выращиваемых в культуре. Одна из таких попыток, придпринятая в начале 40-х годов, заключалась в выделении неоплодотворенной яйцеклетки из завязи и выращивании ее в определенной среде с целью получения гаплоидных зародышей. Эта цель не была достигнута. Однако было установлено, что рост очень молодых нормальных зародышей стимулируется при добавлении к среде молока кокосового ореха (жидкого эндосперма огромных семян кокосовой пальмы). Поскольку никакие сочетания известных тогда факторов роста не давали такого результата, было ясно, что молоко кокосового ореха содержит какое-то вещество (или вещества), ответственное за этот уникальный эффект. Поэтому несколько исследователей предприняли попытки выделить из молока кокосового ореха и охарактеризовать гипотетические факторы клеточного деления.

К открытию цитокининов привели опыты Скуга и его сотрудников из Висконсинского университета, в которых они пытались индуцировать деление зрелых сердцевинных клеток табака. В интактных растениях эти клетки увеличиваются в размерах, но никогда не делятся. Однако при пересаживании на среду, содержащую ауксин и молоко кокосового ореха, они начинают делиться. Испытывая разные соединения, группа Скуга обнаружила, что аденин в присутствии ауксина обладает некоторой стимулирующей клеточное деление активностью. Впоследствии были проверены также нуклеиновые кислоты, в состав которых входит аденин. В итоге было установлено, что ДНК, содержащаяся в одном старом образце спермы сельди, дала результаты, количественно превосходящие те, которые были получены с аденином. Позже выяснилось, что любой образец ДНК или даже одного аденозина можно превратить в чрезвычайно активный материал, если автоклавировать его в соответствующих условиях. Новое вещество, образовавшееся в таких необычных усло-

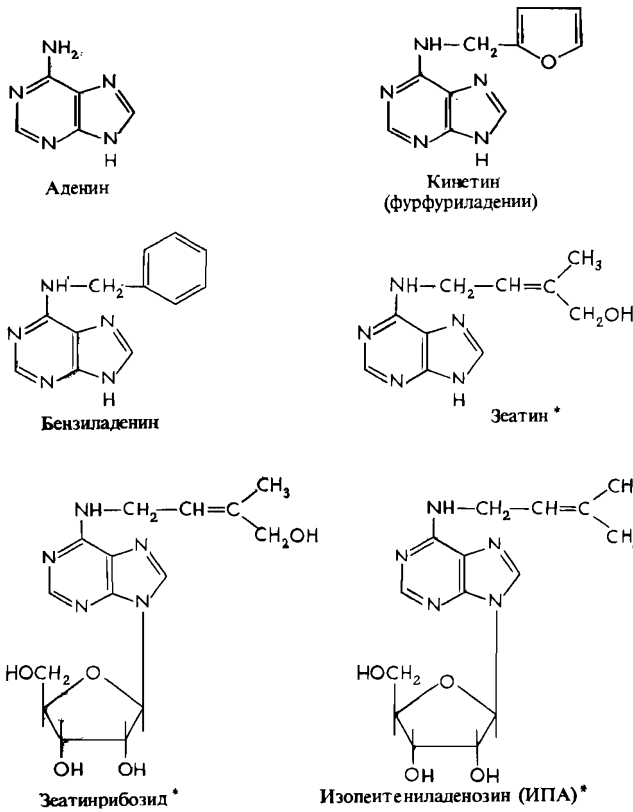


Рис. 9.27. Структурные формулы различных производных аденина с активностью, характерной для цитокинин. Звездочкой помечены природные цитокинины.

виях, было выделено и идентифицировано как 6-фурфуриладенин. Из-за его высокой активности при индуцировании клеточного деления (цитокинеза) в сердцевине табака (в присутствии ауксина) это вещество было названо *кинетином.*

После установления природы кинетина исследователи смогли заняться поисками в растениях других подобных материалов. Оказалось, что незрелые плоды и развивающиеся зерна злаков являются богатыми источниками активности, стимулирующей клеточное деление. В конечном счете из развивающихся зерен кукурузы было выделено вещество, названное *зеатином* (рис. 9.27), которое по своей структуре напоминало кинетин. Это вещество и близкородственное соединение *изопентениладенин* обнаружены сейчас во всех проверенных растениях. Такие соединения, получившие общее название *цитокинины*, обычно

связаны с рибозой (*рибозиды*) или с рибозой и фосфатом (*риботиды*). Установлено, что стимулирующая активность молока кокосового ореха обусловлена действием смеси многих соединений, среди которых цитокинин был идентифицирован как зеатинрибозид. В научных исследованиях широко используются синтетические цитокинины, такие, как кинетин и бензиладенин, так как чем активнее природные цитокинины, тем труднее их получать.

Взаимодействие цитокинина с ауксином

В присутствии ауксина цитокинины чрезвычайно активны при индуцировании деления растительных клеток в культуре тканей. Иногда они стимулируют также развитие почек в образовавшемся каллусе. Дифференциация в культуре тканей зависит преимущественно от относительной концентрации присутствующих ростовых веществ. Высокое молярное отношение цито-

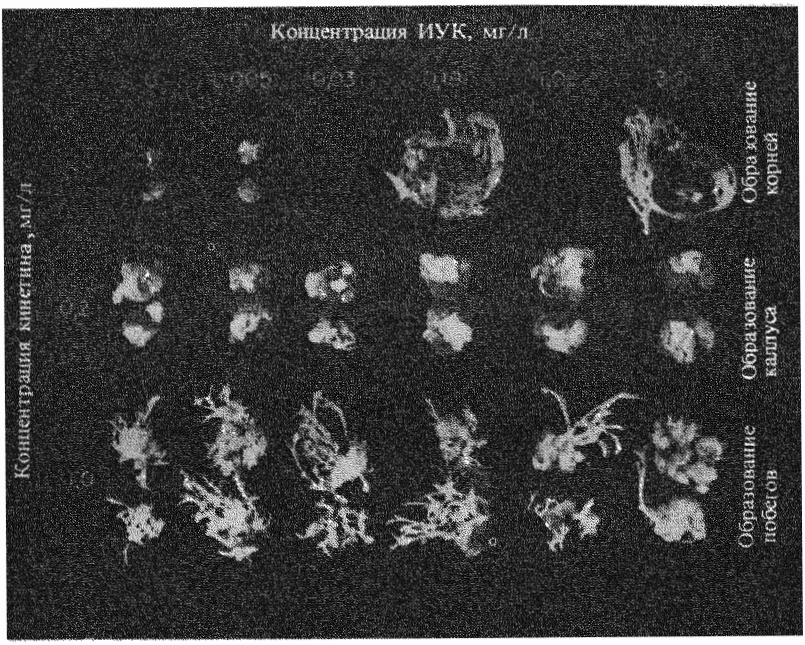


Рис. 9.28. Взаимодействия кинетина и ИУК при образовании каллуса и дифференциации тканей в культуре тканей табака. Для максимального образования тканей необходимо присутствие ауксина и кинетина. При высоком отношении ауксина к кинетину образуются корни, при высоком отношении кинетина к ауксину — побеги, а при равных концентрациях преобладает образование каллуса. (Skoog, Miller. 1957. Symp. Soc. Exp. Biol., **11**, 118—131.)

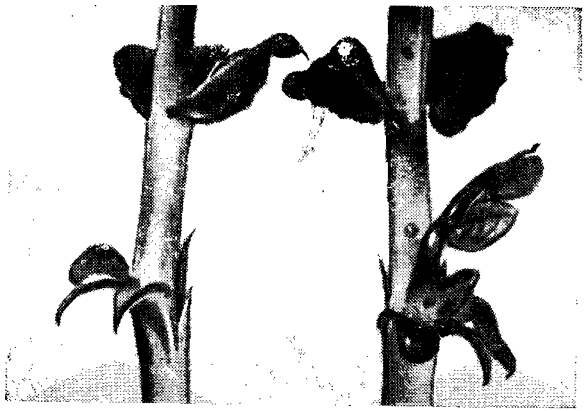


Рис. 9.29. Устранение апикального доминирования с помощью кинетина. Почка на растении *справа* три дня назад была локально обработана кинетином в концентрации 330 ч. на млн. (Sachs, Thimann. 1967. Amer. J. Bot., **54**, 136—144.)

кинина к ауксину приводит к образованию почек. Если концентрации цитокинина и ауксина примерно равны, то стимулируется рост недифференцированного каллуса. При высоком отношении ауксина к кинетину наблюдается тенденция к инициации роста корней (рис. 9.28). В типичных системах с клеточным растяжением, таких, как колеоптиль овса и эпикотиль гороха, кинетин обычно ингибирует стимулированный ауксином продольный рост и стимулирует поперечный.

Обнаружение взаимодействия кинетина с ауксином потребовало систематического изучения других физиологических систем, таких, как апикальное доминирование, на которое, как известно, влияет ауксин. При этом было установлено, что локальное нанесение кинетина на репрессированные почки устраняет ингибирование и вызывает рост этих почек (рис. 9.29). Было также показано, что ингибирование роста боковых почек ауксином в действительности обусловлено индукцией образования в них этилена (см. гл. 10). Вместе с тем внесение цитокинина ингибирует синтез этилена. Развертывание молодых листьев также стимулируется цитокининами.

У взрослых растений синтез цитокининов происходит главным образом в корневой системе, откуда они по ксилеме транспортируются в надземную часть растения. Чем ниже на стебле расположены боковые почки, тем дальше они от источника ауксина, находящегося в апексе стебля, и тем ближе к источнику цитокининов в корнях. Так как апекс растения, проявляющего апикальное доминирование, в процессе роста удаляется от боковых почек, последние начинают распускаться в результате того,

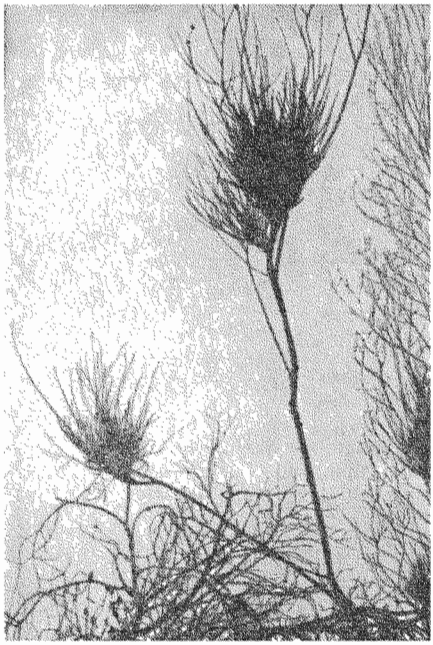


Рис. 9.30. «Ведьмина метла» на иве возникает в результате роста многочисленных боковых почек, вызванного образованием цитокинина проникшим в растение патогеном (ср. с равномерным расположением веток на дереве справа сверху). (С любезного разрешения W. A. Sinclair, Cornell University.)

что цитокинин преодолевает влияние ауксина. Антагонизмом ауксина и цитокинина объясняется также образование «ведьминой метлы» вследствие полного устранения нормального подавления роста покоящихся почек, отделенных от апекса лишь несколькими короткими междоузлиями (рис. 9.30). В природе это происходит тогда, когда гриб, индуцирующий образование «ведьминой метлы», проникает в растение и вырабатывает вещества с активностью, характерной для цитокининов.

Действие цитокининов лежит в основе другого феномена, над которым долго ломали головы физиологи растений. Часто приходилось наблюдать, что если с растения, например табака, удалить листья, то содержание белка в них быстро снижается, а содержание растворимого азота — возрастает. Предполагалось, что этим массированным разрушением белка по крайней мере частично объясняется короткий период жизни многих срезанных растений и их частей, особенно листьев. Случайно было обнаружено, что добавление кинетина в питательный раствор, в который погружены черешки листьев, срезанных с растения *Xanthium*, приводит к более длительному сохранению зеленого цвета листьев. Таким образом, цитокинины задерживают старение. Впоследствии было показано, что данный эффект обусловлен тем, что цитокинины способствуют поддержанию определенных уровней белка и нуклеиновой кислоты, вероятно, путем снижения скорости их распада, а также в результате сохранения целостности клеточной мембраны. Было отмечено, что нанесение цитокинина на листья интактных растений тоже задерживает их старение (рис. 9.31). Вероятно, цитокинин должен постоянно содержаться в воде, поступающей от корней к листьям, чтобы препятствовать старению последних.

Как действуют цитокинины

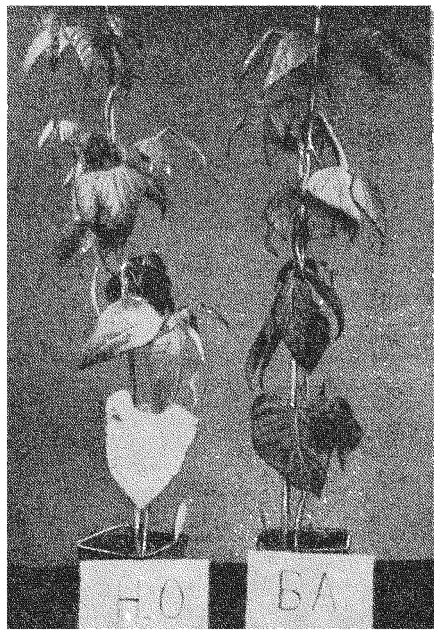


Рис. 9.31. Одной из важных функций цитокининов в растении является замедление процессов старения. Самые нижние первичные листья на растении фасоли (*Phaseolus vulgaris*) обычно желтеют и опадают, тогда как более молодые листья развиваются (растение *слева*). Нанесение цитокинина бензиладенина на листья растения, расположенного *справа*, замедлило старение, и листья сохранили свою зеленую окраску. (С любезного разрешения R. A. Fletcher, University of Guelph, Canada.)

В отсутствие цитокинина синтез ДНК продолжается до тех пор, пока в клетке имеется ауксин, но клетки при этом не делятся. Цитокинин требуется для некоторого процесса, происходящего после завершения репликации ДНК, но до начала настоящего митоза. Этим процессом может быть образование необходимых для клеточного деления белков, вероятно, тех, которые связаны с митотическим аппаратом. Действительно, после добавления цитокининов наблюдается появление различных белков, и это происходит даже тогда, когда синтез новой мРНК блокируется ингибиторами. Поэтому вполне вероятно, что цитокинины контролируют трансляцию предобразованных мРНК, продукты которых имеют отношение к некоторым аспектам клеточного деления.

Другой ключ к механизму функционирования цитокининов может лежать в их структуре. Цитокинины родственны компонентам нуклеиновых кислот. Фактически цитокинин можно обнаружить как одно из оснований, расположенных рядом с антикодоном в молекулах нескольких тРНК, и в этом положении он, вероятно, участвует в связывании тРНК с рибосомами в процессе синтеза белка (см. рис. 2.11). Однако из этого нельзя понять, каким образом цитокинины функционируют в качестве гормонов, так как после нанесения на растительную ткань они не включаются как таковые в тРНК. Скорее, они расщепляются до аденина, который после включения в полинуклеотидную цепь модифицируется путем присоединения боковой цепи — изопентенила. Тем не менее структурное сходство цитокининов с компонентами нуклеиновых кислот, а также характер

их действия на растение свидетельствуют о том, что цитокинины, возможно, играют какую-то роль в синтезе белка. Действительно, молекулы цитокинина непрочно связываются с рибосомами — тельцами, на которых в клетке синтезируются белки. Местом связи фактически служит белок, который сам соединен с рибосомами. Цитокинин и связывающий белок могут быть частью фактора инициации, участвующего в синтезе специфического белка на рибосомах. Контролируют ли цитокинины именно таким путем клеточное деление, а возможно, и другие аспекты клеточного метаболизма, остается пока неизвестным.

Так же, как и в случае других гормонов, функционирование цитокинина осуществляется, вероятно, разными путями, приводящими к различным эффектам. Рассмотрим, например, каким образом цитокинин предотвращает старение листьев. В присутствии цитокинина уровни белка в листьях выше, чем в его отсутствие. В этом случае цитокинин не ускоряет синтез белка, а ингибирует его расщепление. Как уже упоминалось, было показано, что цитокинин поддерживает целостность клеточных мембран. Как он выполняет эти функции, в настоящее время неизвестно. Но механизм станет ясным, когда мы узнаем больше о функционировании гормонов на молекулярном уровне.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Гормоны представляют собой органические молекулы, контролирующие и интегрирующие функции растений. Образуясь в незначительных количествах в одном органе или ткани, они перемещаются к другому органу или ткани и благодаря специфическим реакциям в ткани-мишени контролируют такие процессы, как рост, развитие и дифференциация. В настоящее время выделяют пять классов растительных гормонов: *ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовую кислоту* и *этилен*.

Ауксин, открытый в ранних экспериментах по *фототропизму*, контролирует скорость растяжения клеток и направление роста (путем дифференциального воздействия на две стороны цилиндрического органа). *Индолил-3-уксусная кислота* (ИУК), образующаяся из аминокислоты триптофана, представляет собой природный ауксин. ИУК синтезируется в верхушках стеблей и мигрирует полярно в базипетальном направлении, способствуя растяжению клеток, расположенных под апексом, подавляя рост боковых почек и стимулируя митотическую активность в перицикле, дающем начало боковым корням. Она может быть метаболически инактивирована ферментом ИУК-оксидазой или изолирована в виде коньюгата. Влияние ауксина на клетки возрастает пропорционально логарифму его концентрации до некоторой оптимальной точки, выше которой его эффект снижается или даже может стать ингибирующим. Корни чувствительнее к ауксину, чем стебли.

Концентрацию ауксина в ткани можно определить с помощью *биотестов* или прямых химических или физических методов после экстрагирования и очистки ауксина. Такие анализы показали, что при *фото-* и *геотропических* изгибах свет и сила земного притяжения вызывают *латеральное перераспределение* ауксина с одной стороны органа на другую. Восприятие силы тяжести коррелирует с перемещением крахмальных *статолитов*, тогда как фототропизм возникает в результате дифференциального поглощения синего света, вероятно, *флавопротеидами*. Активация растяжения клеток, очевидно, связана со стимулированной ауксином *секрецией протонов* в клеточную стенку. Возникающая при этом повышенная концентрация ионов H^+ вызывает более активное ферментативное расщепление поперечных связей, соединяющих между собой целлюлозные микрофибриллы. Химические аналоги ИУК, как и сама ИУК, используются в коммерческих целях для обеспечения *закладки корней* на черенках, стимуляции *партенокарпии*, подавления *прорастания глазков* на клубнях, регуляции *опадения* листьев и плодов, а также для *избирательного умерщвления* нежелательных растений.

Гиббереллины — это группа изопреноидных растительных веществ, контролирующих *растяжение клеток, цветение* и процессы, связанные с *прорастанием семян* некоторых растений. В ряде случаев карликовые растения с соответствующим генотипом после обработки гибберелловой кислотой (ГК) начинают быстро расти и становятся *фенокопиями* генетически высокорослых линий. В то же время обработка ГК высокорослых растений вызывает лишь незначительный дополнительный рост или совсем его не вызывает. Большинство *розеточных* растений после обработки ГК выходит в стрелку и зацветает. Для некоторых *двулетников*, зацветающих только под воздействием холода, ГК может служить в качестве замены низких температур. В семенах гиббереллин, вырабатываемый зародышем, способствует мобилизации запасенных питательных веществ путем увеличения синтеза и секреции гидролитических ферментов. В этом процессе ГК, очевидно, действует на генном уровне, контролируя синтез молекул мРНК, специфичных для гидролитических ферментов.

Цитокинины представляют собой молекулы аденина, модифицированные путем замещения аминогруппы в шестом положении изопентениловой или видоизмененной изопентениловой группой. Синтезируясь в корнях, цитокинины перемещаются вверх и взаимодействуют различным образом с ауксинами. Средние молярные соотношения этих двух гормонов активируют клеточное деление, тогда как высокие отношения цитокинина к ауксину обычно устраняют латеральное ингибирование почек и вызывают даже закладку почек в некоторых культурах тканей. Низкие отношения цитокинина к ауксину, напротив, способствуют закладке корней на растении и в каллусной культуре. Ци-

токинины имеют тенденцию препятствовать действию ауксина на растяжение клеток и подавлять в отчлененных листьях процессы, связанные со старением, благодаря поддержанию соответствующих уровней синтеза РНК, белка и хлорофилла. Роль цитокининов в стимуляции клеточных делений еще не выяснена, хотя известно, что они связываются с рибосомами, в результате чего, возможно, происходит образование белка, необходимого для клеточного деления.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Audus L. J. 1972. Plant Growth Substances, Vol. I. Chemistry and Physiology, London, Leonard Hill Books, Ltd.
Galston A. W., Davies P. J. 1970. Control Mechanisms in plant Development Englewood Cliffs, N. J. Prentice-Hall.
Leopold A. C., Kriedemann P. E., 1975. Plant Growth and Development, 2nd ed. New York, McGraw-Hill.
Steward F. C. 1972. Plant Physiology Vol. VI B. Physiology of Development The Hormones, New York, Academic Press.
Thimann K. V. 1977. Hormone Action in the Whole Life of Plants Amherst Mass; University of Massachusetts, Press.
Wareing P. F., Philips I. D. J. 1978. The Control of Growth and Differentiation in Plants, 2nd ed. New York, Pergamon Press.

ВОПРОСЫ

9.1. Подсчитано, что под влиянием одной молекулы ауксина $1{,}5 \cdot 10^5$ молекул глюкозы может откладываться в форме целлюлозы клеточной стенки. Что это значит с точки зрения механизма действия ауксина?
9.2. Обсудите разные пути регулирования уровня ауксина в тканях. Почему важна такая регуляция?
9.3. Через несколько часов после удаления верхушки колеоптиля овса длиной 5 мм новая апикальная зона приобретает способность образовывать ауксин. Эта зона интактных колеоптилей не обнаруживает такой способности. Чем это можно объяснить?
9.4. Как участвует ауксин в тропизмах?
9.5. Почему концентрация ауксина, превышающая оптимальную, действует ингибирующе?
9.6. Объясните коротко, почему клеточная стенка играет такую важную роль в процессе роста клетки. Что происходит с клеточной стенкой в период роста и какое влияние оказывает на нее ауксин? (Этот вопрос обсуждается также во второй главе.)
9.7. Дайте одно из возможных объяснений того факта, что корни растут вниз, а стебли вверх.
9.8. Представьте два доказательства того, что крахмальные статолиты служат механизмом восприятия растением силы тяжести.
9.9. Обсудите коротко роль увеличения размеров клеток в росте растения. Как и с помощью какого механизма водный режим и наличие ауксина влияют на этот процесс?
9.10. Кроме растяжения клеток ауксин влияет и на некоторые другие клеточные явления. Какие это явления и как влияет на них ауксин?
9.11. Если с отрезков колеоптиля удалить эпидермис и поместить их в водный раствор при pH 5, то они удлиняются так, как будто бы в растворе присутствует ауксин. Каково значение этого наблюдения?

9.12. Транспорт ауксина описывается как «полярный». Что это означает? Каким образом происходит полярный транспорт ауксина? Какие аспекты морфологии и физиологии растений зависят от полярного транспорта ауксина?

9.13. Можете ли вы объяснить тот факт, что ауксин подавляет рост боковых почек, но не подавляет роста производящей его верхушечной почки?

9.14. Нарисуйте схематически продольный разрез зерна ячменя и покажите, где образуется и действует гиббереллин. Расскажите, что происходит с продуктами его реакции. Каков основной эффект гиббереллина и как он его производит? В свой ответ включите названия основных тканей.

9.15. Прорастающие зерна ячменя с удаленным зародышем обрабатываются гиббереллином. Что при этом происходит? Какое влияние на систему оказывают ингибиторы синтеза РНК и белка и что из этого следует?

9.16. Какое значение в регуляции роста и развития растений имеет существование более чем 50 различных гиббереллинов?

9.17. В чем значение наблюдении, что карликовые фенотипы реагируют на гиббереллин, а высокорослые — нет?

9.18. Было высказано предположение, что цитокинины индуцируют клеточное деление, действуя на уровне синтеза белков в рибосомах. Изложите коротко данные в пользу этого предположения.

9.19. Назовите две функции цитокининов в растениях и орган, где они содержатся в высокой концентрации.

9.20. Как различить между собой ауксин, цитокинин и гиббереллин, используя для этого биотесты?

9.21. Назовите некоторые эффекты, которые индуцирует экзогенное нанесение ауксина, гиббереллина или цитокинина на целое растение или его часть. Полагаете ли вы, что эти эффекты отличаются от тех, которые контролируются эндогенно образованными гормонами?

9.22. Какие гормоны влияют на рост стебля? Как можно продемонстрировать их эффект? Как они действуют?

9.23. Обсудите какие-либо положительные данные в пользу концепции о том, что по крайней мере часть механизма, с помощью которого растительные гормоны регулируют развитие, включает образование новых белков. Объясните, как действует гормон в приведенных вами примерах.

Глава 10

Гормональная регуляция покоя, старения и стресса

ЭТИЛЕН — ГОРМОН СТАРЕНИЯ

Издавна известно, что одно гнилое яблоко в бочке вызывает порчу всех остальных. Это наблюдение получило простое научное объяснение. В гнилом яблоке вырабатывается летучее вещество — *этилен* (C_2H_4), вызывающий разрушительные изменения в соседних здоровых плодах. Это приводит к их порче, и они в свою очередь начинают выделять этилен, который действует на другие плоды. Таким образом, происходит цепная реакция, и в результате незначительное количество этилена производит очень большой эффект. Обычная практика хранения яблок при повышенной концентрации CO_2 основана на том, что двуокись углерода подавляет действие этилена.

Хотя ученые знали об этих довольно простых фактах очень давно, они не предполагали, что влияние этилена на клетки растения и противоположное ему влияние двуокиси углерода — это компоненты нормальной физиологической регуляции в растении. Считалось, что этилен образуется в результате заражения растения определенным патогеном или, возможно, вследствие физиологического разрушения растительных клеток, обусловленного их повреждением, неблагоприятной температурой хранения или просто старением. Однако недавние эксперименты показали, что этилен представляет собой вырабатываемый здоровыми клетками растений обычный метаболит, осуществляющий нормальный регуляторный контроль таких морфогенетических явлений, как созревание плодов и опадение листьев. Так как этилен образуется в незначительных количествах и может проявлять активность и в тех клетках, в которых он не производится, его по праву можно рассматривать как растительный гормон.

Разнообразные морфологические реакции, возникающие в интактных растениях в ответ на обработку их этиленом, были известны задолго до того, как стало ясно, что этилен играет роль природного регулятора в растениях. Воздействие этиленом на этиолированные проростки гороха оказывает, например, значительное влияние на их рост. Эта реакция использовалась в качестве биотеста для определения данного гормона. Выращенные в темноте семидневные проростки гороха состоят из вытянутого тонкого непигментированного стебля, резко загнутого крючком апекса, желтоватой верхушечной почки и корней. При помещении проростков в ток воздуха, содержащий этилен, их растяжение в длину подавляется, а латеральный рост активи-

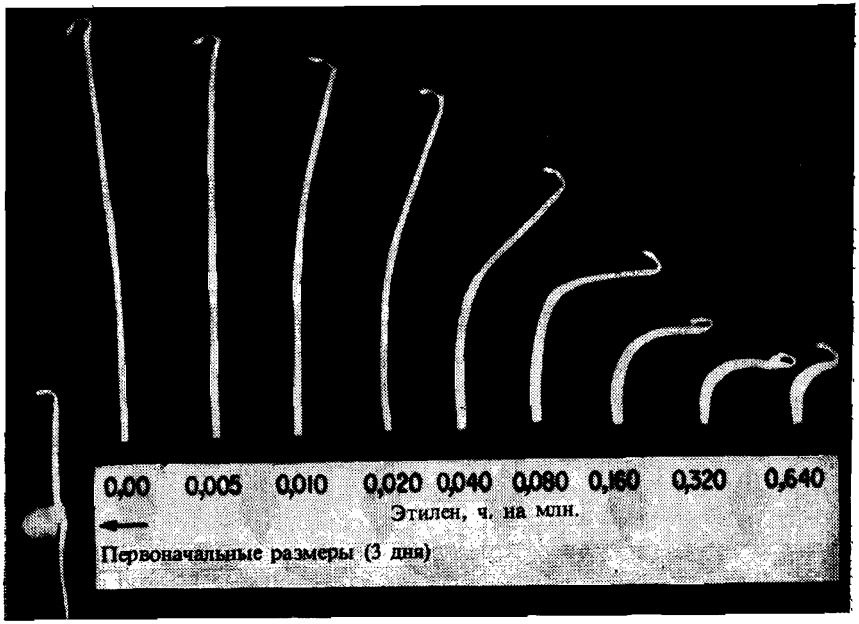


Рис. 10.1. Влияние этилена на выращиваемые в темноте проростки гороха. Обработка этиленом при данной концентрации проводилась в течение двух дней. Концентрации увеличиваются слева направо. Обратите внимание, что под влиянием этилена возникает карликовость и утолщение стебля, а нормальная реакция на силу тяжести изменяется на *диагеотропизм* (положительная реакция на силу тяжести, отклоняющаяся на 90° от нормальной). Эти изменения обусловлены ростом растений во время их обработки этиленом; после удаления этилена рост снова становится нормальным. (С любезного разрешения H. K. Pratt, University of California, Davis.)

руется. В результате непосредственно под апикальной точкой образуется утолщение стебля. Стебли утрачивают также свою обычную чувствительность к силе земного притяжения, становясь диагеотропными или агеотропными (рис. 10.1). Как мы уже видели, нормальная ориентация стеблей и корней, обусловленная геотропизмом, является, по крайней мере частично, следствием поперечной миграции ауксина в ответ на различные односторонние раздражения, включая силу тяжести и свет. Этилен, по-видимому, подавляет этот нормальный латеральный транспорт ауксина и таким образом предотвращает реакции, которые приводят к нормальной геотропической ориентации растения.

Воздействия этилена на выращенные на свету растения не менее удивительны. У многих растений, таких, как картофель и томаты, этилен вызывает резко выраженную *эпинастию* (изгиба-

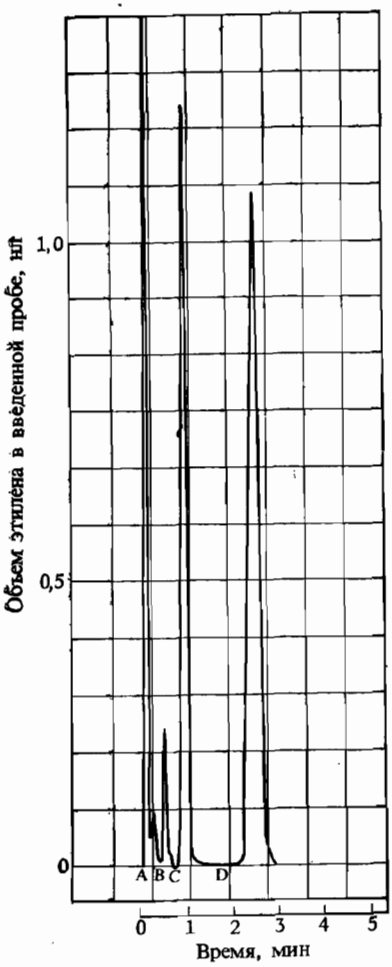


Рис. 10.2. Разделение с помощью газовой хроматографии содержащей этилен смеси газов на колонке с активированным алюминием при 45 °С с использованием пламенно-ионизационного детектора. *A* — воздух, *B* — этан, *C* — этилен, *D* — пропан. В этой пробе в 0,5 мл введенного объема было обнаружено 1,2 нл этилена, т. е. 2,4 ч. на млн. (С любезного разрешения G. D. Blanpied, Cornell University.)

ние вниз) листьев, что объясняется латеральным набуханием клеток на верхней стороне основания черешка и средней жилки листа. Иногда на стебле развивается большое число придаточных корней, что обусловлено активацией клеточного деления в камбии. Эти группы клеток организуются в корневую меристему, из которой затем на стебле формируется корень. Таким образом, этилен не только препятствует растяжению клеток и нормальной геотропической ориентации растения, но, возможно, вызывает также латеральное набухание клеток и влияет на клеточное деление.

В течение многих лет этилен выявляли и количественно определяли с помощью биотестов, подобных описанным выше реакциям проростков гороха. Теперь все определения этилена проводят методом газовой хроматографии, что очень удобно, так как этилен — это газ и перед определением его не нужно превращать в летучее производное. Пробу воздуха из ткани или вокруг нее отбирают шприцем и вводят в колонку, в которой этилен отделяется от остальных присутствующих в пробе газов. На другом конце колонки газы обнаруживают с помощью пламенно-ионизационного детектора, чувствительного к очень низкой концентрации этилена (1 ч. на млрд.). Эта концентрация намного ниже той, которая вызывает физиологические эффекты. Типичная кривая, записанная самописцем, присоединенным к такому хроматографу, показана на рис. 10.2.

Благодаря использованию чувствительного газового хроматографа было доказано, что этилен действительно продуцируется здоровыми растениями и вносит вклад в регуляцию их развития. Мы сейчас знаем, что этилен участвует в поддержании апикального изгиба у выращенных в темноте проростков, например гороха. (Такой изгиб, возникающий в побеговой части зародыша, играет важную роль в предохранении чувствительной апикальной точки роста от повреждения после прорастания семени, когда апекс пробивается через почву.) На свету образование этилена в проростке снижается и стебель выпрямляется, ориентируя листья в нужном для фотосинтеза направлении. Но если, после того как этиолированное растение оказалось на свету, обработать его этиленом, то апикальный изгиб не выпрямится и может даже сформироваться заново.

Возможно также, что этилен непосредственно отвечает за контролируемое ауксином подавление роста латеральных почек у растений, обнаруживающих апикальное доминирование. Ранее мы отмечали, что влияние ауксина, способствующего росту отделенных частей стебля, обычно достигает оптимального предела по мере увеличения наносимой на ткань концентрации ауксина. Сейчас мы знаем, что это происходит потому, что концентрации ауксина выше оптимальных стимулируют образование этилена, который ингибирует, а не стимулирует рост. Поэтому большинство, хотя и не все эффекты, вызванные высокими концентрациями ауксина, можно приписать этилену. Примерами могут служить образование апикального изгиба и поддержание покоя боковой почки. Еще один пример — это стимуляция цветения ананаса. В данном случае эффективное действие оказывают и этилен, и ауксин, причем влияние ауксина опять-таки обусловлено активацией образования этилена. Действительно, если у вас есть комнатное растение ананаса, то, чтобы вызвать его цветение, вы можете использовать хорошо известный способ, заключающийся в том, что ананас помещают в полиэтиленовый мешок с созревшим плодом банана. Банан образует достаточно этилена, чтобы стимулировать зацветание ананаса! Другой способ — это просто обрезание кончиков боковых ветвей. Повышенный уровень ауксина на их нижней стороне, обусловленный латеральным распределением ауксина вследствие геотропизма, часто оказывается достаточным, чтобы вызвать цветение благодаря увеличению содержания этилена.

СТАРЕНИЕ РАСТЕНИЙ, СОЗРЕВАНИЕ ПЛОДОВ И ОПАДЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Этилен, по-видимому, играет важную роль в регуляции многих аспектов старения растения, таких, как увядание цветков, созревание плодов и опадение листьев. Если цветок орхидного

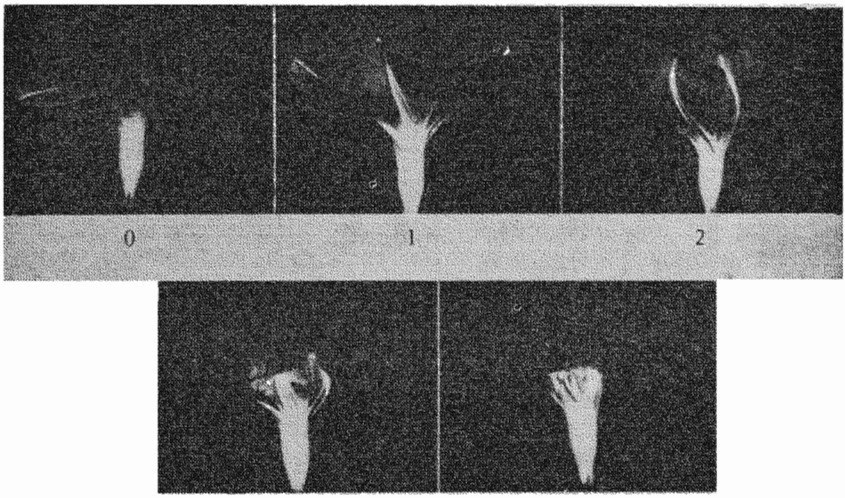


Рис. 10.3. Цветки ипомеи (*Ipomoea tricolor*) в разное время дня между 6 и 13 ч обнаруживают различные признаки постепенного старения. Старение вызывается этиленом, который начинает вырабатываться цветком через несколько часов после того, как он открывается. Это приводит к тургорным изменениям в клетках средних жилок лепестков, что обусловливает последующее скручивание цветка. (С любезного разрешения H. Kende, Michigan State University.)

растения без опыления остается свежим в течение долгого времени, то после опыления он очень скоро завядает. Причина этого заключается в том, что опыление инициирует образование этилена, который затем вызывает старение цветочных лепестков. У ипомеи контролирующим фактором служит не какой-то специфический процесс, а время. Цветки открываются рано утром, несколько позже начинают завядать и к полудню превращаются в бесформенную массу скрученных вялых лепестков (рис. 10.3). Начало старения, на которое указывает скручивание лепестков, совпадает с началом выделения этилена. Преждевременное старение можно также вызвать обработкой растений этиленом. Трудно определить, действительно ли этилен вызывает старение или он просто ускоряет этот процесс. У ипомеи старение тканей может стать причиной некоторого «протекания» тонопласта, в результате чего метионин, предшественник этилена, выходит из вакуоли в цитоплазму, где превращается в этилен. Этилен в свою очередь может затем разрушить мембрану вакуоли, ускоряя весь процесс старения в целом.

Созревание плодов

Самая главная роль этилена в растении, вероятно, заключается в его влиянии на старение или созревание плодов. Мы уже упоминали, что этилен индуцирует созревание здоровых плодов, расположенных вблизи больных. Он участвует также и в естественном процессе созревания. Крупный плод развивается из стенки завязи меньшего размера под влиянием гормонов ауксина и гиббереллина, стимулирующих деление и растяжение клеток. После того как плод достигает максимальных размеров, в нем начинаются тонкие химические изменения, которые в конечном счете приводят к созреванию плода и делают его съедобным. Многие зрелые плоды, подобно закончившим рост яблокам, несъедобны из-за их кислого вкуса и твердости. Процесс созревания яблока состоит частично в исчезновении значительной доли яблочной кислоты, которая придает незрелому плоду кислый вкус. Затем следует утончение клеточных стенок, что позволяет уменьшить механическое усилие, необходимое для отделения одной клетки от другой. Многие плоды созревают быстрее после уборки, а это означает, что сигналы о созревании возникают в самом плоде или что торможение созревания производится другими частями растения.

Созревание некоторых плодов хорошо коррелирует с увеличением скорости дыхания. Если измерять динамику выделения CO_2 плодом или срезанной частью плода в ходе созревания, то часто на кривой можно обнаружить точку довольно резкого перегиба, указывающую на то, что в течение короткого промежутка времени выделение CO_2 существенно увеличивается и затем опять быстро снижается. Этот период повышенного выделения CO_2 называется *климактерием* (рис. 10.4). Вслед за началом климактерия плод быстро претерпевает те изменения, которые превращают его из закончившего рост незрелого плода в созревший, пригодный для употребления. Климактерий, считавшийся ранее процессом дегенерации, на самом деле представляет собой активное, требующее затраты энергии изменение, связанное с развитием. Его можно предотвратить с помощью ингибиторов дыхания, высокой концентрации CO_2 или N_2, а также воздействием низкой температуры. Обработка этиленом, напротив, стимулирует как климактерический подъем, так и дозревание спелых плодов. Первоначальные исследования роли эндогенного этилена в созревании показали, что образование этилена начинается после климактерия. Однако более точные измерения, ставшие возможными благодаря газовой хроматографии, свидетельствуют о том, что этилен неизменно образуется в начале климактерия или даже еще раньше (рис. 10.5). Небольшое количество этилена в действительности присутствует постоянно, однако при климактерии это количество увеличивается пример-

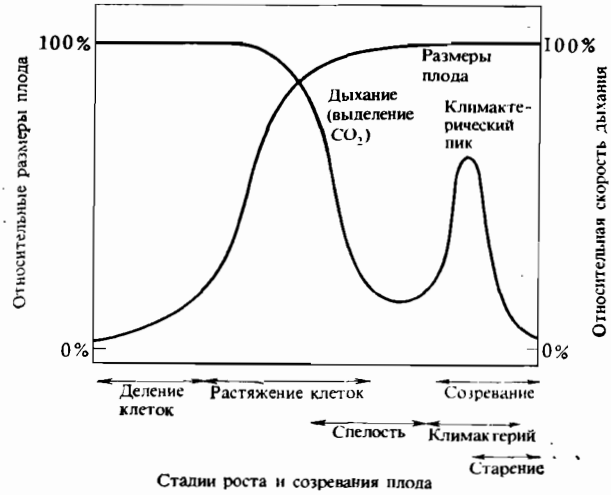


Рис. 10.4. Изменение интенсивности дыхания и размеров плода по мере его роста и созревания.

но в сто раз. Когда созревание приостанавливается под воздействием такого фактора, как низкая температура, образование этилена тоже подавляется. Из этого можно заключить, что он представляет собой естественный гормон созревания плодов у растений. Дальнейшее доказательство в поддержку этого заключения было получено в опытах, в которых из плодов при пониженном давлении удаляли этилен сразу же после его образования. При этом концентрация O_2 поддерживалась на том же уровне, что и в атмосфере. В этих условиях созреваиие замедлялось.

Каким же образом этилен индуцирует созревание? Несмотря на то что в одних плодах (например, авокадо и манго) образование этилена и усиление дыхания идут параллельно, в других (например, бананы) этилен действует только как запускающий механизм и его количество снижается еще до того, как скорость дыхания достигнет максимальной величины. Это свидетельствует о том, что этилен должен вызывать начало какого-то другого процесса, под влиянием которого впоследствии осуществляется дозревание плодов. Этилен, вероятно, приводит ко многим эффектам. Во-первых, этилен, по-видимому, повышает проницаемость мембран в клетках плода тем же способом, каким он действует в цветках вьюнка. Это дает возможность ферментам, которые ранее были отделены от своих субстратов мембранами, войти в контакт с этими субстратами и начать их разрушение. Для созревания необходим синтез белка. Установлено, что этилен повышает скорость этого процесса. Парадоксально, что для начала синтеза самого этилена требуется синтез особых белков

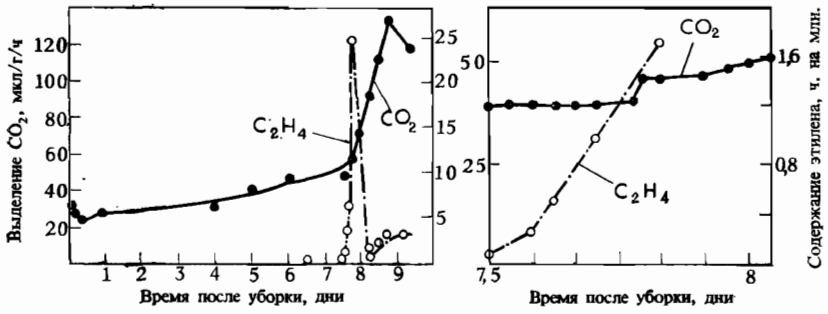


Рис. 10.5. Изменения интенсивности дыхании и содержания эндогенного этилена в плоде банана в течение 9-дневного периода после уборки. *Слева* — общая картина, *справа* — часть графика увеличена с целью выявления незначительных изменений, происходящих в начале климактерии. (Burg, Burg. 1965. Bot. Gaz., **126**, 200—204.)

или ферментов. Фермент, который превращает S-аденозилметионин в 1-аминоциклопропан-1-карбоновую кислоту (АЦК) — промежуточный продукт в биосинтезе этилена (рис. 10.6), как правило, лимитирует скорость образования этилена в ткани. Эта *АЦК-синтетаза* образуется в ответ на воздействие этиленом и оверхоптимальные уровни ауксина.

Ауксин, очевидно, тоже участвует в созревании плода, причем эта его роль не зависит от его роли в индуцировании синтеза этилена. При созревании плодов и опадении листьев (см. ниже) ауксин и этилен действуют как антагонисты. Ауксин замедляет созревание плодов и опадение листьев, тогда как этилен ускоряет оба этих процесса. Какой гормон доминирует при этом, зависит от возраста ткани; это станет яснее при рассмотрении опадения листьев.

Опадение листьев

Опадение листьев представляет собой один из сложнейших процессов в зеленом растении. Оно может происходить постепенно по мере старения растения. В этом случае самые старые

Рис. 10.6. Метаболический путь образования этилена из метионина. Цифры позволяют проследить судьбу атомов углерода, входящих в состав метионина.

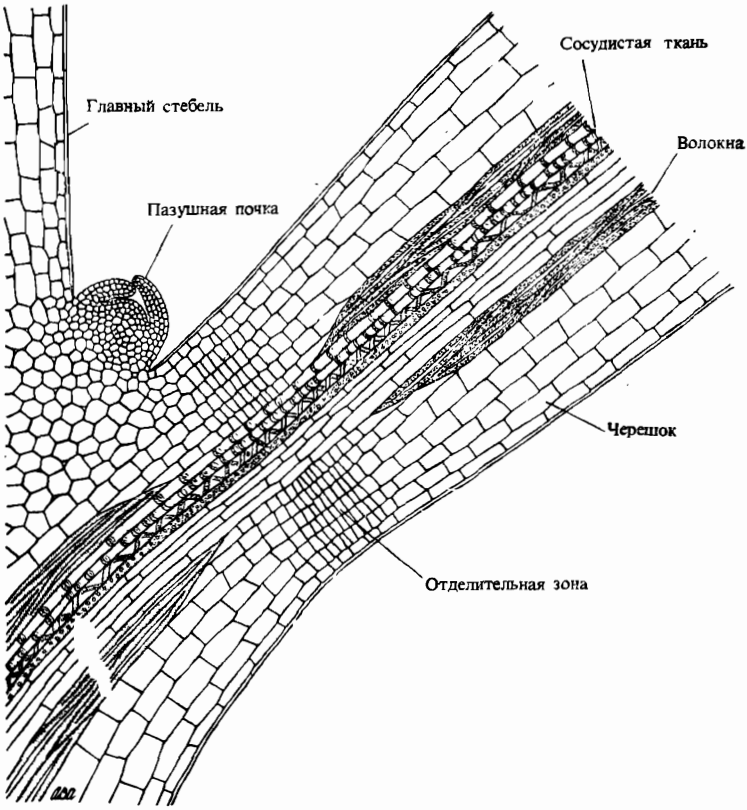


Рис. 10.7. Рисунок отделительной зоны, показывающий более мелкие клетки, расположенные по обе стороны от будущей линии раздела. По мере старения ткани разделение клеток становится все более выраженным, после чего периферическая часть черешка опадает, оставляя на границе отделительной зоны интактные клетки. (С любезного разрешения F. T. Addicott, University of California.)

опадающие листья постоянно заменяются новыми листьями, образующимися на верхушке стебля. С другой стороны, может происходить одновременное опадение всех листьев, что служит механизмом, помогающим листопадным растениям переносить неблагоприятные условия зимой. Опадение листьев обусловлено образованием специализированных слоев клеток в отделительной зоне у основания черешка или вблизи него (рис. 10.7). В зависимости от вида растения эта зона может быть сформирована в начале развития листа или после его завершения. Паренхимные клетки, составляющие отделительный слой, часто по своим раз-

мерам меньше, чем окружающие клетки. В отделительной зоне даже индивидуальные сосудистые элементы бывают короче, а волокна в пучке могут отсутствовать. Благодаря такому сочетанию анатомических признаков отделительная зона отличается слабой прочностью.

Сбрасывание листьев инициируется их естественным старением или сигналом, поступающим из окружающей среды, как у листопадных деревьев. Этим сигналом обычно является сокращение длины дня (гл. 12), вызывающее изменения в листовой пластинке, что приводит в конце концов к сбрасыванию всего листа. Вывод о фотопериодическом контроле опадения можно сделать исходя из поведения деревьев вблизи уличных фонарей. Они часто сохраняют листья осенью дольше, чем другие деревья. В конце концов снижение температуры вызывает, конечно, опадение и этих листьев.

Перед сбрасыванием листьев в отделительной зоне происходят многочисленные изменения. Вследствие частых клеточных делений в основании черешка образуется слой клеток, напоминающих по форме кирпичики. Активные метаболические изменения в клетках отделительной зоны приводят к частичному растворению клеточных стенок или срединной пластинки. В результате клетки разделяются между собой. В конце концов под тяжестью листа сосуды разрываются и лист отделяется от дерева. Корковый слой образует на месте черешка пенек, защищающий ткани дерева от микробного заражения и ограничивающий потери воды. Сосуды ксилемы закупориваются выростами соседних паренхимных клеток, называемыми *тилами*, что приводит к полному блокированию сосудов.

Как ауксин, так и этилен участвуют в регуляции опадения листьев. В период активной жизни листа новосинтезированный ауксин постоянно транспортируется из листовой пластинки через черешок в другие части растения, но по мере старения листа уровень образования и транспорта ауксина снижается. Это снижение служит одним из сигналов, вызывающих изменения в отделительной зоне, что приводит к сбрасыванию листьев. Ауксин, нанесенный на листовую пластинку, тормозит опадение путем поддержания нормальной метаболической активности в клетках черешка. С приближением зимы поступление цитокининов из корней уменьшается, что, вероятно, тоже вносит свой вклад в снижение активности процессов жизнедеятельности листа, поскольку цитокинины, как было установлено, замедляют старение листьев (см. гл. 9). Когда листовая пластинка начинает стареть, продукты ее старых клеток перемещаются вниз по черешку и вызывают начало старения в тканях черешка. Хотя и существует предположение, что эти «факторы старения» включают абсцизовую кислоту (она обсуждается ниже), сейчас общепризнано, что

абсцизовая кислота, несмотря на ее название[1], оказывает незначительное влияние на опадение.

Старение тканей важно не только в том отношении, что оно регулирует образование в листьях факторов старения, но и с точки зрения реакции тканей отделительной зоны на гормоны. Когда старение клеток черешка замедляется под действием ауксина, задерживается также и опадение листьев. Любая обработка, ускоряющая старение (например, этиленом), стимулирует опадение. Однако этилен активирует опадение листьев лишь в том случае, если им обрабатывают старые ткани черешка. Ауксин обычно ингибирует опадение листьев, но может оказывать на этот процесс и стимулирующее действие (благодаря его способности активировать образование этилена), если он вносится после того, как старение в тканях отделительной зоны уже началось. Таким образом, судьбу листа определяют возраст и состояние ткани, а также наличие гормонов.

Установлено, что этилен является главным природным гормоном, регулирующим опадение листьев. Кроме того, что этилен ускоряет старение клеток отделительной зоны, он еще и непосредственно отвечает за растворение клеточных стенок в указанной зоне. Это объясняется тем, что этилен стимулирует синтез разрушающего стенку фермента *целлюлазы* и в то же время контролирует выделение целлюлазы из протопласта в стенку клетки. Это активные процессы, которые требуют, подобно созреванию плодов, активного энергетического обмена и синтеза белка; их можно подавить ингибиторами данных процессов. Этилен не только способствует растворению клеточной стенки благодаря его влиянию на синтез целлюлазы, но и вызывает набухание клеток на проксимальной стороне (ближайшей к стеблю) отделительной зоны (рис. 10.8). В результате дистальная часть черешка (обращенная к листовой пластинке) физически выталкивается.

Описанный выше эффект возникает при искусственной обработке черешков этиленом. Однако ясно, что этилен является также природным агентом, вызывающим опадение листьев, поскольку его выделение клетками отделительной зоны усиливается еще до начала опадения. Отделительная зона по существу представляет собой группу высокоспециализированных клеток, и этилен оказывает влияние главным образом именно на эти клетки, часто лишь на один слой. Указанные клетки — это единственные клетки в черешке и, вероятно, в целом растении, которые в природных условиях вырабатывают большие количества целлюлазы. Данный пример опять-таки служит иллюстрацией того, что есть две взаимодействующие системы, регулирующие рост и развитие растений: *гормоны*, обеспечивающие сиг-

[1] От англ. abscission — отделение, опадение. — *Прим. ред.*

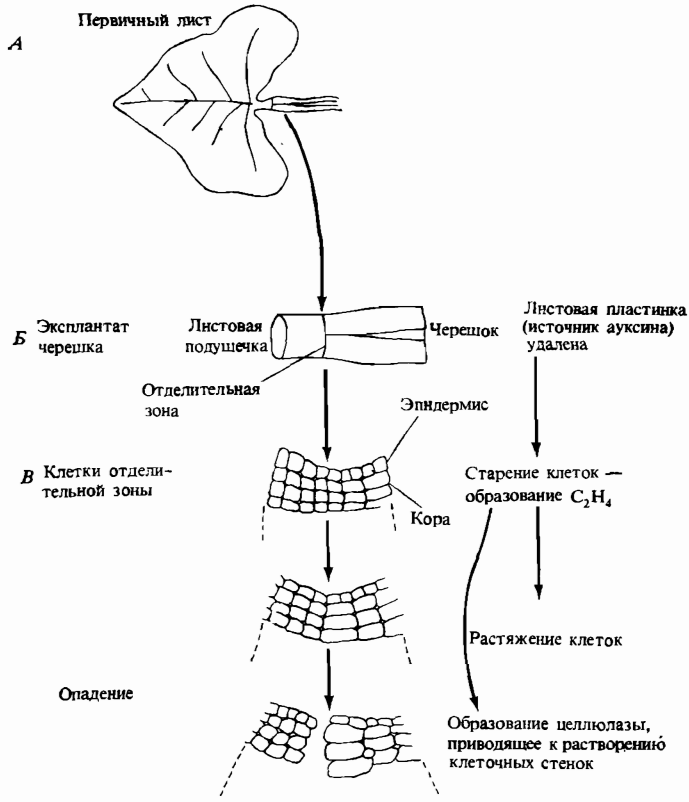


Рис. 10.8. Изменения размеров клеток в отделительной зоне, происходящие при сбрасывании листа в ответ на воздействие этилена. (Osborne, 1974, Cotton Growing Review, **51**, 256—265.)

нал, и *состояние клеток*, ответная реакция которых определяется предысторией их развития. Хотя и верно, что гормоны играют некую роль в определении состояния клетки, на него влияют и какие-то другие факторы, полностью еще не разгаданные биологами.

Старение целого растения

До сих пор мы рассматривали старение цветков, плодов и листьев, а не старение целого растения. До настоящего времени экспериментаторы уделяли относительно мало внимания старению всего растения в целом. Однако тот факт, что этот процесс находится под каким-то совершенно определенным физиологическим контролем, говорит о необходимости более тщательного его изучения. Подумайте, что, скажем, на пшеничных полях Канзаса примерно в одно и то же время вслед за формированием

семян происходит старение и отмирание миллионов растений! Какова причина того, что эти растения прекращают жизнедеятельность и отмирают, оставляя после себя для следующего сезона лишь семена? Почему долгоживущие многолетние виды, например такие, как агава американская, растут в течение длительного времени только для того, чтобы быстро отмереть вслед за окончанием цветения и образованием плодов? У растений, цветущих лишь один раз, таких, как однолетники, репродукция, по-видимому, вызывает включение серии процессов, ведущих к гибели данного растения. Удаление цветков или развивающихся плодов зачастую замедляет или полностью предотвращает старение. Поскольку развивающиеся плоды и семена требуют больших запасов питательных веществ, было высказано предположение, что развитие остальной части растения подавляется из-за дефицита питательных веществ, возникающего в результате конкуренции между органами растения. Эта теория была опровергнута, когда исследователи выяснили, что даже образование маленьких мужских цветков на двудомном[1] растении шпината приводит к старению. Поскольку эти мужские цветки дальше не развиваются и, следовательно, не истощают запасов питательных веществ в растении, индуцированный ими эффект старения должен быть связан с каким-то другим механизмом.

Одна из генетических линий гороха образует цветки и плоды на коротком дне, но не стареет до тех пор, пока ее не перенесут в условия длинного дня. Однако при отсутствии плодов длинный день не вызывает старения у этого гороха. Поскольку плоды развиваются полностью на коротком дне и не оказывают на старение никакого стимулирующего влияния, старение нельзя объяснить режимом питания. Скорее всего происходит, вероятно, какое-то изменение в гормональном балансе, так что в условиях длинного дня в растении образуется недостаточное количество предотвращающего старение гормона, чтобы нейтрализовать какой бы то ни было индуцирующий старение эффект, который могли бы вызвать плоды. Мы знаем, что при выращивании данной линии гороха на коротком дне предотвращение старения обусловлено перенесением по черенку вещества неизвестной природы, обусловливающего старение. Так как горох этой линии отличается лишь одним геном от гороха, у которого старение не зависит от длины дня, контроль старения, возможно, осуществляется продуктом одного гена, быть может ферментом, регулирующим синтез какого-то гормона.

[1] *Двудомные* растения являются однополыми; мужские и женские цветки находятся у них на разных экземплярах. *Однодомные* растения (например, кукуруза) также имеют однополые цветки, но они расположены на одном и том же растении. *Обоеполые* цветки — это такие цветки, в каждом из которых находятся и мужские, и женские органы (например, у лилии).

Старение как отдельных органов, так и целого растения связано с уменьшением метаболической активности и снижением скоростей синтеза РНК и белка. Мы уже говорили об изменениях в интенсивности дыхания и проницаемости мембран, сопровождающих созревание плода. Действие большинства гормонов, замедляющих старение, по крайней мере частично обусловлено тем, что они поддерживают синтез РНК и белка. Старение ткани плода, например, у бобов подавляется ауксином или цитокинином. В одних листьях старение замедляется под воздействием одного цитокинина, тогда как в других эффективен только один гиббереллин. Многие исследования показывают, что старение у растений представляет собой не просто какой-то замедляющийся и затухающий процесс, а скорее активную физиологическую стадию жизненного цикла, в такой же мере регулируемую гормонами, как и любая другая предшествующая ей стадия. Смерть индивидуальных клеток или тканей в растении может быть нормальным, контролируемым и локализованным событием, помогающим в создании окончательной формы растения. В качестве примера можно привести гибель клеток трахеид и сосудов, из которых образуются полые, но эффективные клетки водопроводящей системы.

Начиная с прорастания семян, растение претерпевает серию онтогенетических изменений, каждое из которых находится под избирательным контролем различных участков его генетического аппарата. Индукцией и репрессией определенных генов могут управлять растительные гормоны, но мы все еще не понимаем природу главной контролирующей системы, которая программирует индукцию и репрессию специфической генетической активности. Даже в зрелых, полностью дифференцированных клетках имеется полный набор генов, содержащих всю информацию, необходимую для образования целого растения. Этот потенциал можно выявить, если определенные зрелые клетки выращивать в культуре тканей, где они в результате стимуляции дедифференцируются, вновь начинают делиться и в конце концов дают начало целому новому растению. Эксперимент такого типа показывает, что созревание и старение клеток не являются результатом утраты генетического материала. Скорее всего они, по-видимому, обусловлены рядом изменений в динамике синтеза клеточных белков (или по крайней мере коррелируют с такими изменениями). Следовательно, старение клетки — это результат изменившейся относительной активности различных генов, что приводит к синтезу недостаточного количества мРНК, необходимой для поддержания тех функций, которые важны для целостности клетки, и в то же время разрешает синтез избыточного количества разнообразных гидролитических ферментов, таких, как нуклеазы и протеазы. Зачастую старение сопровождается также изменением проницаемости мембран,

что вызывает просачивание обычно разделенных между собой материалов из одного клеточного компартмента в другой. Особенно это относится к вакуоли, которая нередко содержит токсичные соединения. Они выделяются в цитоплазму, если тонопласт протекает, способствуя дальнейшему старению и смерти клетки.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА — ГОРМОН СТРЕССА

Для того чтобы выжить в условиях изменяющейся окружающей среды и постоянных неблагоприятных воздействий, зеленое растение должно обладать способностью в нужный момент останавливать или начинать свойственные ему разнообразные физиологические процессы. Почки должны быть способны не только к росту при наступлении благоприятной погоды весной, но и к снижению активности и подготовке к суровым условиям приближающейся холодной зимы или длительного засушливого периода. Чтобы растение могло пережить такие периоды, подготовка к ним должна быть проведена заблаговременно, поскольку иногда адаптация связана с образованием новых веществ (воск), новых тканей (перидерма) или новых органов (чешуи почки). Поэтому у растения должна существовать система, чувствующая и предвидящая наступление неблагоприятного периода.

Рассмотрим, как листопадное дерево северной умеренной зоны реагирует на приближение зимы. Обследование покоящегося зимнего побега показывает, что нежная верхушечная точка роста защищена от внешнего мира несколькими способами (рис. 10.9). Обычно она окружена пучком хлопковидного изо-

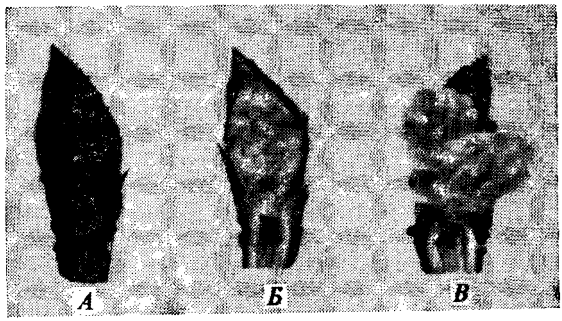


Рис. 10.9. Зимние почки конского каштана (*Aescus hippocastanum*) с защитными приспособлениями для переиесения зимних условий. *А.* Вид снаружи — липкие внешние чешуйки. *Б.* Продольный разрез — перекрывающие друг друга почечные чешуйки окружают плотно упакованные молодые листочки, покрытые в центре пуховым покровом. *В.* Два молодых пальчатых листочка были расправлены, чтобы показать толстый защитный пуховый покров.

лирующего материала, состоящего из волосистых органов, представляющих собой видоизмененные листовые зачатки почки. В узлах вместо обычных развертывающихся листьев имеются маленькие утолщенные почечные чешуи, между которыми совсем нет междоузлий. Поэтому почечные чешуи, подобно черепицам, частично перекрывают друг друга и тесно прижимаются одна к другой, образуя плотно прилегающий защитный чехлик вокруг каждой обособленной точки роста. Кроме того, чешуи покрыты похожим на лак материалом, который надежно защищает почку от влаги и обеспечивает ее дополнительную изоляцию от окружающей среды.

Все листья ниже верхушечной почки опадают, и образовавшиеся на месте их первоначального прикрепления к стеблю листовые рубцы покрываются пробковым слоем, эффективно закупоривающим разорванные сосудистые пучки и клетки вокруг них. Наконец, камбий в стволе переходит в состояние покоя, а паренхимные клетки ксилемы и флоэмы создают очень высокие концентрации осмотически активных веществ и претерпевают другие химические изменения, что позволяет им переносить воздействия низких температур. Метаболические процессы, хотя и продолжаются, идут с очень низкой скоростью. Растение находится в состоянии *покоя*.

Покой бывает двух типов. Многие деревья умеренной зоны растут лишь в течение нескольких недель после начала роста, а затем вступают в период, называемый *летним покоем*. В этот период не наблюдается дальнейшего роста, хотя условия для этого благоприятны и фотосинтез протекает интенсивно. При этом отмечается высокая метаболическая активность, благодаря которой в апикальных почках образуются листья и цветки, распускающиеся на следующий год. Причины возникновения летнего покоя не известны, но возможно, что оно обусловлено действием ингибиторов роста. Летний покой можно прервать внесением высоких доз удобрений, хорошей влагообеспеченностью или дефолиацией, вызванной поражением растения насекомыми. Сокращение длины дня в конце лета приводит к тому, что многие деревья вступают в период глубокого покоя, который можно прервать только после воздействия на них низкими температурами в течение зимы. Изменение фотопериода каким-то образом улавливается листьями, что вызывает образование в них ингибирующих рост веществ и одновременное снижение синтеза активирующих рост гормонов, т. е. метаболизм дерева переключается на уровень, соответствующий состоянию *зимнего покоя*.

С наступлением весны растение сталкивается с другими тактическими задачами. В самом деле, если ингибиторы выключили синтетический аппарат клеток в точке роста, то каким образом он включается вновь? Этого можно достичь либо посте-

пенным разрушением ингибитора (механизм, представляющий своего рода химические песочные часы, в которых скорость убывания ингибитора хорошо регулируется продолжительностью периода зимних морозов), либо образованием вещества, действующего как метаболический конкурент ингибитора и благодаря абсолютному количественному перевесу преодолевающего влияние последнего. Растение, по-видимому, использует оба этих способа.

Открытие абсцизовой кислоты

Опыты, проведенные разными исследователями, показали, что выдерживание листьев на коротком дне приводит к образованию зимующих почек. Стало ясно, что в этот процесс вовлечен какой-то гормональный сигнал. Путем последовательной очистки экстрактов из березы (*Betula*) и их анализа с помощью биотестов на состояние покоя П. Ф. Уэринг и его сотрудники (Aberystwith, Wales) обнаружили несколько индуцирующих покой соединений. Вещество, производящее наибольший эффект в этом отношении, называется теперь *абсцизовой кислотой* (АБК; рис. 10.10). Такое название было дано ему потому, что примерно в то же время Ф. Т. Аддикотт и его сотрудники в Калифорнии установили, что с этим веществом связано опадение (abscission) коробочек хлопчатника. В общем АБК, по-видимому, играет незначительную роль в опадении листьев, так что это название не совсем подходит для данного вещества.

В течение ряда лет роль АБК в стимулировании покоя деревьев была предметом полемики. Внесение АБК задерживает распускание почек, если покой был прерван низкими температурами (рис. 10.11). Однако если определять содержание АБК в деревьях на протяжении целого сезона или при различных условиях роста, то высокие уровни АБК не всегда коррелируют с покоем и наоборот. Например, было установлено, что у яблони содержание АБК в активно растущих верхушках побегов выше, чем в покоящихся. В то же время у сливы и у винограда, как показали анализы, максимальное содержание АБК совпадает с максимальной глубиной зимнего покоя. Эти, казалось бы, противоречивые результаты, вероятно, можно объяснить с помощью концепции гормонального баланса, т. е. путем определения количества ингибирующей АБК по отношению к стимулирующим рост гормонам — гиббереллинам и цитокининам. Так, у клена (*Acer*) наибольшее количество АБК содержится в молодых побе-

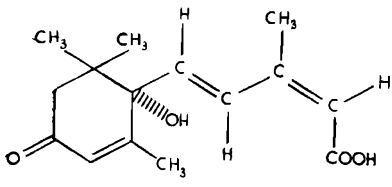


Рис. 10.10. Структурная формула абсцизовой кислоты.

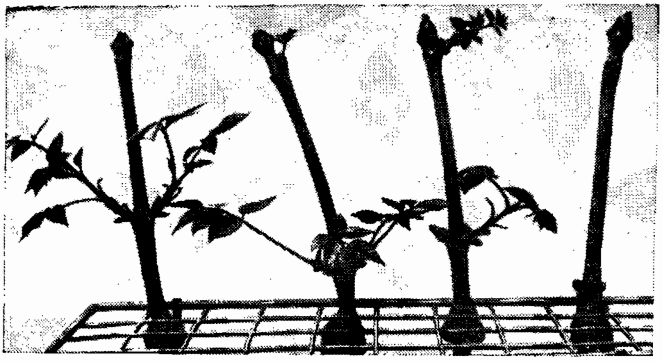


Рис. 10.11. Обработка абсцизовой кислотой замедлила пробуждение почек у черенков ясеня белого. ***Слева направо***: контроль, 0,4 ч. на млн., 2,0 ч. на млн., 10,0 ч на млн. абсцизовой кислоты. Снимок сделан через 22 дня после обработки. (Little, Eidt. 1968. Nature, 220, 498—499.)

гах, тогда как уровень гибереллина ниже всего на коротком дне. АБК, присутствующая в побегах, вероятно, индуцирует покой в условиях короткого, а не длинного дня, когда высокие уровни гиббереллина могут преодолеть эффекты, вызванные АБК.

Мы не знаем, каким образом осуществляется генетический контроль летнего покоя. У одних деревьев разворачиваются только те листья, которые находятся в ранее сформировавшихся почках, после чего закладываются новые почки; у других же деревьев образование листьев прекращается лишь в середине лета. Условия среды, как, например, водный стресс, безусловно способствуют летнему покою, о возможностях же гормонального контроля нам известно очень мало. У ивы (*Salix*) содержание АБК резко возрастает в июле, непосредственно перед прекращением роста. Однако у других видов никакой четкой закономерности в этом отношении отмечено не было. Зимний покой обычно прерывается, если в течение нескольких недель температуры несколько превышают температуру замерзания воды. Предполагается, что этот период связан с разрушением АБК. Но когда измеряют общее содержание АБК, часто не находят никакой разницы между контрольными и опытными растениями. Действие холодного периода можно объяснить скорее тем, что в ходе его возрастающие количества АБК постепенно превращаются в глюкозид абсцизовой кислоты. Это может быть способом изолирования или инактивации АБК. При прерывании покоя содержание различных веществ, активирующих этот процесс, также возрастает. Они, по-видимому, нейтрализуют действие присутствующей в растении АБК (рис. 10.12). Поэтому данное состояние почки можно рассматривать как результат до-

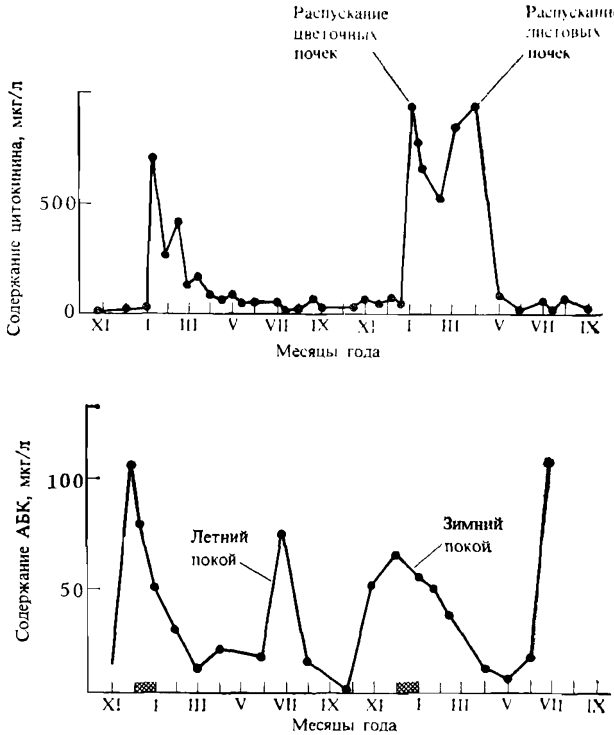


Рис. 10.12. В ксилемном соке ивы обнаруживается высокое содержание АБК зимой, когда побеги находятся в состоянии покоя, а также летом в период прекращения роста. Нарушение покоя весной связано с уменьшением концентрации АБК и увеличением концентрации цитокинина в ксилемном соке. Периоды распускания цветочных и листовых почек (указаны стрелками) совпадают с двумя пиками содержания цитокинина. (Alvim. 1976. Plant Physiology, 57, 474—476.)

стигнутого равновесия между активирующими гормонами и АБК. Последняя обычно функционирует лишь тогда, когда содержание активирующих гормонов, таких, как гиббереллин, снижается под воздействием короткого дня.

Гормоны, прерывающие покой, очевидно, синтезируются, а АБК разрушается непосредственно в тканях самой почки. Таким образом, если воздействию холодом подвергнуть лишь некоторые почки на дереве, то они при перенесении в тепло начинают расти, тогда как остальные, не выдержанные на холоде, почки продолжают оставаться в состоянии покоя. Это ясно показывает, что прерывание покоя в отличие от его начала не контролируется гормонами, перемещающимися по растению.

Покой и прорастание семян

Покой семян, как и зимний покой почек листопадных деревьев, явно имеет значение для выживания растения. Действительно, если бы семена прорастали сразу после их созревания осенью, то нежный проросток мог бы попасть под первые морозы. Наличие в семени достаточного количества ингибитора, такого, как АБК, гарантирует отсутствие в нем метаболической активности в течение зимнего сезона. Прорастанию многих семян препятствуют ингибиторы, обнаруженные или в оболочке семян, или в оставшихся органах цветка, или в тканях плода, окружающего семя. Часто прорастание можно индуцировать путем тщательного высолаживания семян в проточной воде. Хотя очевидно, что растение может использовать много различных видов ингибиторов для достижения покоя, АБК, видимо, является одним из наиболее важных. Например, у ясеня (*Fraxinus americana*) АБК присутствует во всех тканях, но самые высокие концентрации обнаружены в семени и околоплоднике покоящихся плодов.

В природе покой семян обычно прерывается при ливневых дождях, на свету или под действием низкой температуры. У пустынных растений покой, индуцированный ингибиторами, прерывается, когда семена попадают под ливневый дождь. В световом контроле прорастания обычно участвует фитохромная система (см. гл. 11). Для семян, у которых покой прерывается под воздействием холода, необходимы низкие температуры (2—5 °С) в течение 4—6 недель (см. гл. 12). Поскольку при охлаждении семена постепенно выходят из состояния покоя, содержание в них АБК падает, тогда как содержание активирующих рост гормонов, таких, как гиббереллины, возрастает либо в течение всего холодного периода, либо сразу же после его окончания.

Вслед за прерыванием покоя семена могут прорастать. При благоприятных условиях весной — теплой погоде и достаточном обеспечении водой и кислородом — скорость метаболизма повышается. Если добавить воду к сухим семенам, вышедшим из состояния покоя, то часто уже через 15 мин в зародыше начинается синтез белка. Может также происходить синтез мРНК, кодирующей некоторые из этих белков. Но в ряде случаев, например в семенах хлопчатника, синтез белка предшествует синтезу новой мРНК. Это может быть обусловлено тем, что присутствующая в покоящихся семенах мРНК, образовавшаяся во время развития семени в предыдущий вегетационный период, сохраняется в зародыше в течение длительного времени, когда в семенах содержится очень мало воды. Такая мРНК готова к трансляции сразу же после гидратации семян. Эти долгоживущие мРНК обычно кодируют ферменты, такие, как протеаза

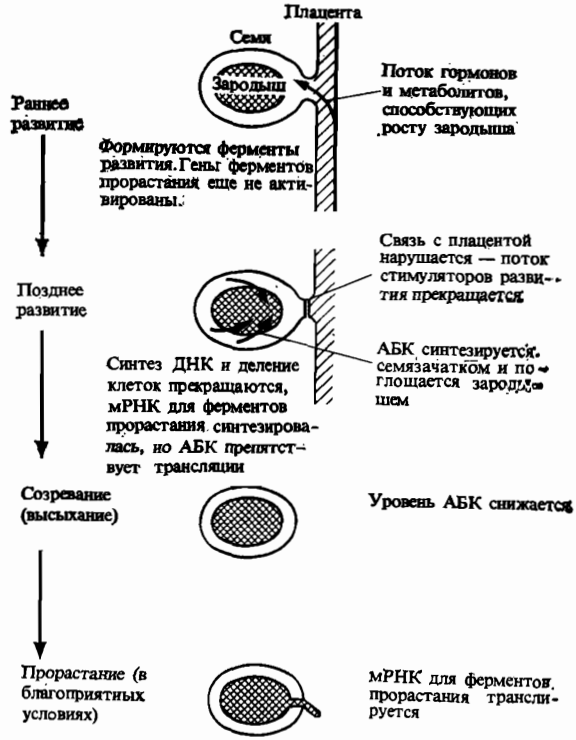


Рис. 10.13. Изменения в аппарате синтеза гормонов и белков в период развития, созревания и прорастания зародышей хлопчатника.

и изоцитратаза в тканях хлопчатника, участвующие в расщеплении запасов питательных веществ. У хлопчатника мРНК, синтез которой приходится на отрезок времени, составляющий первые 60% периода развития зародыша, непосредственно транслируется с образованием белка, необходимого для развития зародыша. На протяжении остальных 40% периода развития зародыша значительная часть синтезированной мРНК откладывается в запас и не транслируется до прорастания.

Нам осталось выяснить, каким образом метаболизм РНК в зародыше хлопчатника изменяется по мере его развития и что препятствует немедленной трансляции долгоживущих РНК после их образования. Один ключ к разгадке дают опыты, в которых показано, что промывание семян устраняет ингибирование трансляции покоящейся мРНК, тогда как добавление к семенам промывной воды или АБК вновь приводит к блокированию трансляции. Несозревшие семена хлопчатника содержат АБК, которая, видимо, препятствует трансляции мРНК с образовани-

ем ферментов, необходимых при прорастании. АБК появляется в завязи хлопчатника лишь после того, как завязь достигает 60% ее конечной величины (рис. 10.13), что совпадает с разрывом сосудов, связывающих завязь с остальными частями растения. До этого другое вещество, поступающее из растения, возможно гормон, например цитокинин, поддерживает клеточное деление в завязи и активирует транскрипцию той части ДНК, на которой образуется мРНК для ферментов прорастания. После разрыва сосудов поступление этого вещества прекращается. В результате начинается образование АБК, синтез ДНК и клеточное деление прекращаются, а мРНК для ферментов прорастания транскрибируется, но не транслируется. Когда семена хлопчатника созревают, АБК больше не образуется и ее уровень в конце концов снижается благодаря неоднократному высолаживанию семян под дождем, а также, возможно, и вследствие ее ферментативного расщепления. Поэтому присутствующая в семени мРНК оказывается готовой к трансляции, как только зрелое семя поглотит воду из почвы, что можно рассматривать как первый этап прорастания.

Абсцизовая кислота и потеря воды

В начале этой главы мы назвали АБК «гормоном стресса», что хорошо характеризует ее всестороннюю роль в растении. Обычно она образуется в ответ на стрессовую ситуацию или неблагоприятные условия и в свою очередь изменяет растение, приспосабливая его к этим условиям. Самый яркий пример такой реакции — быстрый синтез АБК в ответ на водный стресс, т. е. недостаток воды (рис. 10.14). Когда растению недостает воды, содержание АБК в листьях сразу же возрастает. Образовавшаяся АБК действует затем на замыкающие клетки, «выкачивая» из них воду для того, чтобы устьица могли быстро закрыться. Это происходит значительно быстрее, чем в том случае, если бы устьица закрывались вследствие общего обезвоживания растения (рис. 10.15). Как мы видели в гл. 6, движение устьиц обусловлено перемещением ионов K^+ в замыкающие клетки и обратно. Роль АБК в этом процессе заключается в том, что она вынуждает ионы K^+ покинуть замыкающие клетки, в результате чего устьица закрываются. В листе с закрытыми устьицами потери воды уменьшаются, и поэтому растение лучше переносит засушливый период. Другие стрессовые воздействия, которым подвергается лист, например низкая температура, тоже могут приводить к синтезу АБК и закрытию устьиц. Если вода вновь начинает поступать в растение в достаточном количестве, то устьица открываются не сразу, так как необходимо некоторое время для снижения содержания АБК. Когда это происходит, калий опять транспортируется в замыкающие клетки и устьица открываются.

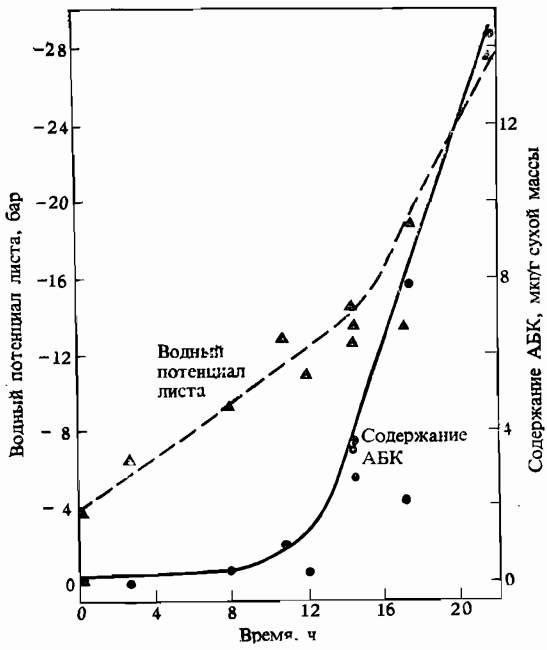


Рис. 10.14. Изменения в водном потенциале и концентрации АБК в клетках листьев *Ambrosia trifida* по мере того, как растение, помещенное в сухую атмосферу, теряет воду. Обратите внимание на то, что содержание АБК не увеличивается до тех пор, пока не превзойден пороговый уровень водного потенциала листа. (Неопубликованные данные, T. Zabadal, Cornell University.)

Есть много других примеров участия АБК в изменении роста растений, однако в них не прослеживается какой-либо общей закономерности. Исключение составляет один процесс, который часто происходит в ответ на неблагоприятные условия. Например, растения одного сорта фасоли зацветают нормально на коротком дне, но сбрасывают свои развившиеся почки в условиях длинного дня. Это можно связать с увеличением содержания АБК в растениях при выращивании их на длинном дне. Неблагоприятное влияние длинного дня, быть может, обусловлено тем, что он способствует образованию отделительного слоя под почкой.

Как действует абсцизовая кислота

Одна из главных ролей АБК в растении состоит, очевидно, в том, что она контролирует закрывание устьиц. Это быстрая реакция, тогда как индукция покоя под действием АБК представляет собой более медленное общее изменение метаболизма. Как и ауксин, АБК действует с помощью нескольких основных

механизмов. При закрывании устьиц она влияет на перемещение калия из замыкающих клеток. При индуцировании покоя она, повидимому, блокирует синтез РНК и белков. В этом последнем случае АБК должна проявлять избирательное действие, так как если бы полностью прекратилось клеточное деление и синтез белка, то не могли бы образоваться даже покоящиеся почки. Обработка растений АБК, имитирующая повышение уровня эндогенной АБК, тоже вызывает быстрое подавление роста стеблей или колеоптилей. Какова роль эндогенной АБК в ограничении роста, еще не выяснено. Наконец, возникает вопрос, участвует ли АБК в процессе старения и смерти однолетних трав, о чем говорилось ранее. Ее содержание часто повышается в стареющих листьях, но попытки установить корреляцию между уровнем АБК и смертью целого растения до сих пор были безуспешными. Очевидно, нам нужно еще многое узнать о гормональном контроле этого этапа жизненного цикла зеленого растения.

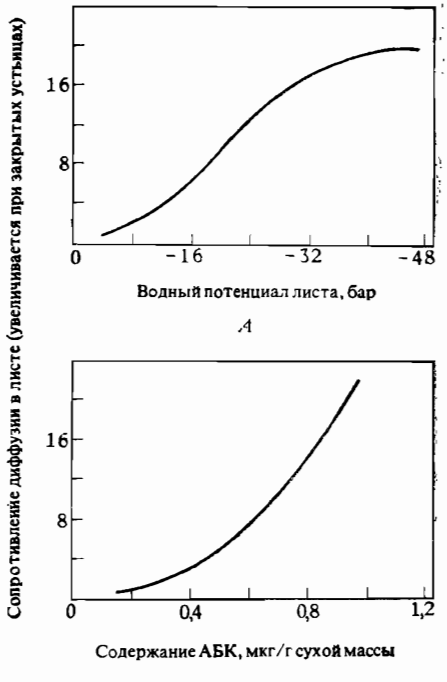


Рис. 10.15. Эти графики показывают зависимость между водным потенциалом, открыванием устьиц и содержанием АБК в листьях *Helianthus decapetalus*. Ширина устьичной щели определяется величиной, обратной сопротивлению, возникающему при прохождении газа через устьица: чем больше сопротивление, тем плотнее закрыты устьица. *А.* По мере того как водный потенциал клеток листьев становится более отрицательным, устьица постепенно закрываются. *Б.* Закрывание устьиц коррелирует с содержанием АБК. (Неопубликованные данные, T. Zabadal, Cornell University.)

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Созревание плодов и другие аспекты развития и *старения* в растениях регулируются путем образования газообразного гормона — *этилена*. Тот факт, что действие этилена можно устранить, повысив концентрацию CO_2 в окружающей среде, лежит в основе практического приема хранения яблок и других плодов при высокой концентрации CO_2. Этилен вызывает образование *апикального изгиба* у многих этиолированных проростков, и

влияние света на выпрямление изгиба связано с тем, что он ингибирует образование этилена. Этилен может также влиять на *геотропизм* и другие опосредованные ауксином реакции, такие, как подавление роста боковых почек. Взаимодействие ауксина и этилена осуществляется разными путями, поскольку высокий уровень ауксина запускает образование этилена, тогда как высокий уровень этилена может индуцировать синтез фермента пероксидазы, инактивирующего ИУК. Этилен образуется из 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК), *метаболита метионина*. Раньше содержание этилена определяли исключительно с помощью биотестов. В настоящее время рутинным методом его определения служит *газовая хроматография*.

Обработка этиленом незрелых плодов во многих случаях приводит к значительному увеличению количества CO_2, выделяемой при дыхании. Такой резкий подъем дыхания называется *климактерием*. Вслед за этим изменением снижается содержание органических кислот, разрушаются межклеточные пектины, и плоды созревают. Аналогичным образом обработка этиленом листьев запускает целую серию метаболических процессов, приводящих к *опадению* листьев. Эти процессы включают деление клеток и последующее формирование *отделительного* слоя тонкостенных клеток, разрушение которых под действием новообразованной *целлюлазы* вызывает сбрасывание листьев. Длина дня может регулировать опадение листьев путем инициации процесса старения в отделительной зоне, что должно происходить до начала опадения. В некоторых случаях нанесение низких концентраций ауксина на листовую пластинку или плод задерживает старение благодаря тому, что ауксин нейтрализует действие этилена. Такое предотвращение опадения играет важную роль при выращивании плодов. Высокий уровень ауксина, напротив, может ускорять сбрасывание листьев, и такая планируемая дефолиация также нашла определенное практическое применение. При других типах индуцированного этиленом старения стимулирующие гормоны, в том числе ауксин, цитокинин и гиббереллин, могут противодействовать влиянию этилена.

При смене времен года в умеренных зонах перед растениями встают проблемы выживания. Частично они решают их путем перехода в состояние *покоя* или выхода из него. Так, сокращение длины дня может индуцировать образование одного из гормонов абсцизовой кислоты (АБК), которая подавляет активный вегетативный рост почек или развивающихся зародышей и запускает процессы, ведущие к зимнему покою. Возобновление роста весной, напротив, обусловлено разрушением в течение зимы этого индуцирующего покой гормона или синтезом веществ, таких, как цитокинины, которые преодолевают влияние АБК. Такое нарушение покоя в почках индуцируется низкими зимними температурами, тогда как распускание почек весной

происходит вслед за повышением температуры и увеличением длины дня. Покой семян может быть прерван под воздействием воды, света или низкой температуры. Во многих типах семян некоторая часть мРНК, кодирующая белки, необходимые при прорастании, образуется перед индуцированием покоя. В сухих семенах эта мРНК остается стабильной и нефункционирующей в ожидании сигналов к прорастанию.

В некоторых листьях абсцизовая кислота вырабатывается в высоких концентрациях при водном стрессе. Она вызывает отток ионов K^+ из замыкающих клеток, в результате чего устьица закрываются и тем самым предотвращается опасность высыхания. Действие АБК и этилена, по-видимому, обусловлено частично их влиянием на избирательную проницаемость мембран, а частично — их участием в регуляции синтеза белка.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Abeles F. B. 1973. Ethylene in Plant Biology, New York, Academic Press.
Philips I. D. J. 1971. Introduction to the Biochemistry and Physiology of Plant Growth Hormones (New York, McGraw-Hill).
Wilkins M. B. ed., 1969. The Physiology of Plant Growth and Development, New York, McGraw-Hill.
См. также рекомендуемую литературу к гл. 9.

ВОПРОСЫ

10.1. Ауксин и этилен вызывают эффекты, которые тесно связаны между собой, хотя часто и антагонистичны. Приведите примеры и обсудите взаимодействие этих соединений.

10.2. Этилен сейчас рассматривается как природный растительный гормон. Как он влияет на рост и развитие?

10.3. Что такое климактерий? Что он означает? Что служит пусковым механизмом этого процесса?

10.4. Какие изменения происходят в плоде во время его созревания? Обусловлены ли они процессами деградации или синтеза? Какие данные вы можете привести в подтверждение вашего ответа?

10.5. Объясните, каким образом в закрытой бочке, наполненной яблоками, гниение одного яблока вызывает в результате цепной реакции созревание всех остальных.

10.6. Расскажите, какие из разнообразных процессов, протекающих при опадении листьев, контролируются этиленом или находятся под его влиянием.

10.7. Завядание цветков, созревание плодов и опадение листьев — все это примеры старения отдельных органов растения. Сравните между собой эти процессы и покажите, как старение регулируется окружающей средой, изменениями эндогенных гормонов и изменениями в метаболизме, направляемыми гормонами.

10.8. Абсцизовая кислота, по-видимому, играет минимальную роль в опадении листьев. Если бы вы должны были дать другое название этому соединению, как бы вы его назвали и почему?

10.9. Информационная РНК для некоторых ферментов, необходимых при прорастании семян, образуется на ранних стадиях их развития. Как растение контролирует трансляцию этой мРНК на значительно более поздних этапах?

10.10. Что подразумевается под покоем?

10.11. Какова возможная ценность покоя для выживания семяи?

10.12. Некоторые «живородящие» линии кукурузы и ячменя формируют семена, прорастающие прямо на корню, без периода покоя. Чем можно обработать эти семена, чтобы они вступили в состояние покоя?

10.13. Опишите две причины, вызывающие покой семяи; каковы способы прерывания покоя, обусловленного каждой из этих причин?

10.14. Для быстрого прорастания свежеубранных семян некоторых видов необходимы температуры 35—49 °С. По мере старения семян температура, при которой они прорастают, постепенно снижается, и в конце концов они начинают прорастать даже при 10 °С. Дайте возможное объяснение.

10.15. Какова роль абсцизовой кислоты в регуляции скорости транспирации?

10.16. У водного растения *Potamogeton* формируются два типа листьев; одни из них — удлиненные, без устьиц — находятся под водой, а другие — мелкие, с устьицами — плавают на поверхности. Добавление к воде абсцизовой кислоты приводит к тому, что на подводных листьях образуются устьица. Каково возможное экологическое значение этого лабораторного наблюдения?

10.17. Абсцизовая кислота, обычно рассматриваемая как вещество ингибиторной природы, повышает скорость роста культуры тканей черешка цитрусовых и некоторых других клеток. Как это можно объяснить?

10.18. Содержание абсцизовой кислоты в некоторых листьях быстро возрастает после их обезвоживания. Как это может происходить?

10.19. Сравните и противопоставьте друг другу предполагаемые пути действия различных растительных гормонов.

10.20. Какие химические соединения выступают в роли предшественников различных растительных гормонов? Каковы пути их превращения в молекулы гормонов?

10.21. Объясните роль гормонов в жизненном цикле однолетнего покрытосеменного растения, в том числе функции, выполняемые гормонами на каждой стадии. Включите в свой ответ прорастание семяи, вегетативный рост, созревание плодов, опадение листьев и покой.

10.22. «Рост и развитие растения регулируются в основном благодаря сбалансированному действию гормонов». Обсудите это положение с использованием примеров, взятых из различных фаз жизненного цикла растения.

10.23. Подробно объясните участие следующих гормонов в указанных ниже процессах:

а) этилена, цитокининов и ауксина в апикальном доминировании;

б) этилена и ауксина в опадении листьев;

в) абсцизовой кислоты и гиббереллина в покое почек древесных растений и в прорастании семян.

Глава 11

Регулирование роста светом

Зеленое растение — не просто машина, работающая на солнечной энергии: сама структура этой машины частично определяется количеством и качеством лучистой энергии, которую она получает. На проросток, выращенный в темноте, глубокое влияние оказывают поглощение даже немногих квантов света: изменяются скорость и направление роста листьев и стебля, выпрямляется изгиб листовой подушечки (плюмулы), развиваются эпидермальные волоски, происходят изменения в пигментации листьев и стебля и во многих деталях внутренней анатомии проростка. В более поздний период жизни от света зависят цветение и плодообразование. Наконец, опадение листьев, переход почек и семян в состояние покоя и феномен старения — это тоже следствие полученных ранее световых и иных сигналов.

Разнообразные процессы, опосредующие влияние света на форму растений, обобщенно были названы *фотоморфогенезом*. Хлорофилл и различные вспомогательные пигменты фотосинтетического аппарата не играют в этих процессах главной роли: она принадлежит фикобилиновому пигменту *фитохрому* и какому-то еще не охарактеризованному желтому веществу — возможно, флавопротеидному ферменту. Содержание этих пигментов в растениях чрезвычайно мало; поэтому не удивительно, что количества энергии, необходимые для насыщения соответствующих фотопроцессов, на несколько порядков ниже, чем при фотосинтезе. Продукты этих световых реакций не регулируют рост растений стехиометрически, как это делает сахар, образующийся при фотосинтезе. Скорее они влияют на такие параметры, как проницаемость мембран, функция генов и активность ферментов, измененное состояние которых намного усиливает действие каждого поглощенного кванта. Таким образом, в то время как при фотосинтезе 8—10 квантов света необходимо для высвобождения всего лишь одной молекулы O_2, то же число квантов на одну клетку может полностью определить репродуктивную судьбу растения или направление роста всего стебля. В этой главе мы узнаем о пигментах, фотопроцессах и дальнейших физиологических механизмах, участвующих в контроле фотоморфогенеза.

ОТКРЫТИЕ ФИТОХРОМА

История открытия фитохрома в начале 50-х годов группой исследователей министерства сельского хозяйства США составляет одну из самых волнующих глав в истории изучения растений. Эта история началась примерно на 30 лет раньше с работы двух экспериментаторов, имевших дело с табаком. У. Гарнер и Х. Аллард пытались размножить мутантный тип крупнолистного табака — Мэриленд Маммот, который случайно вырос в единственном экземпляре среди других табачных растений. В определенное время исходный тип обильно зацвел, а Мэриленд Маммот — нет. Желая получить семена этого ценного нового типа и боясь, что растение может не зацвести до осенних холодов, ученые решили перенести его в теплицу. Однако, несмотря на все принятые меры, растение упорно оставалось в вегетативном состоянии примерно до середины декабря, когда на нем появились зачатки цветков — через несколько месяцев после того, как у нормальных растений успешно завершилось образование семян.

Анализ разнообразных факторов, которые могли бы быть ответственны за это необычное поведение, привел Гарнера и Аллард к неизбежному выводу, что растение зацвело под влиянием очень малой длины дня в северном полушарии перед рождеством. Они установили, что цветение можно вызвать переносом растений Мэриленд Маммот в специальные камеры с ис-

Рис. 11.1. Растения табака Мэриленд Маммот, выращенные в условиях короткого дня (*слева*) и длинного дня (*справа*). (A. E. Murneek, R. O. Whyte. 1948. Vernalization and Photoperiodism, Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co.)

кусственно сокращенным световым днем (рис. 11.1). Табак Мэриленд Маммот, зацветающий лишь в том случае, если длина дня меньше некоторой критической величины, стали называть растением *короткого дня*. К этой категории относятся и многие другие растения, в том числе некоторые формы сои, хризантем и пуансеттии. Напротив, шпинат и некоторые зерновые зацветают только тогда, когда длина дня превышает определенную критическую величину; это растения *длинного дня*. Наконец, имеется группа растений (томаты и др.), цветение которых не зависит от длины дня (*нейтральные* растения). Реакция растений на длину дня называется *фотопериодизмом*.

Критический фотопериод для разных видов и даже сортов растений как короткого, так и длинного дня значительно варьирует. Он составляет 14 ч для Билокси — короткодневного сорта сои, растущего на широте 35°, тогда как сорт Баторавка, обычно выращиваемый на широте 45° и выше, будет цвести даже при непрерывном освещении. Эти различия в критическом фотопериоде играют важную роль в распределении растений на земном шаре.

В годы, последовавшие за открытием фотопериодизма, стало ясно, что многие растения реагируют на продолжительность непрерывной темноты, а не на длину светлого периода. Иными словами, так называемое растение короткого дня — это на самом деле растение «длинной ночи». Для заложения цветочных бугорков ему необходима определенная минимальная продолжительность темноты, не прерываемой светом. Аналогичным образом растение длинного дня может быть в действительности растением «короткой ночи»: оно будет цвести лишь в том случае, если ночной период не длиннее некоторого максимума.

Эффективный период темноты для короткодневного растения можно сделать неэффективным путем простой уловки — достаточно немного укоротить его (всего на несколько минут) или прервать в середине вспышкой слабого света. Это говорит о том, что растение может «измерять» продолжительность темноты с точностью до нескольких минут и что фотопериодизм связан с работой необычайно чувствительной световоспринимающей системы. Короткодневное растение дурнишник цветет при режиме 15 ч света + 9 ч темноты, но не будет цвести, если темный период составляет 8,5 ч или же 9-часовой темный период прерывается коротким световым периодом (рис. 11.2). Всего лишь один подходящий период темноты может привести к цветению, даже если последующие темные периоды недостаточно длинны. Этот феномен известен как *фотопериодическая индукция*. У многих растений длинного дня имеет место аналогичный, но обратно направленный феномен: прерывание слишком длинного темного периода вспышкой света приводит к индукции и к заложению цветков. Таким образом, растения длинного и коротко-

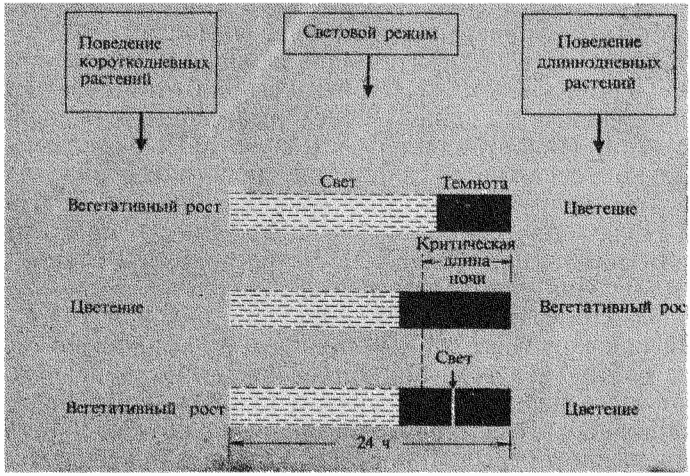


Рис. 11.2. Влияние прерывания темнового периода пучком света на цветение растений короткого и длинного дня.

го дня, видимо, обладают сходным фотопериодическим механизмом, но последний каким-то образом действует в разных направлениях.

Короткодневный сорт сои Билокси так чувствителен к свету, что индуктивный эффект длительных темновых периодов можно снять даже минутным облучением с помощью ламп накаливания (без фильтра) в середине ночи. По этой причине Х. Бортвик и С. Хендрикс с сотрудниками пришли к выводу, что это растение было бы идеальным объектом для выяснения вопроса о том, какие длины волн наиболее эффективно предотвращают инициацию цветения; а эти сведения в свою очередь могли бы помочь в идентификации фоторецепторного пигмента, участвующего в контроле цветения. Поэтому они определили спектр действия для данного процесса, используя большой спектрограф для одновременного облучения групп растений светом с разной длиной волны (рис. 11.3). Полученные спектры действия для ингибирования цветения короткодневных растений сои и дурнишника и для активации цветения длиннодневных растений *Hordeum* (ячмень) и *Hyoscyamus* (белена) оказались поразительно сходными (рис. 11.4). Во всех случаях был обнаружен максимум активности в красной области спектра (около 660 нм) при почти полной неэффективности других областей. Сходство спектров позволяло считать вероятным, что зацветание растений как короткого, так и длинного дня контролируется одним и тем же пигментом. Анализ спектра действия привел к предположению, что поглощающий пигмент сходен с пигментом

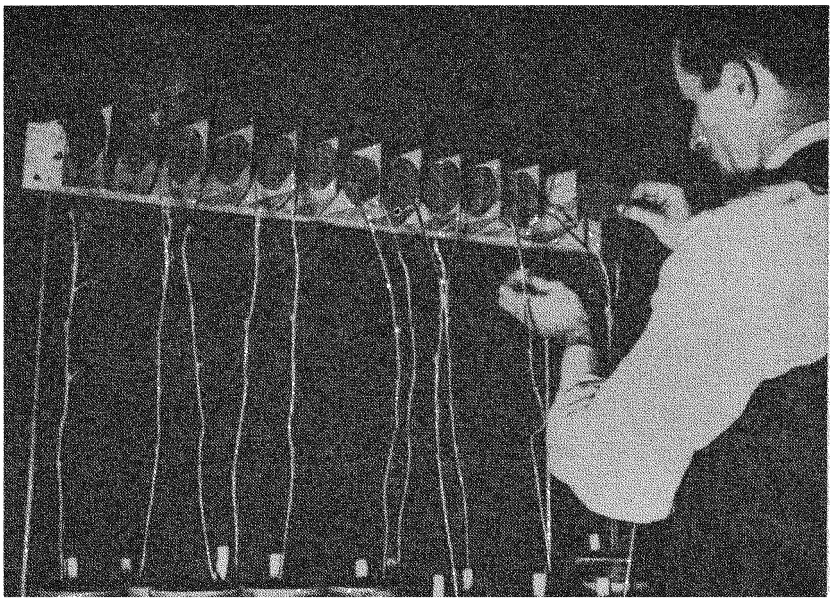


Рис. 11.3. Метод, использованный Бортвиком, Хендриксом и их сотрудниками для удерживания одиночных листьев (в данном случае листочков сои) в плоскости изображения спектрографа с целью последующего облучения светом с различной длиной волны. (Hendricks, Borthwick. 1954. Proc. First Int. Photobiol. Congr., 23—25.)

водорослей фикоцианином, который родствен желчным пигментам животных. К сожалению, такого рода пигментов авторы в своих подопытных растениях не нашли и поэтому стали вести поиски в другом направлении.

Давно было известно, что свет сильно влияет на прорастание некоторых семян. Например, увлажненные семена салата сорта Гранд Рапидс прорастают плохо в полной темноте, но быстро и хорошо при экспонировании на свету в течение нескольких минут. Оказалось, что спектр действия для этого эффекта сходен со спектром действия для цветения! Аналогично этому проросток гороха, выращенный в полной темноте, имеет очень длинный, тонкий непигментированный стебель, искривленный апикальный изгиб и почти не распустившиеся листья. Если такой этиолированный проросток выставить лишь на короткое время на свет, листья после этого разворачиваются, изгиб начинает распрямляться и удлинение стебля замедляется (рис. 11.5). Спектр действия и здесь фактически идентичен спектру для цветения. Приходится заключить, что такие разнородные реакции, как прорастание семян, изменение этиолиро-

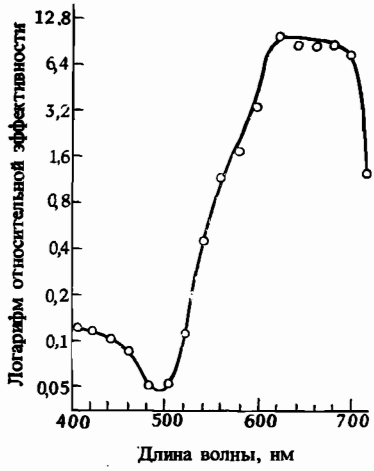


Рис. 11.4. Обобщенный спектр действия для фотопериодизма (вычислен по данным Parker et al. 1949. Amer. J. Bot., 36, 194—204).

ванного проростка (его «деэтиоляция») и индукция цветения, регулируются одним и тем же пигментом-рецептором.

Но что это за пигмент? Ответ был найден в результате новой интерпретации старых опытов по прорастанию семян салата, проведенных в 1935 г. Л. Флинтом и Э. Мак-Алистером. Эти исследователи показали, что прорастание семян салата Гранд Рапидс не только *стимулируется* красным светом, но также *подавляется* светом дальней красной области спектра с длиной волны около 730 нм (рис. 11.6). Это открытие привело к гипотезе, что красный свет изменяет пигмент в одном направлении, а дальний красный — в другом. Опыты с последовательным воздействием красного (К) и дальнего красного (ДК) света подтвердили эту гипотезу. В таких условиях семя реагировало лишь на последнее облучение, как будто форма пигмента, закрепленная при последней экспозиции, была единственным эффективным фактором (рис. 11.7). Даже семена, облученные 100 раз попеременно красным и дальним красным светом, прорастали так же, как и облученные тем и другим светом по одному разу. Во всех случаях реакцию прорастания определяло последнее световое воздействие, предшествующее темноте.

Затем Бортвик и Хендрикс изучили влияние дальнего красного света на реакции цветения и диэтиолирования, вызываемые красным светом. И здесь была обнаружена «обратимость К — ДК» (рис. 11.8). Это позволило предсказать, что существует один активный пигмент в двух взаимно фотообратимых формах, одна из которых образуется под действием красного, а другая — дальнего красного света (рис. 11.9). Обратимые сдвиги поглощения при 660 и 730 нм вслед за облучением соответственно красным и дальним красным светом дали возможность легко выявлять пигмент и измерять его количество, особенно в этиолированных растениях, где экранирование хлорофиллом не создает затруднений (см. ниже). Вскоре пигмент был обнаружен в экстрактах растений, сконцентрирован, очищен, подвергнут анализу и частично охарактеризован. Его назвали *фитохромом* (от греческих слов, означающих «растение» и «краситель»). Его две формы были названы соответственно $Ф_к$ (фитохром,

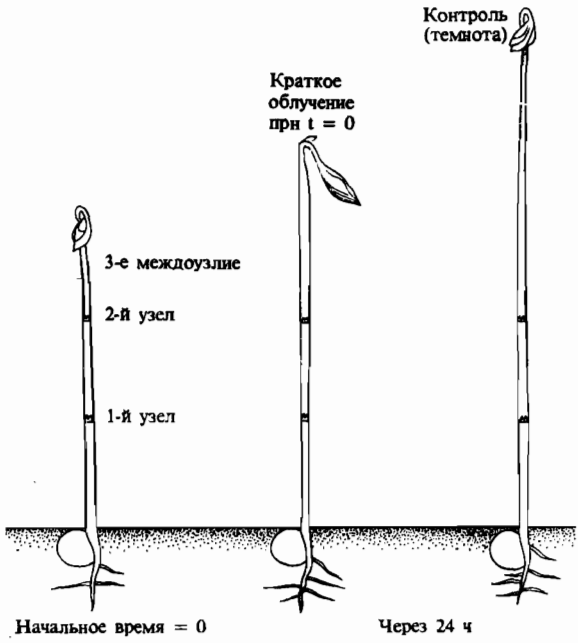


Рис. 11.5. Семидневный этиолированный проросток гороха до 5-минутного облучения красным светом и через 24 ч после него.

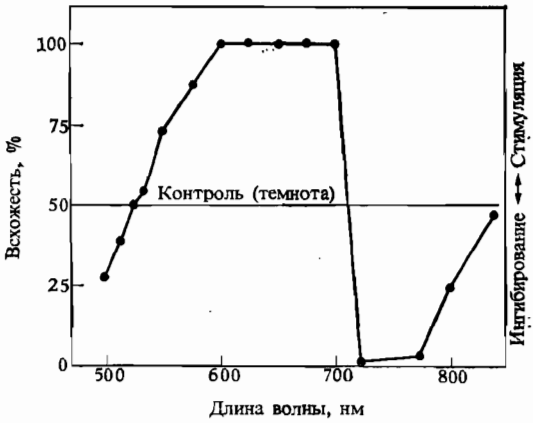


Рис. 11.6. Семена чувствительного к свету салата, у которых слабым белым светом индуцировано 50%-ное прорастание, можно стимулировать далее красным светом (600—690 нм) или ингибировать дальним красным светом (720—780 нм). (Flint, McAlister. 1937. Smithsonian Inst. Misc. Collection, 96, 1—8.)

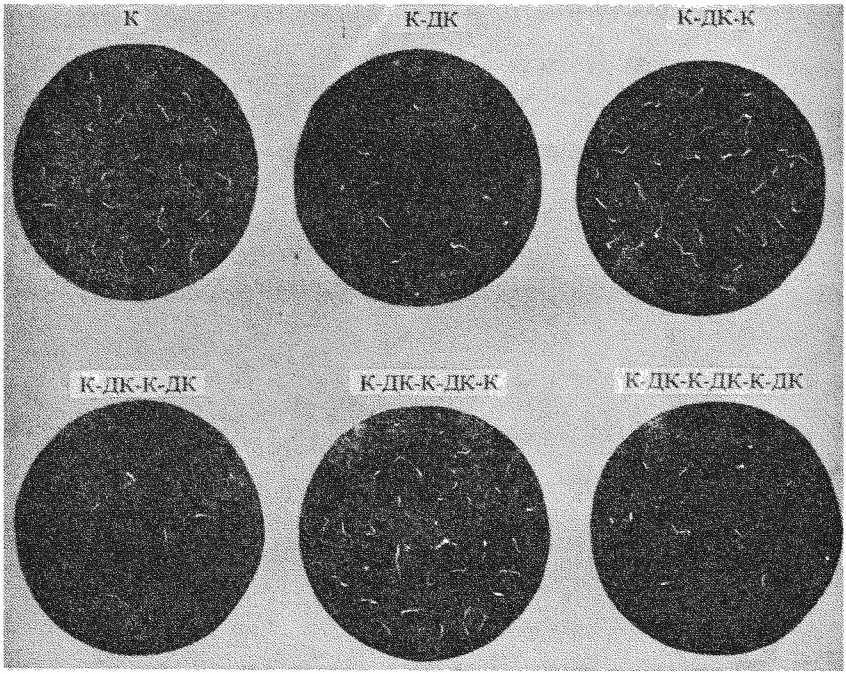


Рис. 11.7. Обратимость фотореакции при прорастании семян салата. Каждую партию семян после выдерживания в темноте облучали в указанной последовательности и затем снова помещали в темноту на 2 дня. К — красный свет; ДК — дальний красный свет.

поглощающий красный свет) и $Ф_{дк}$ (поглощающий дальний красный свет). Фитохром синтезируется в форме $Ф_к$. Поэтому этиолированные проростки содержат $Ф_к$, а не $Ф_{дк}$. Облучение красным светом превращает бóльшую часть фитохрома в $Ф_{дк}$ — физиологически активную форму, тогда как последующее облучение дальним красным светом превращает $Ф_{дк}$ обратно в $Ф_к$ (рис. 11.10).

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОХРОМА

Для определения содержания фитохрома в растительной ткани можно использовать двухволновой спектрофотометр.

1. Кювету наполняют кусочками растительной ткани (или экстрактом из них) и облучают красным светом (660 нм) высо-

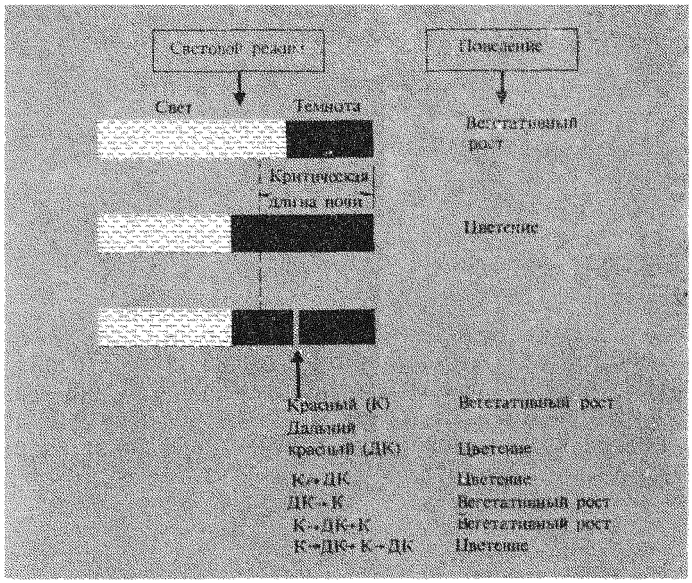


Рис. 11.8. Обратимое регулирование цветения короткодневного растения красным и дальним красным светом.

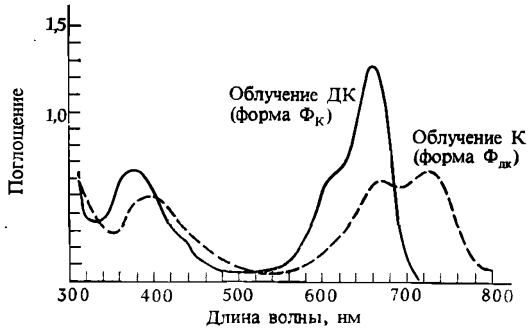
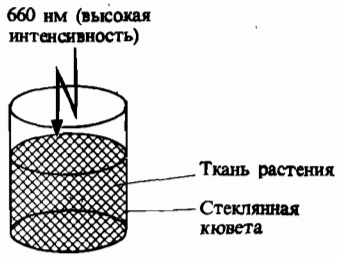
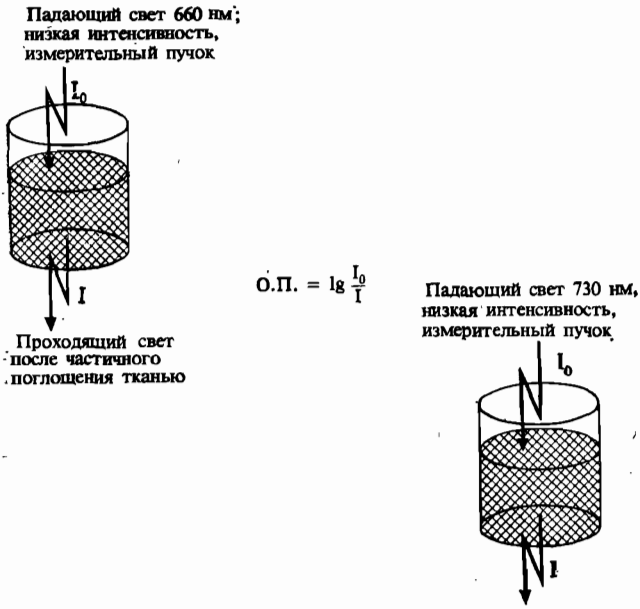


Рис. 11.9. Спектр поглощения растворов фитохрома после облучения красным (660 нм) или дальним красным (730 нм) светом. Обратите внимание на то, что спектры поглощения двух форм перекрываются: при облучении светом 660 нм образуется около 75% $\Phi_{ДК}$ и 25% $\Phi_К$, а при 730 нм — примерно 2% $\Phi_{ДК}$ и 98% $\Phi_К$. Фитохром поглощает также в синей области, вызывая эффекты, промежуточные между эффектами красного и дальнего красного света. (Siegelman, Butler. 1965. Ann. Rev. Plant Physiol., **16**, 383—392.)

кой интенсивности. Примерно минутного актиничного облучения достаточно для предельной степени превращения $\Phi_к$ в $\Phi_{дк}$.



2. Поглощение (П), называемое также оптической плотностью (ОП), измеряют попеременно при 660, 730, 660 нм и т. д. Измеряющий пучок имеет малую интенсивность, а каждое облучение настолько кратковременно, что не вызывает значительного превращения пигмента.



[ОП при 660 нм — ОП при 730 нм] после облучения актиничным светом с длиной волны 660 обозначают $\Delta ОП_{660}$.

3. Затем ткань в кювете облучают дальним красным светом (730 нм) высокой интенсивности. Продолжительность актиничного облучения должна быть достаточна для предельной степени превращения $\Phi_{дк}$ в $\Phi_к$.

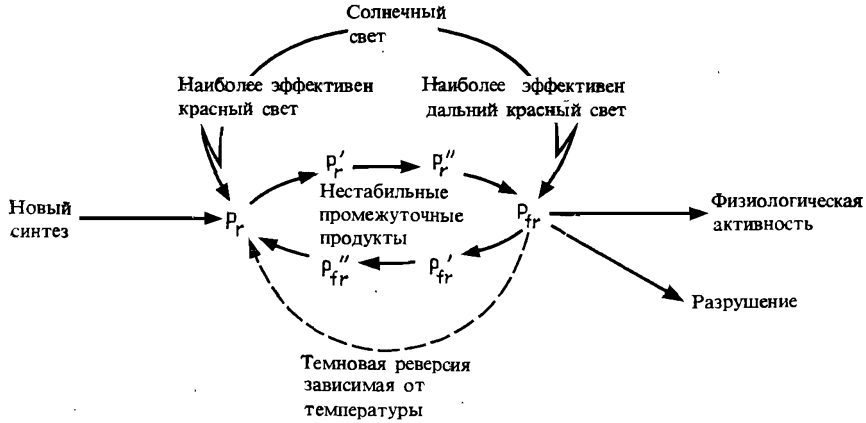


Рис. 11.10. Влияние красного и дальнего красного света на состояние фитохрома и его физиологическую активность. $Ф_К(P_r)$ и $Ф_{ДК}$ (P_{fr}) в период фотоконверсии переходят через промежуточные короткоживущие формы в более стабильные формы, что показано короткими стрелками. Солнечный свет дает около 50% фитохрома в форме $Ф_{ДК}$, 30% в форме $Ф_К$ и остаток — в форме промежуточных продуктов.

4. Повторяют этап 2.

[ОП при 660 нм — ОП при 730 нм] после облучения актиничным светом обозначают $\Delta ОП_{730}$.

5. $\Delta ОП_{660} - \Delta ОП_{730} = \Delta(\Delta ОП)$ есть мера содержания фитохрома в растительной ткани.

Из рис. 11.9 видно, что и $Ф_К$, и $Ф_{ДК}$ имеют широкие спектры поглощения, которые перекрываются в красной и дальней красной областях (660—730 нм) и в синей области (400—460 нм). Поэтому любая радиация в этих участках спектра превращает какую-то часть фитохрома в форму $Ф_{ДК}$. Красный свет с длиной волны 660 нм наиболее эффективен и образует 75% $Ф_{ДК}$, в то время как дальний красный свет с длиной волны 730 нм наименее эффективен и дает лишь 2% $Ф_{ДК}$. Длины волн между 600 и 730 нм и синий свет обладают промежуточной эффективностью.

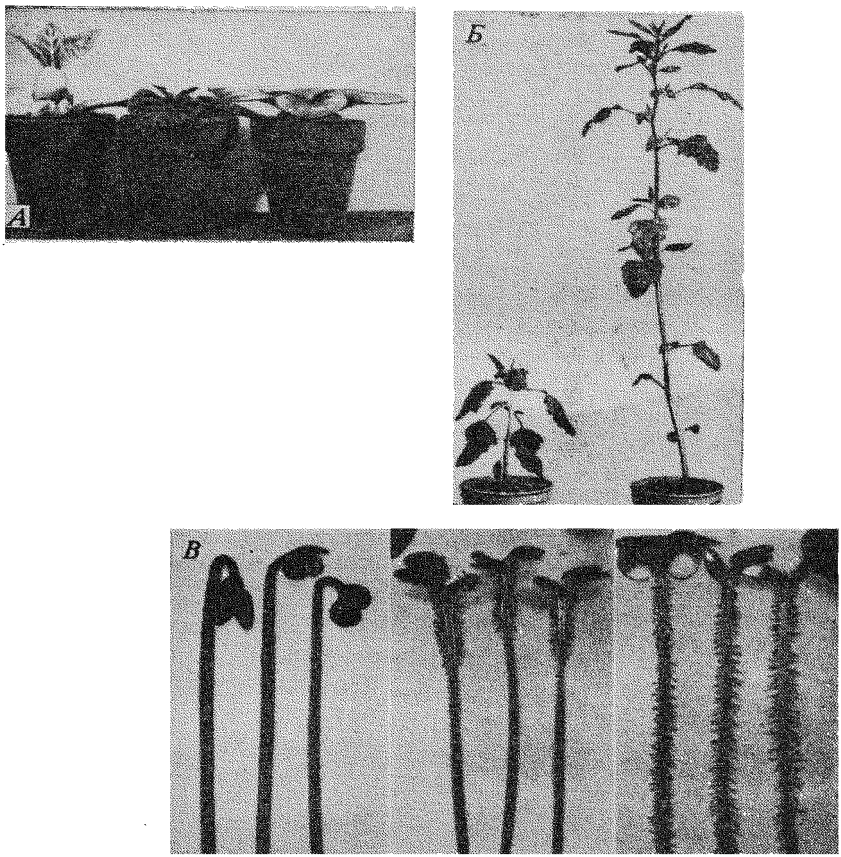


Рис. 11.11. Некоторые примеры регуляции морфогенеза фитохромом.

А. Проростки *Sinningia speciosa,* выращиваемые при ежедневном 8-часовом периоде белого света высокой интенсивности, подвергали воздействию слабого света в течение 16 ч 15 ночей подряд. Для дополнительного освещения использовались: дальний красный свет, поддерживающий низкий уровень Ф дк (*слева*); холодная белая люминесценция, поддерживающая высокий уровень Ф дк (*в середине*); контроль — темнота (*справа*). Обратите внимание на удлиненные вертикальные черешки и маленькие скрученные листовые пластинки у проростка, обработанного дальним красным светом. Растение, на которое воздействовали ночью белым светом, сходно с контрольным, но только его листья лучше пигментированы. (Satter, Wetherell. 1968. Plant Physiol. 43, 953—960.)

Б. Оба проростка *Chenopodium album* выращивали в течение 21 дня под источниками излучения, обеспечивающими одинаковую плотность потока квантов в зоне ФАР (400—700 нм) и различную — в дальней красной области (>700 нм). Первое растение получило больше дальнего красного света, поэтому у него меньше фитохрома находится в форме Ф дк. (Morgan, Smith. 1976. Nature, 262, 210—212.)

В. Трехдневные проростки горчицы *Sinapis alba,* выращенные в темноте (*слева*), на свету (*в середине*) и росшие 42 ч в темноте, а затем 30 ч на свету (*справа*).

Поскольку в ткани, выращенной в темноте, весь фитохром представлен в форме $Ф_к$, фактически любое облучение повышает уровень $Ф_{дк}$. Исключение составляет зеленый свет с длиной волны 500—550 нм, так как ни $Ф_к$, ни $Ф_{дк}$ существенно не поглощают этих лучей. Поэтому в опытах с фитохромом зеленый свет используют как «безопасный».

Превращения $Ф_к \rightleftarrows Ф_{дк}$ действуют как метаболический механизм, включающий и выключающий определенные реакции. Это переключение косвенно регулирует множество биофизических, биохимических, гистологических и морфологических процессов в растениях (рис. 11.11). Многие из наступающих изменений происходят после первого воздействия света на этиолированный проросток, когда некоторая часть его фитохрома переходит в форму $Ф_{дк}$. Эти изменения, обобщенно называемые *деэтиоляцией*, помогают растению адаптироваться к свету. При этом изменяется активность многих ферментов и содержание растительных гормонов, из этиопластов развиваются хлоропласты, происходит синтез хлорофилла, каротиноидов и антоциановых пигментов из предшественников. После позеленения этиолированных проростков система фитохромов продолжает влиять на рост и развитие растения в течение всей его жизни. Взаимопревращения $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ не только влияют на индукцию цветения у растений как короткого, так и длинного дня, но и участвуют также в регулировании клубнеобразования, покоя, опадения листьев и старения. Однако эффект превращений фитохрома в растениях, выросших на свету, зависит также от времени воздействия света. Чувствительность таких растений к определенным формам фитохрома имеет ритмический характер. Эта интересная проблема будет рассмотрена в следующей главе.

СВОЙСТВА ФИТОХРОМА

Молекула фитохрома состоит из двух частей: относительно небольшого *хромофора*, поглощающего свет, и значительно более крупного бесцветного белка. Хромофор, подобно хромофору фикоцианина и других пигментов водорослей, представляет собой тетрапиррол с незамкнутой цепью (рис. 11.12). После поглощения фитохромом света с определенной длиной волны форма хромофора изменяется, и это в свою очередь изменяет форму белкового компонента. Белок, по-видимому, состоит из 4 субъединиц, расположенных в виде двойной гантели, с общей мол. массой около 240 000; это умеренно крупный белок, состоящий примерно из 2000 аминокислот.

Превращение $Ф_к$ в $Ф_{дк}$ при кратковременном воздействии красного света влияет на биохимические реакции в растении в течение нескольких последующих часов темноты. Эта поразительная стойкость эффекта столь краткого облучения зависит

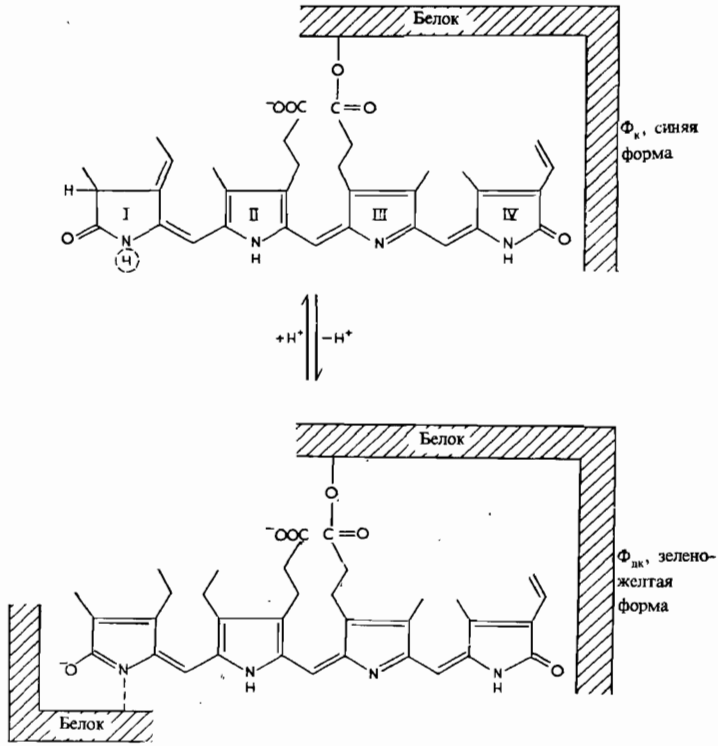


Рис. 11.12. Фитохром состоит из небольшого хромофора (структура которого изменяется при поглощении света), связанного со значительно более крупным белком. Обратите внимание, что хромофор — тетрапиррол с открытой цепью — построен из 4 пиррольных колец, связанных углеродными мостиками, как в хлорофилле (см. рис. 2.19). В соответствии с моделью, представленной вверху, $\Phi_К$ содержит на 1 протон больше, чем $\Phi_{ДК}$. Эта небольшая разница **влияет** на конформацию хромофора и соседней области белка, к которой он присоединен, и это ведет к разнообразным физиологическим эффектам. (По W. Rüdiger, in: K. Mitrakos, W. Shropshire, eds., 1972. Phytochrome, London, New York, Acad. Press.)

от того, что $\Phi_{дк}$, будучи «активной» формой фитохрома, относительно стабилен в темноте. При 25 °С *период полужизни* $\Phi_{дк}$ в этиолированной ткани обычно составляет около 2 ч (т. е. за 2 ч содержание $\Phi_{дк}$ снижается до половины его первоначального количества), а в ткани, растущей на свету, этот период, вероятно, достигает 8—12 ч. В некоторых опытах с растущими на свету тканями активность $\Phi_{дк}$ можно обнаружить спустя более 72 ч после облучения красным светом. В отличие от этого активированные формы других растительных пигментов очень нестабильны; у возбужденного хлорофилла, например, период полужизни составляет всего лишь несколько миллисекунд.

Медленное снижение уровня $\Phi_{дк}$ в темноте после облучения красным светом обусловлено двумя процессами — *реверсией* и *разрушением*. В одних тканях $\Phi_{дк}$ в темноте медленно превращается в $\Phi_к$; в других тканях после превращения $\Phi_к$ в $\Phi_{дк}$ снижается общее содержание фитохрома (т. е. пигмент разрушается). В некоторых случаях оба процесса происходят одновременно (рис. 11.10). Разрушение фитохрома и реверсия $\Phi_{дк}$ в $\Phi_к$ ускоряются при высоких температурах, причем скорости этих процессов варьируют в разных растениях и в одном и том же растении при росте в разных условиях. Как мы увидим в гл. 12, в семенах тепловая реверсия $\Phi_{дк}$ в $\Phi_к$ играет важную роль в регуляции прорастания.

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ОБЛУЧЕНИЯ ИСТОЧНИКАМИ СВЕТА С ШИРОКИМ СПЕКТРОМ

В природных условиях растения обычно не подвергаются воздействию ближнего или дальнего красного света — на них падает солнечный свет с широким спектром. В этих условиях примерно половина фитохрома представлена формой $\Phi_{дк}$. Так как $\Phi_к$ и $\Phi_{дк}$ имеют широкие и перекрывающиеся спектры поглощения (рис. 11.9), они постоянно трансформируются в обоих направлениях, так что одни и те же молекулы при длительном облучении не остаются в форме $\Phi_{дк}$. Вероятно, любая отдельная молекула непрерывно переходит из одной формы в другую — феномен, известный под названием «кругообращения» (cycling) пигмента. Скорость кругообращения возрастает с увеличением интенсивности света и при ярком солнечном освещении очень велика.

При кругообращении между $\Phi_к$ и $\Phi_{дк}$ фитохром не превращается непосредственно из одной формы в другую, а проходит через ряд промежуточных форм (рис. 11.10). Например, когда $\Phi_к$ поглощает фотон, он быстро превращается в форму с максимумом поглощения при 692 нм. Эта форма существует очень недолго. Спустя менее 1 мс она спонтанно переходит в другую промежуточную форму с максимумом поглощения при несколько большей длине волны. Три или четыре такие промежуточные формы быстро появляются и затем исчезают, прежде чем образуется относительно стабильная форма $\Phi_{дк}$. Промежуточные формы возникают и при превращении $\Phi_{дк}$ в $\Phi_к$. Так как все они имеют очень короткий период полужизни по сравнению с $\Phi_к$ и $\Phi_{дк}$, при кратковремеином воздействии света они играют незначительную роль. Однако при длительном облучении светом высокой интенсивности молекулы пигмента быстро проходят циклы $\Phi_к \rightleftarrows \Phi_{дк}$, непрерывно образуются промежуточные формы и появляется тенденция к накоплению форм с наибольшим периодом полужизни. При ярком солнечном свете около 20% фи-

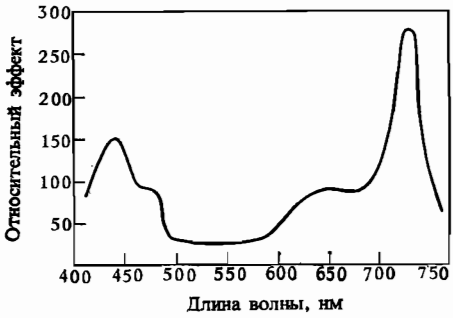


Рис. 11.13. Спектр действия для высокоэнергетической реакции (реакции на сильное освещение) в проростках горчицы. (Mohr. 1962. Ann. Rev. Plant Physiol., 13, 465—488.)

тохрома может находиться в промежуточных состояниях. Очевидно, что при анализе действия фитохрома в природных условиях нужно учитывать и промежуточные формы.

Промежуточные формы между $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ могли бы также играть роль в ряде *реакций на высокую облученность*. Сюда относятся такие морфогенетические явления, как вытягивание гипокотиля, образование антоцианинов в проростках и цветение некоторых растений длинного дня. Этим процессам способствует продолжительное облучение красным, дальним красным и синим светом высокой интенсивности, а не воздействие более слабого света, влияющего на трансформацию фитохрома. Спектры действия для этих реакций имеют пики в области 420—480 нм и 710—720 нм (рис. 11.13). Некоторые из этих морфогенетических изменений можно вызвать кратким облучением при 660 нм и предотвратить последующим столь же кратким облучением при 730 нм, но длительное облучение всегда более эффективно. Видимо, эти реакции скорее требуют низкого уровня $Ф_{дк}$ в течение длительного времени, чем высокого уровня в течение короткого периода; к такому результату может приводить воздействие синего света или же красного света с длиной волны 710—720 нм. Однако причины потребности в интенсивном облучении не ясны. Важную роль могли бы играть кругообращение пигмента и образование его промежуточных форм, так как эти процессы зависят от интенсивности света. Однако были предложены и другие объяснения, и потребуется еще много работы, чтобы понять реакции на высокую облученность. Не известно, например, обусловлено ли влияние синего света поглощением его фитохромами $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ или в этом участвует пигмент вроде тех, которые регулируют фототропизм.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ФИТОХРОМА

Фитохром или сходный с ним пигмент имеется у зеленых водорослей, мхов, печеночников, папоротников, голосеменных и покрытосеменных, но, вероятно, отсутствует у грибов. Различные функции, которые он выполняет у этих разнородных организмов, свидетельствуют о его значительной адаптивной способности. Рассмотрим несколько примеров.

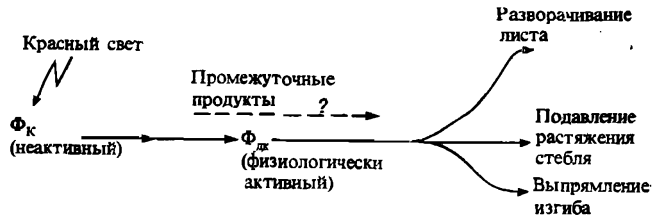
Прорастание семян в почве

Многим семенам из-за потребности в $Ф_{дк}$ для прорастания необходим свет: под слоем почвы они остаются в покое, но хорошо прорастают на ее поверхности. Таковы, например, семена обычного сорняка *Verbascum brattaria*. В 1973 г., через 90 лет после пробного закапывания, 20% семян этого растения все еще были жизнеспособны и проростки по своему росту не отличались от контрольных, полученных из свежих семян. Хотя в течение долгого периода покоя такие семена продолжают дышать, что уменьшает резерв питательных веществ, расход последних может быть очень незначительным, если фитохром представлен формой $Ф_к$.

Свежим семенам многих сорняков для прорастания свет не нужен, но потребность в свете возникает при помещении их в почву, особенно в переувлажненную. По-видимому, эти семена первоначально содержат много $Ф_{дк}$, который в темноте превращается снова в $Ф_к$. Этой реверсии не происходит, если семена хранятся в сухом воздухе, так как фитохром семян в этих условиях дегидратируется, а сухие $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ не способны к взаимопревращению. Но если почва настолько влажная, что фитохром семян частично гидратируется, то происходит реверсия, которая у хранящихся семян, видимо, служит эффективным механизмом выживания.

Деэтиоляция

Некоторые виды семян прорастают глубоко в почве, куда свет не может проникать. Поскольку фитохром синтезируется в форме $Ф_к$, проростки на ранних этапах роста, когда они живут за счет запасных веществ эндосперма, содержат $Ф_к$, а не $Ф_{дк}$. У этиолированных проростков бывают тонкие, быстро вытягивающиеся побеги с искривленным подсемядольным коленом и маленькие листья. Такой тип роста имеет значение для выживания, так как он позволяет проросткам быстро и экономно дотянуться до света. Нежная верхушечная точка роста защищена изгибом, и энергия не растрачивается на рост листьев, поскольку они не могут функционировать до тех пор, пока растение не окажется на свету. Когда проросток выбьется через поверхность почвы на свет, некоторая часть фитохрома $Ф_к$ превращается в $Ф_{дк}$. Изгиб затем выпрямляется, стебель становится толще, скорость его удлинения уменьшается, листья увеличивают свою поверхность и зеленеют, повышая фотосинтетическую активность. Таким образом, многие особенности проростка, существенные для выживания, регулируются превращением $Ф_к$ в $Ф_{дк}$.



Рост под пологом листвы

Свет, проходя через зеленый лист, в результате избирательного поглощения волн определенной длины хлорофиллом относительно обогащается лучами дальней красной области по сравнению с красной (рис. 11.14). Это препятствует прорастанию семян, чувствительных к свету, после развития листового полога. Поскольку прорастание в такой среде с недостатком света приводило бы к плохому росту, подавление прорастания, обусловленное отсутствием $\Phi_{дк}$, имеет значение для выживания. Следующей весной перед развитием листового полога семена смогут прорасти и проростки будут хорошо развиваться.

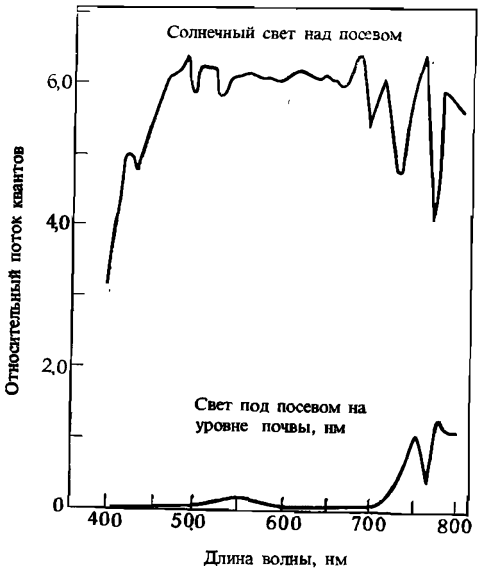


Рис. 11.14. Спектральный состав солнечного света над посевом пшеницы и под ним, на уровне почвы. Обратите внимание, что большая часть энергии в областях 400—500 и 600—690 им поглощается вегетирующим посевом. (По Holmes, Smith. 1977. Photochem. Photobiol., 25, 539—545.)

Затенение зелеными листьями влияет и на рост проростков. Поскольку фитохром в проростках нижнего яруса находится главным образом в форме $\Phi_к$, рост затененных листовым пологом растений в некоторой мере сходен с ростом этиолированных проростков под землей: листья у них маленькие и тонкие, стебли необычно вытянуты. Поскольку они тратят значительную часть своих энергетических ресурсов на процессы, ведущие к удлинению стебля, растения нижнего яруса повышают свою способность достичь листового полога и проникнуть сквозь него; это известное преимущество в конкуренции, так как при затенении они получают

очень мало лучистой энергии для фотосинтеза. По-видимому, не случайно пики поглощения $\Phi_к$ и хлорофилла *а* совпадают, в то время как пик поглощения $\Phi_{дк}$ попадает в «окно» между короткими волнами, которые поглощаются фотосинтетическими пигментами, и длинными волнами, поглощаемыми водой, содержащейся в растительных тканях. Природа использовала эту ситуацию многочисленными сложными способами!

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФИТОХРОМА В РАСТЕНИИ

Знание того, где находится фитохром в растении, конечно, помогло бы нам понять механизм его действия, и для получения этой информации было использовано несколько методов. Самые подробные данные о распределении фитохрома на уровне световой микроскопии получены нами с помощью метода *иммуноцитохимии* — с использованием антител, синтезируемых в организме животного после введения ему в кровь чужеродного белка. Кролики, которым вводят выделенный из растительной ткани фитохром, синтезируют антифитохромный иммуноглобулин. Это вещество после очистки специфически связывается с фитохромом в срезах растительной ткани. Присутствие здесь иммуноглобулина можно выявить благодаря связыванию другого его конца с ферментом пероксидазой, при действии которого на субстрат образуется нерастворимый окрашенный продукт. Распределение фитохрома в молодых побегах ячменя, выясненное этим методом, показано на рис. 11.15.

Позже иммунохимические методы были использованы для определения субклеточной локализации фитохрома в побегах овса и риса, выращенных в темноте. До облучения красным светом фитохром обычно распределен во всей цитоплазме и ее мембранах, а после короткого облучения выявляется лишь в определенных участках клетки. Видимо, эти участки — не ядра, не пластиды и не митохондрии, а, возможно, эндоплазматический ретикулум, разбросанный по всей цитоплазме. Длительное воздействие света приводит к появлению фитохрома также и в ядрах. В пользу таких выводов говорят и эксперименты с изолированными субклеточными фракциями, однако не все исследователи согласны с интерпретацией полученных результатов. Данные физиологических экспериментов позволяют предполагать, что фитохром может находиться в клетке во многих местах в соответствии с его многочисленными функциями. По-видимому, он локализован внутри этиопластов и митохондрий или в их наружных мембранах, так как изолированные органеллы реагируют на воздействие красным и дальним красным светом, произведенное после их выделения.

Наиболее подробные данные были получены в серии простых, но изящных опытов с нитевидной водорослью *Mougeotia*. Каж-

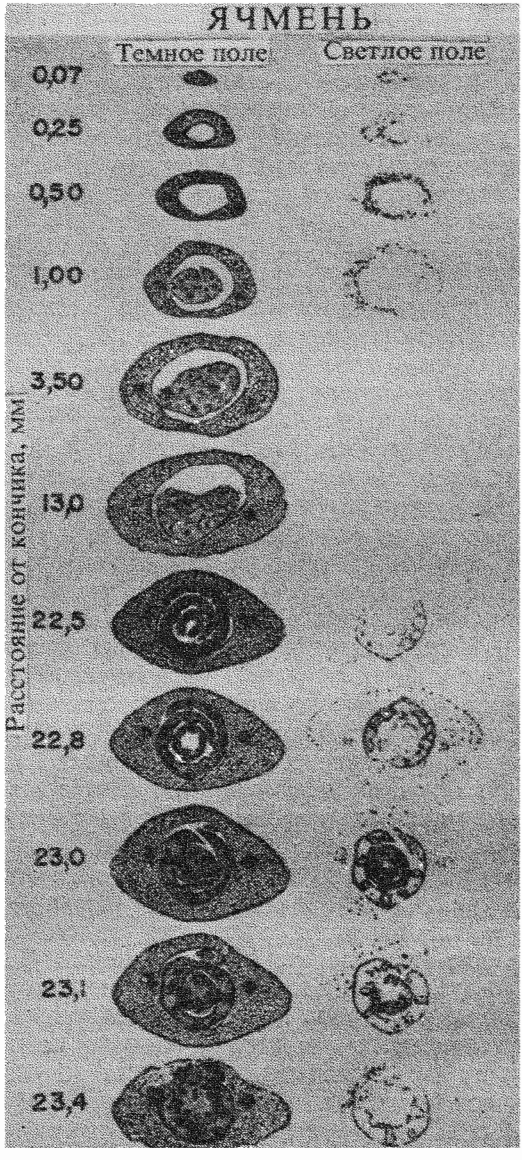


Рис. 11.15. Распределение фитохрома в 3-дневном побеге ячменя (иммунохимические данные). Поперечные срезы были сфотографированы как в темном поле (*слева*), так и в светлом (*справа*). На микрофотографиях слева (в темном поле) видны структурные детали, а справа — распределение фитохрома. Цифры — расстояние от кончика колеоптиля в миллиметрах; ×24. (Pratt, Coleman. 1974. Amer. J. Bot., **61**, 195—202.)

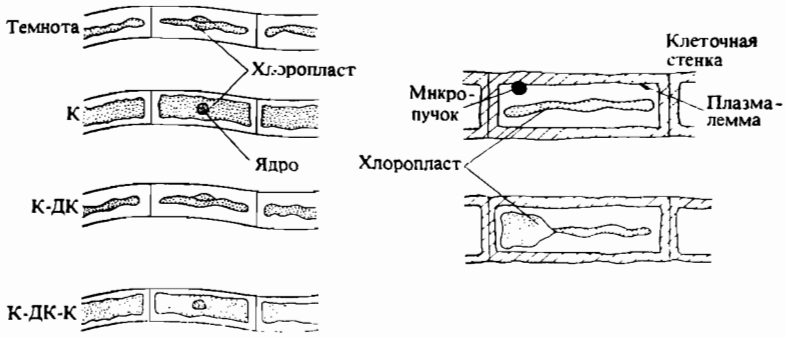


Рис. 11.16. Влияние кратковременного воздействия красного и дальнего красного света на ориентацию гигантского хлоропласта у *Mougeotia. Слева*: красный свет вызывает поворот хлоропласта широкой стороной к свету. Дальний красный свет снимает эффект красного. *Справа*: эффективность облучения микропучком диаметром 3 мкм (облученный участок отмечен черным кружочком) показывает, что фоторецептор (фитохром) находится не в хлоропласте. Одна из вероятных областей его локализации — плазмалемма. (Bock, Haupt. 1961. Planta, 57, 518—530.)

дая клетка этой водоросли содержит только один крупный хлоропласт, который поворачивается так, что его широкая сторона устанавливается параллельно верхней поверхности клетки при облучении водоросли красным светом и перпендикулярно ей — при последующем облучении дальним красным светом (рис. 11.16). Чтобы получить такой эффект, нет необходимости облучать сам хлоропласт: уже при облучении микропучком какого-то участка клетки движется только примыкающая часть хлоропласта. При использовании микропучка плоскополяризованного света плоскость поляризации оказывает заметное влияние на его эффективность. Это означает, что фитохром ориентирован в клетке не беспорядочным образом; зондирование микропучками показывает, что хромофору фитохрома свойственна определенная ориентация в плазмалемме. Кроме того, поскольку облучение поляризованным красным светом наиболее эффективно, когда плоскость поляризации параллельна клеточной стенке, а последующее воздействие дальним красным светом — когда эта плоскость перпендикулярна стенке, фитохром, по-видимому, изменяет свою ориентацию в мембране на 90° при фототрансформации.

КАК ДЕЙСТВУЕТ ФИТОХРОМ?

Поскольку фитохрома в растительных клетках очень немного и малые количества энергии, поглощенные этим пигментом, могут вызывать большие физиологические сдвиги, очевидно, что первичное поглощение фотонов должно быть связано с клеточ-

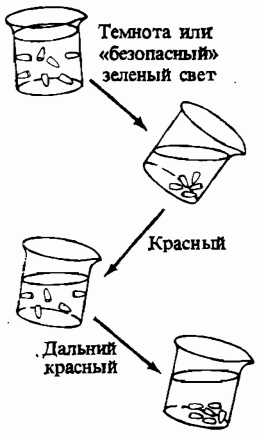


Рис. 11.17. Отрезанные кончики корней ячменя, выращенного в темноте, погружают в специальный раствор в стеклянном стакане, внутренняя поверхность которого обработана так, что она несет отрицательный заряд. Когда стакан вращают, а затем наклоняют, кончики корней при воздействии только «безопасным» зеленым светом опускаются на дно, а при воздействии красным светом прилипают к боковой поверхности. Дальний красный свет изменяет эффект красного света на противоположный. (По данным Tanada. 1968. Proc. Natl. Acad. Sci., 59, 376—380.)

ной реакцией каким-то механизмом усиления. Такой механизм мог бы включать управление функцией генов, активностью ферментов, свойствами мембран или содержанием таких веществ, как гормоны, которые сами эффективны в ничтожных количествах. Все эти процессы, видимо, имеют место в определенных ситуациях, но, судя по новейшим данным, «основным» процессом, который может приводить ко всем остальным, возможно, является регуляция функций мембран.

Онтогенетические реакции, такие как инициация цветения, прорастание семян и деэтиоляция, несомненно, связаны с радикальными сдвигами в химизме, структуре и функции растительных клеток. Эти сдвиги в свою очередь зависят от изменения активности многих ферментов, а также от синтеза новых ферментов. Так как ферменты представляют собой белки и их синтез определяется процессами трансляции и транскрипции, состояние фитохрома должно влиять или на какой-то один из этих процессов, или на оба. Мы не знаем, как фитохром осуществляет это влияние. Он мог бы связываться с ядерным хроматином, оказывая таким образом прямое воздействие на синтез РНК и белка; его влияние могло бы быть и более тонким, возможно, связанным с изменениями в компартментации ионов внутри клетки и как следствие — в синтезе белка. Однако контроль белкового синтеза — не единственный способ действия фитохрома, так как многие регулируемые фитохромом процессы не зависят от синтеза белка и осуществляются слишком быстро.

Как известно, растительные гормоны быстро перемещаются по растению и эффективны в очень малых количествах. Последствия превращений фитохрома можно было бы связать с синтезом или разрушением гормонов или же с их высвобождением или связыванием. По-видимому, любой из этих процессов мог бы происходить достаточно быстро, чтобы это позволило объяснить даже почти мгновенное действие фитохрома. Синтез или

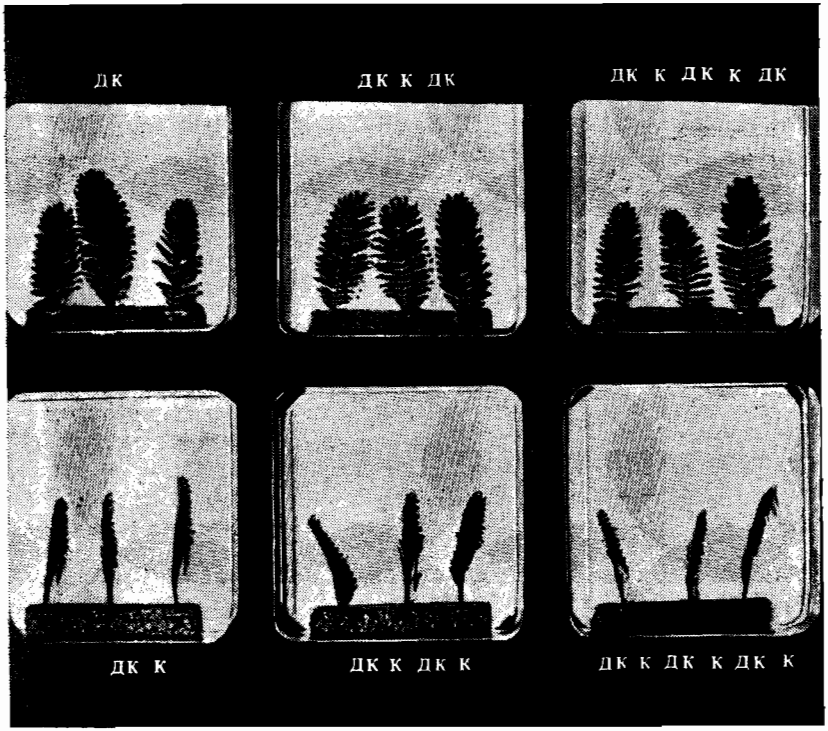


Рис. 11.18. Листья *Mimosa pudica* через 30 мин после перенесения в темноту вслед за обработкой белым светом высокой интенсивности с последующим 2-минутным воздействием красного и дальнего красного света. Листья остаются раскрытыми, если последним было облучение дальним красным светом (*вверху*), и складываются, если последним был красный свет (*внизу*). (Fondéville et al. 1966. Planta, **69**, 357—364.)

расщепление гормона могли бы быть результатом прямого ферментативного действия $Ф_{дк}$ или влияния $Ф_{дк}$ на активность синтетических или гидролитических ферментов, существующих до облучения в виде «проферментов». Связывание или высвобождение гормонов в местах их функционирования или хранения могло бы происходить в результате модификации таких мест фитохромом $Ф_{дк}$.

Содержание четырех различных гормонов (гиббереллинов, цитокининов, этилена и ауксина) в тканях растений, выращенных в темноте, быстро изменяется после короткого облучения красным светом, тогда как уровень пятого (абсцизовой кислоты) изменяется при длительном влиянии красного света. Поскольку влияние красного света на гиббереллины, цитокинины и этилен можно снять дальним красным светом, фоторецептором

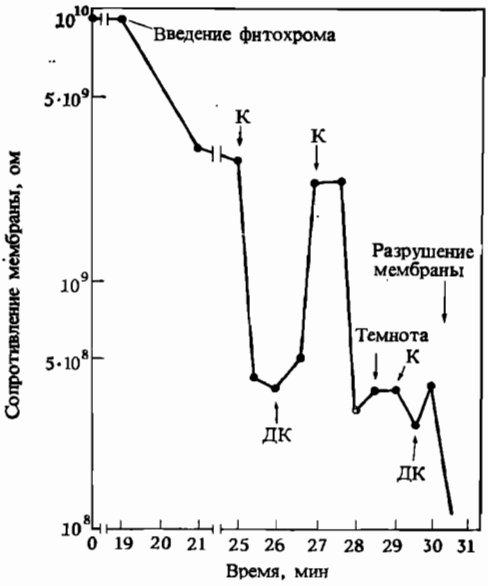


Рис. 11.19. Изменения в электрическом сопротивлении искусственной мембраны из окисленного холестерола при добавлении 6 мкг фитохрома в омывающий раствор и освещении красным и дальним красным светом. Обратите внимание, что красный свет снижает сопротивление, а дальний красный — повышает. (Roux, Yguerabide, 1973. Proc. Natl. Acad. Sci. 70, 762—764.)

для этих эффектов, несомненно, служит фитохром. $Ф_{дк}$ повышает уровень гиббереллинов и цитокининов и снижает содержание ауксина и этилена. Изменения в содержании гиббереллинов наиболее детально изучены на этиопластах (пластиды из тканей, выращенных в темноте), выделенных из листьев ячменя. Краткое воздействие красным светом после выделения вызывает быстрый выход гиббереллина из пластиды и более медленное повышение уровня гормона, связанное, видимо, с его синтезом. Быстрые эффекты, вероятно, обусловлены изменением проницаемости мембраны этиопласта. У ячменя красный свет или гиббереллин вызывает раскручивание листьев.

Многочисленные другие быстрые эффекты превращения фитохрома тоже скорее всего связаны с изменениями в структуре и функции мембран. К этим эффектам относятся изменения в «притяжении» кончиков корней ячменя или маша к отрицательно заряженной поверхности (рис. 11.17), изменения в трансмембранном электрическом потенциале клеток и в «сонных движениях» листьев некоторых растений (рис. 11.18), которые в свою очередь зависят от изменений в передвижении ионов. Так как все эти процессы быстро реагируют на короткое облучение красным и дальним красным светом, они, несомненно, могут быть результатом изменений свойств мембран.

Гипотеза о том, что фитохром действует на уровне мембран, подкрепляется также прямой демонстрацией включения фитохрома и его функционирования в искусственных липидных мембранах (см. гл. 2). Облучение таких мембран красным и дальним красным светом вызывает большие изменения в их электрическом сопротивлении (рис 11.19). Это говорит в пользу того,

что конформационные изменения хромофора фитохрома могут одновременно изменять и структуру мембраны. Другие, более медленные и отдаленные эффекты фитохрома, такие как активация генов и онтогенетические изменения, вероятно, могут быть следствием этого инициирующего события; но возможно, что фитохром сразу действует не в одном направлении. Как мы увидим в следующей главе, не все контролируемые фитохромом реакции локализованы в пределах одной клетки; в некоторых случаях облучение одной части растения влияет на развитие органов, находящихся на некотором расстоянии. Определенные реакции такого типа, контролируемые фитохромом, происходят в этиолированных тканях, но самые яркие примеры касаются фотопериодической индукции цветения, клубнеобразования и покоя (см. гл. 12). Любая гипотеза о механизме действия фитохрома должна объяснять не только локальные, но и пространственно отдаленные реакции.

ЭФФЕКТЫ СИНЕГО СВЕТА

Как уже говорилось в гл. 9, синий свет, поглощаемый, по-видимому, флавопротеидом, может вызывать фототропический изгиб цилиндрических органов растения путем индукции латерального переноса ауксина, который приводит к неравномерному росту органа с двух сторон. Синий свет влияет также на множество других процессов и параметров, таких как открывание устьиц и сложенных листьев, движение цитоплазмы в клетках колеоптиля овса, вязкость цитоплазмы в клетках листьев водяного растения *Elodea*, движение хлоропластов у ряски (*Lemna*) и плоскость деления клеток в молодых спорофитах папоротника (рис. 11.20). Во всех этих реакциях соблюдается закон реципрокности, т. е. эффект зависит от общей энергии и произведение интенсивности света на время ($I \cdot t = K$) является величиной постоянной. Таким образом, облучение при относительной интенсивности света 100, 10 и 1 даст одинаковый эффект при длительности соответственно 0,01, 0,1 и 1 с. Так как спектры действия для всех этих процессов удивительно сходны, мы можем заключить, что один и тот же пигмент образует один и тот же фотопродукт, способный регулировать различные физиологические процессы. Природа этого фотопродукта еще не известна, хотя в различных растениях после фотоактивации флавина синим светом было обнаружено химическое восстановление определенного цитохрома. В этом процессе могли бы участвовать и промежуточные формы фитохрома.

Таким образом, окончательная форма зеленого растения, обусловленная в целом его генами, определяется при участии света, который действует через различные фоторецепторы. Фитохром может регулировать прорастание семян, деэтиоляцию, цветение, опадение листьев и старение. Протохлорофилл регули-

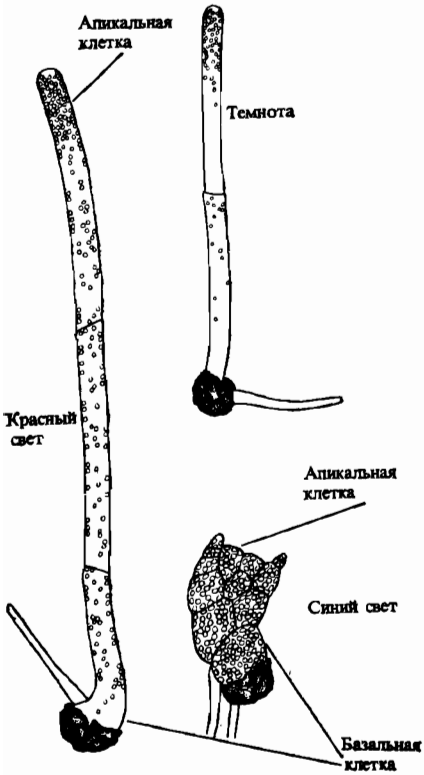


Рис. 11.20. Характерные спорофиты *Dryopteris filix-mas*, выращенные в темноте и при непрерывном красном или синем свете. Спорофиты выращивались в течение 6 дней после прорастания на неорганическом питательном растворе. Спорофиты, выращенные при синем и красном свете, примерно одинаковы по сухой массе. (Mohr, Ohlenroth. 1962. Planta, **27**, 656—664.)

рует процесс позеленения, хлорофилл — общее автотрофное питание, а желтый пигмент (возможно, флавопротеид) — направление роста надземных органов, а также множество тонких внутриклеточных процессов. Зеленое растение—это поистине машина, приводимая в действие светом и живущая в постоянной тесной зависимости от падающих на нее квантов.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Форма и структура растения частично определяются солнечной радиацией, падающей на растение. Фитохром — билипротеиновый пигмент, вероятно локализованный в мембранах растения, — изменяет свою форму и светопоглощающую способность под действием света. Одна форма, $\Phi_к$, поглощает главным образом красный свет с длиной волны около 660 нм и при этом превращается в другую форму, $\Phi_{дк}$, поглощающую преимущественно в дальней красной области (около 730 нм). $\Phi_{дк}$ не стабилен и в темноте медленно превращается снова в $\Phi_к$. Он может также трансформироваться обратно в форму $\Phi_к$ под действием дальнего красного света. $\Phi_{дк}$ — активная форма фитохрома, контролирующая многие реакции и процессы, и система $\Phi_к \rightleftarrows \Phi_{дк}$ образует комплекс реакций, запускаемых переходами от темноты к свету. Фитохром содержится в растительной клетке в ничтожных количествах, и поэтому для запуска контролируемых им *фотоморфогенетических* реакций достаточна очень малая энергия. К таким реакциям относятся: *деэтиоляция* проростков, выращиваемых в темноте, стимуляция *прорастания* некоторых семян, начало *цветения* и переход в состоя-

ние *покоя*. Молекулярная масса фитохрома около 240 000, и этот пигмент, видимо, состоит из нескольких *субъединиц*. Во время фотопревращений $\Phi_к$ в $\Phi_{дк}$ и обратно образуется несколько промежуточных форм.

Некоторые фотоморфогенетические реакции требуют значительно большей световой энергии и вызываются преимущественно синим и дальним красным светом. Эти реакции на высокую облученность (некоторые аспекты деэтиоляции, зацветание, образование антоцианинов) могут регулироваться фитохромом или каким-то еще не идентифицированным пигментом, поглощающим синий свет. В природе фитохром, вероятно, контролирует форму растения и прорастание семян под пологом листвы, так как листья очень сильно поглощают свет в области 660 нм и относительно слабо — при 730 нм. Состояние фитохрома может регулировать образование и количества гормонов четырех типов — этилена, цитокининов, ауксина и гиббереллина — в различных органах растения. Кроме того, длительное облучение иногда контролирует уровень абсцизовой кислоты. В некоторых случаях внесение гормона может снимать эффект трансформации фитохрома (таково, например, действие гиббереллина при деэтиоляции). Синий свет (но не красный или дальний красный) также регулирует определенные фотоморфогенетические реакции. В этих случаях, по-видимому, действует совершенно иной пигмент — возможно, флавопротеид.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Kendrick R. E., Frankland B. 1976. Phytochrome and Plant Growth, New York, St. Martins Press.

Mancinelli A. L., Rabino I. 1978. The high irradiance responses of plant photomorphogenesis, Botan. Review, 44 (2), 129—180.

Mitrakos K., Shropshire W., Jr., eds. 1972. Phytochrome, New York, Academic Press.

Mohr H. 1972. Lectures on Photomorphogenesis, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.

Smith H. 1975. Phytochrome and Photomorphogenesis, New York, McGraw-Hill.

Smith H., ed. 1976. Light and Plant Development, London-Boston, Butterworths.

ВОПРОСЫ

11.1. Какие данные свидетельствуют о том, что фитохром существует в двух взаимопревращающихся формах и что состояние фитохрома после кратковременного облучения служит фактором, регулирующим развитие?

11.2. Каким образом данные о фотообратимости фитохрома помогли при попытках выделить этот пигмент из растительной ткани и очистить его?

11.3. Содержание фитохрома в этиолированной растительной ткани обычно определяют с помощью прибора «Ratiospect»—двухволнового спектрофотометра, но этим способом не удавалось определять фитохром в зеленой ткани. Почему?

11.4. Молекула фитохрома состоит из хромофора, связанного с белком. Что вы думаете о функциях каждого из этих компонентов?

11.5. Перечислите несколько процессов, находящихся под контролем фитохрома. Какие специфические изменения вызывает фитохром в каждом из них?

11.6. Какая существует теория о механизме действия фитохрома? Какие данные подкрепляют эту теорию? Верите ли вы, что одно первоначальное изменение может привести к такому многообразию эффектов? Попробуйте обосновать свой ответ.

11.7. Многие семена не прорастают, если фитохром не находится в форме $Ф_{дк}$. Каково возможное приспособительное значение этой зависимости?

11.8. У $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ широкие, перекрывающиеся спектры поглощения. Каким образом это позволяет фитохрому играть роль рецептора изменений в спектральном составе света? Опишите несколько возможных функций пигментов, способных отзываться на изменения в качестве света.

11.9. Облучение этиолированного растения красным светом переводит около 75% его фитохрома в форму $Ф_{дк}$, но уже через несколько часов количество $Ф_{дк}$ снижается. Какими двумя процессами обусловлено это снижение? Как бы вы определили вклад каждого из них?

11.10. Ранее мы обсуждали «световые» и «темновые» реакции фотосинтеза. Имеются также «световые» и «темновые» реакции в фотоморфогенезе. Опишите их.

11.11. В этиолированных проростках гороха при 25 °С период полужизни $Ф_{дк}$ — активной формы фитохрома — составляет около 2 ч. Между тем у активированного хлорофилла период полужизни измеряется тысячными долями секунды. В связи с этим фитохром и хлорофилл играют совершенно различную роль в регуляции роста растения. Объясните это.

11.12. Солнечный свет—один из самых главных факторов среды для растения. Какие пигменты позволяют растению реагировать на этот свет? Как реагирует или изменяется каждый пигмент при облучении? В чем состоит конечный результат таких изменений? (Сначала составьте список пигментов и укажите их особенности.)

11.13. Как вы помните, и $Ф_к$, и $Ф_{дк}$ поглощают наряду с длинноволновым также и синий свет. Опишите несколько опытов, которые помогли бы установить, является ли фитохром или какой-нибудь другой пигмент фоторецептором для ростовых процессов, на которые влияет синий свет.

11.14. Хлорофилл интенсивно поглощает в красной области спектра и хуже — в дальней красной. Каково значение этого факта для контролируемых фитохромом процессов в зеленых растениях?

Глава 12

Роль фотопериода и температуры в регулировании роста

У растений выработались механизмы для восприятия изменений температуры, длины дня и качества света. Они позволяют растению координировать свой жизненный цикл с сезонными изменениями климата. Длина дня оценивается путем сопоставления световых сигналов с показаниями *биологических часов,* работа которых мало чувствительна к температуре; рецепция температуры связана не только с химическими реакциями, скорость которых при повышении температуры возрастает, но также, как это ни парадоксально, с такими процессами, которые протекают лучше после определенного периода низкой температуры. В некоторых случаях низкотемпературные сигналы должны следовать за определенной длиной дня, что позволяет не смешивать весенние и осенние дни одинаковой длины. В этой главе мы рассмотрим взаимодействие света, температуры и биологических часов в процессе регулирования временны́х аспектов роста и развития растений.

ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ

О любых событиях, происходящих с правильной периодичностью во времени или пространстве, говорят, что им свойствен ритм. Когда периодичность сохраняется и в отсутствие внешних воздействий, ритм называют *эндогенным.* Примером могут служить «сонные» движения некоторых растений, особенно из семейства бобовых (*Phaseolus, Mimosa, Albizzia, Samanea* и др.). Листья этих растений обычно днем бывают расположены горизонтально, а ночью — вертикально (никтинастия, рис. 12.1). Такие движения легко наблюдать, соединив лист тонкой ниткой с писчиком кимографа (рис. 12.2). Записи показывают, что листья начинают раскрываться *до* наступления светлого периода, а складываться — *до* наступления темноты. Таким образом, движения листьев, по-видимому, совершаются как бы в предвидении рассвета и сумерек, что указывает на действие каких-то других факторов помимо света и темноты.

Данные о существовании «внутренних часов» были получены в опытах, в которых лист несколько дней держали в темноте при постоянной температуре. Оказалось, что при этом ритмические движения продолжаются с периодом около 23 ч.

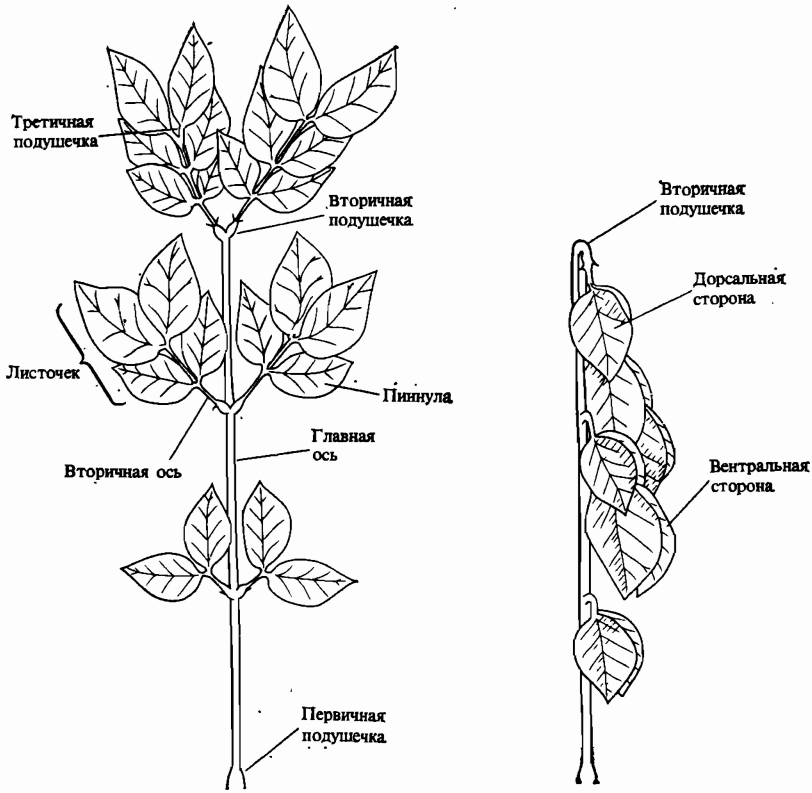


Рис. 12.1. Лист самана, *Samanea saman,* в дневном (*слева*) и ночном (*справа*) положении. Это тропическое бобовое растение имеет дважды перистые листья, состоящие из перистых первичных листочков, разделенных в свою очередь на вторичные листочки. Сонные движения регулируются изменениями тургора в клетках первичных, вторичных и третичных листовых подушечек, расположенных в основании листьев и первичных и вторичных листочков. (Satter et al. 1974. J. Gen. Physiol., 64, 413—430.)

Такие ритмы с периодами 20—30 ч (т. е. около суток) получили название циркадных[1], от латинских слов circa — около и dies — день. Клеточный механизм, генерирующий ритм, обычно называют *биологическими часами*; положение листа в любой момент цикла показывает «циркадное время» (время, контролируемое внутренним осциллятором). Так как движения листьев у такого рода растений служат довольно точными индика-

[1] В этом переводе сохранен привычный термин *циркадные,* хотя начинает уже входить в употребление более правильный вариант — *циркадианные* (который передает латинскую основу dies, в слове «циркадные» фактически пропадающую — от нее остается одна лишь буква «d»). — *Прим. ред.*

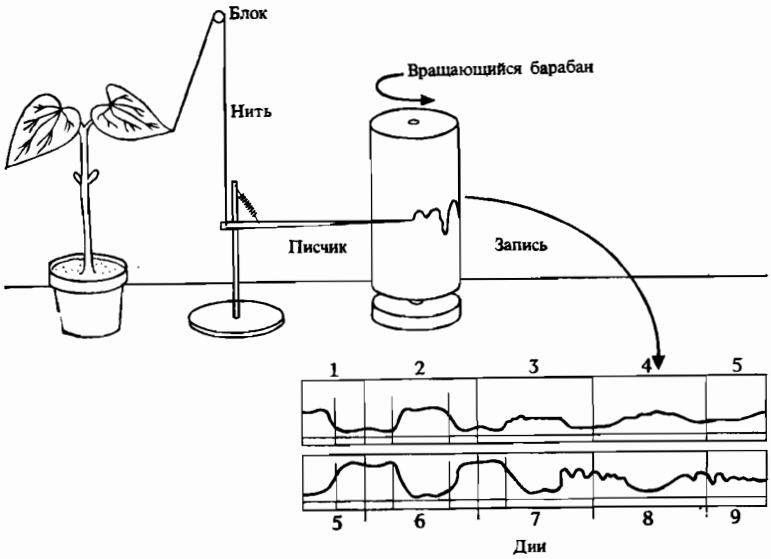


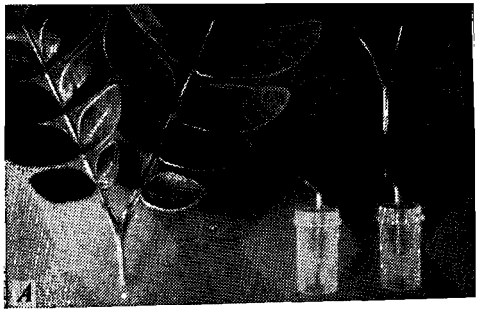
Рис. 12.2. Регистрация движений листа у бобов с помощью кимографа. Запись показывает движения во время циклов с 12 ч света (белые полоски внизу) и с 12 ч темноты (черные полоски) и в последующий период непрерывной темноты. Обратите внимание, что листья продолжают подниматься и опускаться и при постоянной темноте, однако перемена фаз свето-темнового цикла (нижняя запись) сдвигает фазу ритма на 12 ч.

торами циркадного времени, их иногда называют «стрелками биологических часов» (рис. 12.3). Циркадные колебания этого типа встречаются по существу у всех эукариотических организмов, включая микроорганизмы, растения и животные.

Природа осциллятора

Какова физическая основа этих эндогенных циркадных ритмов? Это трудно выяснить, так как каждая клетка гораздо сложнее, чем мы себе представляем, а весь организм — агрегат из многих клеток — еще более сложен. Некоторые аспекты этой сложности можно непосредственно видеть, например, с помощью электронного микроскопа; другие можно выявить физическими и химическими методами, как, скажем, при изучении структуры макромолекул белка и нуклеиновых кислот; о третьих удается заключить лишь косвенным образом, исходя из сложности поведения биологических систем. Именно с этой последней ситуацией мы и сталкиваемся, наблюдая эндогенные ритмы.

Чтобы узнать что-нибудь о природе осциллятора, многие исследователи пытались выяснить, какие условия могут изме-



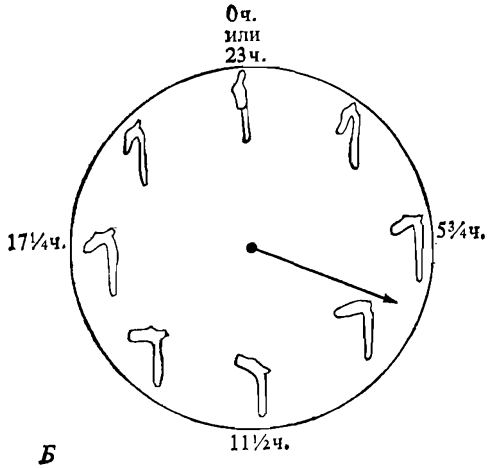


Рис. 12.3. Циркадный ритм движения листочков, регулируемый биологическими часами, у *Samanea*.

А. Вторичная листовая подушечка, вырезанная как показано внизу, при добавлении сахарозы будет осциллировать в темноте несколько дней. Один полный цикл длится в непрерывной темноте 23 ч, а при непрерывном освещении — несколько дольше. *Б.* Угол, образуемый вторичной листовой подушечкой, показывает циркадное время.

нить *период* (время, необходимое для одного полного цикла) или фазу ритма. Предполагается, что любой эффективный фактор нарушает внутреннюю работу часов. Если бы мы воспрепятствовали колебанию листа *Samanea*, неподвижно закрепив его на несколько часов, то после освобождения он быстро принял бы то же угловое положение, что и незакрепленный контрольный лист. Таким образом, механическое препятствие мешает проявлению ритма, но не влияет на отсчет времени часами. Напротив, изменения освещенности и температуры, а также некоторые химические вещества (ионы Li^+, тяжелая вода, этанол) могут изменять фазу ритма. Обо всех эффективных в этом отношении веществах известно, что они влияют на свойства клеточных мембран. Это привело многих исследователей к мысли, что периодические изменения мембран являются составной частью «часового механизма». Мембранные поверхности окружают всю клетку и отдельные компартменты клеточного содержимого. Ритмически регулируя потоки метаболитов в клетку и из клетки, в органеллы и из органелл, биологические часы могли бы создавать ритмические изменения в химизме и физиологии клеток.

Подобного рода изменения в структуре мембраны действительно наблюдали у одноклеточной водоросли *Gonyaulax*. По-видимому, встречаемость в мембране некоторых белковых час-

тиц, наблюдаемых в электронном микроскопе после замораживания и скалывания, изменяется с околосуточной периодичностью. Однако мы не знаем, как генерируются эти ритмические изменения в структуре мембраны. Это ключевой вопрос, на который нужно ответить, если мы хотим понять природу биологических часов.

Измерение времени, независимое от температуры

Одна из интригующих особенностей циркадных ритмов — то, что длина периода в широких пределах практически не зависит от температуры (рис. 12.4). С функциональной точки зрения это неудивительно, так как любые часы были бы плохим измерителем времени, если бы скорость их хода зависела от таких внешних факторов, как колебания температуры! И все же трудно представить себе биологический механизм компенсации тем-

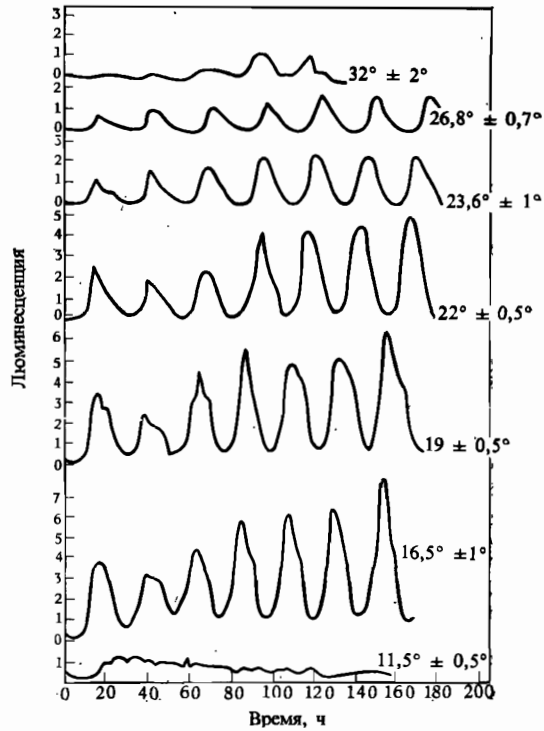


Рис. 12.4. Ритм возбуждения люминесценция у *Gonyaulax polyedra* на непрерывном свету (1000 лк) при разных температурах, указанных около каждой кривой. При повышении температуры с 16,5 до 26,5 °С период изменяется лишь на 12%. Очень низкие и очень высокие температуры подавляют ритм. (Hastings, Sweeney. 1957. Proc. Natl. Acad. Sci., 43, 804—811.)

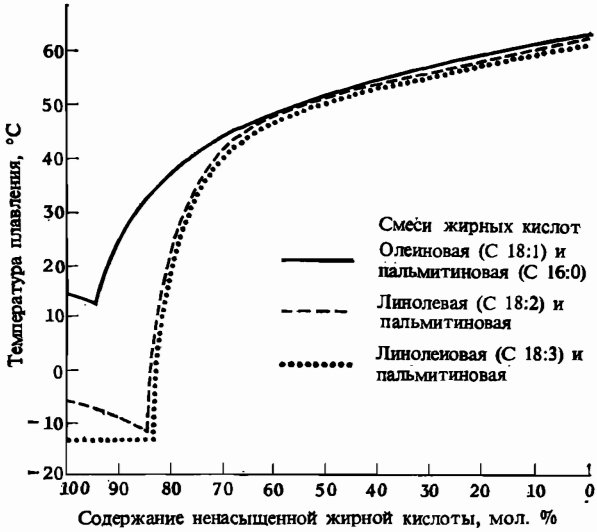


Рис. 12.5. Точка плавления смеси ненасыщеиных и насыщенных жирных кислот (для каждой кислоты цифра слева от двоеточия указывает чнсло углеродных атомов в цепи, а цнфра справа от двоеточия — чнсло двойных связей; структурные формулы см. на рис. 5.12). Обратите внимание на то, что полиненасыщениость снижает температуру плавления смеси. (По Lyons, Amundson. 1965. J. Amer. Oil Chemists Soc., 42, 1056—1058.)

пературы; поэтому число принципиальных схем, которые логически могли бы быть предложены для объяснения ритмов, ограничено. Так как большинство метаболических реакций сильно зависит от температур, в одной из теорий предполагается, что в часах есть два разных процесса, подверженных влиянию температуры, один из которых при ее повышении ускоряется, а другой замедляется. В результате этой внутренней компенсации скорость хода часов может быть независимой от температуры.

Другая теория отводит главную роль липидам в мембране. Если липиды содержат жирные кислоты с длинной цепью, которые различаются по длине, а также по числу и положению двойных связей (см. рис. 5.11), то степень насыщенности и длина цепей жирных кислот могут регулировать текучесть мембраны. Более короткие цепи и ненасыщенность понижают температуру затвердевания жидких жиров (рис. 12.5). Изменения в жирных кислотах мембран происходят in situ в ответ на изменения температуры, способствуя поддержанию относительно постоянной текучести мембран в широком диапазоне температур (табл. 12.1). Некоторые исследователи полагают, что изменения в длине цепей и в степени насыщенности мембранных липидов происходят и на протяжении каждого су-

Таблица 12.1

Зависимость содержания различных жирных кислот от температуры[1])

Температура выращивания, °С	Содержание жирных кислот, % по весу					Отношение C18 : 2/C18 : 3
	C16	C18	C18:1	C18:2	C18:3	
30	32,6	3,7	7,5	36,3	13,6	2,67
25	35,8	2,8	5,7	33,4	22,9	1,46
20	32,9	3,3	5,4	31,7	26,8	1,18
15	31,6	4,8	4,2	31,9	27,5	1,16

[1]) Жирнокислотный состав полярных липидов в кончиках корней проростков хлопчатника зависит от температуры. Обратите внимание на то, что растения, выращиваемые при 20 °С, содержат вдвое больше линоленовой кислоты (C18 : 3) и на 13% меньше линолевой кислоты (C18 : 2) по сравнению с растениями, выращиваемыми при 30 °С. (St. John, Christiansen. 1976. Plant Physiol., 57, 257—259.)

точного цикла и составляют часть механизма «часов». Если это так, то нам будет понятно, каким образом измерение времени могло бы быть относительно независимым от температуры.

Действительно ли ритмы эндогенны?

Некоторые авторы до сих пор полагают, что циркадные ритмы в действительности регулируются не эндогенными, а какими-то еще не выявленными внешними факторами. Против этого представления наиболее убедительно свидетельствуют следующие факты: 1) циркадные ритмы сохраняются и у организмов, быстро обращающихся вокруг Земли в искусственных спутниках; 2) при постоянных внешних условиях продолжительность периода не равна в точности 24 часам. В естественных условиях точная периодичность «навязывается» периодичностью в окружающих условиях. Это означает, что «естественный» период несколько изменяется под действием какого-то внешнего сигнала, «подгоняющего» внутренний ритм к ритму окружающей среды. У большинства организмов ритмы корректируются суточными изменениями освещенности (см. рис. 12.2) и температуры.

Пигменты, служащие фоторецепторами для корректировки ритма, у разных организмов различны. У многих животных и некоторых растений это пигмент, поглощающий синий свет, но у большинства растений такую роль играет фитохром. Ритмы в этих растениях корректируются превращением $Ф_к$ в $Ф_{дк}$. Можно было бы ожидать ежедневных взаимопревращений $Ф_к$ и $Ф_{дк}$ в растительной ткани вскоре после восхода и перед заходом солнца. Как видно из рис. 12.6, отношение энергии красного света к энергии дальнего красного света в солнечных лучах около земной поверхности составляет днем 1,3, но при заходе солнца быстро падает до 0,7. Это ведет к небольшому сниже-

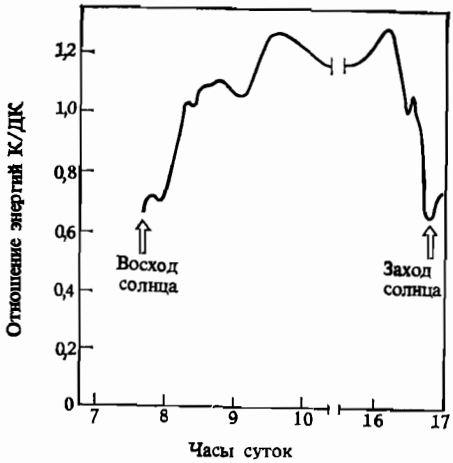


Рис. 12.6. Измененне соотношения энергий красного (660 нм) и дальнего красного (730 нм) света в солнечном спектре от зари до сумерек. Измереиия были сделаны в Саттон-Бонингтоие (Англия), 52°50′ с. ш., 22 января 1974 г. Восход солнца — в 7 час. 53 мин., заход — в 16 час. 32 мин. по Гринвичскому времени. (Holmes, Smith. 1977. Photochem. and Photobiol., 25, 533—538.)

нию содержания $\Phi_{ди}$, которое и дальше продолжает снижаться в течение ночи в результате темнового превращения $\Phi_{дк}$ в $\Phi_к$. Утром, вскоре после восхода солнца, уровень $\Phi_{дк}$ по мере увеличения упомянутого соотношения энергий опять повышается. Из этого понятно, каким образом повышение уровня $\Phi_{дк}$ с восходом солнца могло бы «подстраивать» биологические часы.

Взаимодействие фитохрома с биологическими часами

Значительной частью наших знаний о биологических часах мы обязаны острой проницательности и тщательно выполненным опытам немецкого физиолога Эрвина Бюннинга. Наблюдая над 10 сортами сои, он заметил четкую корреляцию между их фотопериодической реакцией и сонными движениями листьев (рис. 12.7). Поэтому он предположил, что оба процесса регулируются одними и теми же внутренними часами. Из множества изученных им сортов формы с наиболее выраженными листовыми движениями были облигатными короткодневными растениями в отношении цветения, а остальные — большей частью нейтральными. По-видимому, те же определяемые фитохромами ритмические реакции, которые управляют движениями листьев, регулируют и фотопериодические процессы. От последних зависит, какая доля ресурсов растения будет направляться на вегетативный рост, размножение, создание резервов и процессы, ведущие к покою. Так как листовые движения менее сложны, чем фотопериодические явления, именно их изучали, чтобы подойти к анализу взаимодействий фитохрома с часами.

При никтинастии движения листьев обусловлены изменениями в объеме моторных клеток листовой подушечки — органа, находящегося у основания листовой пластинки (рис. 12.8). Когда листья раскрыты, моторные клетки, расположенные на одной стороне листовой подушечки, находятся в набухшем состоянии, а на противоположной стороне — в сжатом. Когда листья сло-

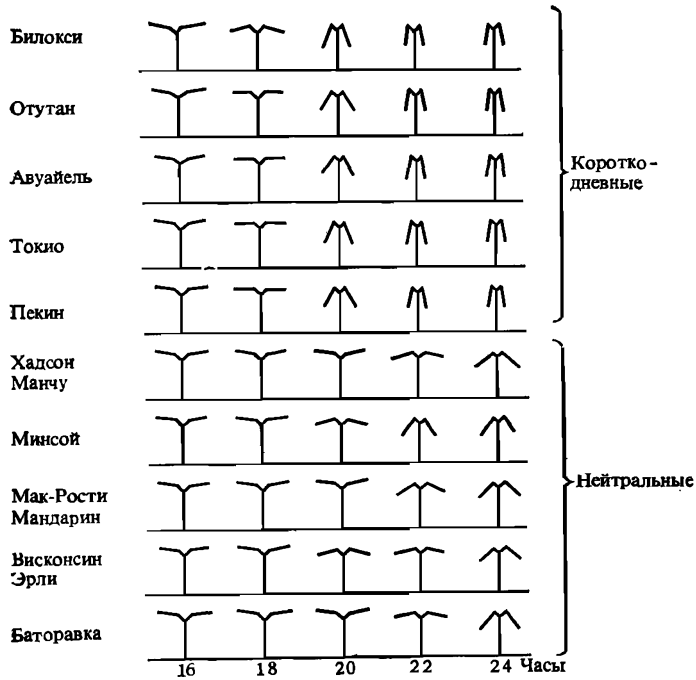


Рис. 12.7. Движения листьев 10 разных сортов сои с 16 до 24 час. Верхние пять сортов короткодиевные, нижние пять — нейтральные. (Bünning. 1948. Z. Naturforsch, Teil B, 3b, 457—464.)

жены, наблюдается обратная картина (рис. 12.9). Изменения в объеме моторных клеток в свою очередь регулируются массовым перемещением ионов K^+ и Cl^- в вакуоли и из вакуолей. Повышение концентрации K^+ и Cl^- снижает водный потенциал клетки, что ведет к усиленному поглощению воды и набуханию, а снижение концентрации этих ионов — к противоположному эффекту. Перераспределение K^+ и Cl^-, по-видимому, регулируется изменениями в мембранах моторных клеток.

У никтинастичного растения *Samanea,* листья которого в период длительной темноты совершают колебания с околосуточной периодичностью, фазу колебания можно изменить путем изменения уровня $Ф_{дк}$. Количество фитохрома в форме $Ф_{дк}$, вначале определяемое спектральным составом света, предшествовавшего темноте, постепенно снижается по мере превращения его в $Ф_к$. Если период темноты прервать кратковременным воздействием красного света, превращающим $Ф_к$ обратно в $Ф_{дк}$, поведение облученных и необлученных (контроль) листьев будет существенно различаться. Например, если листья

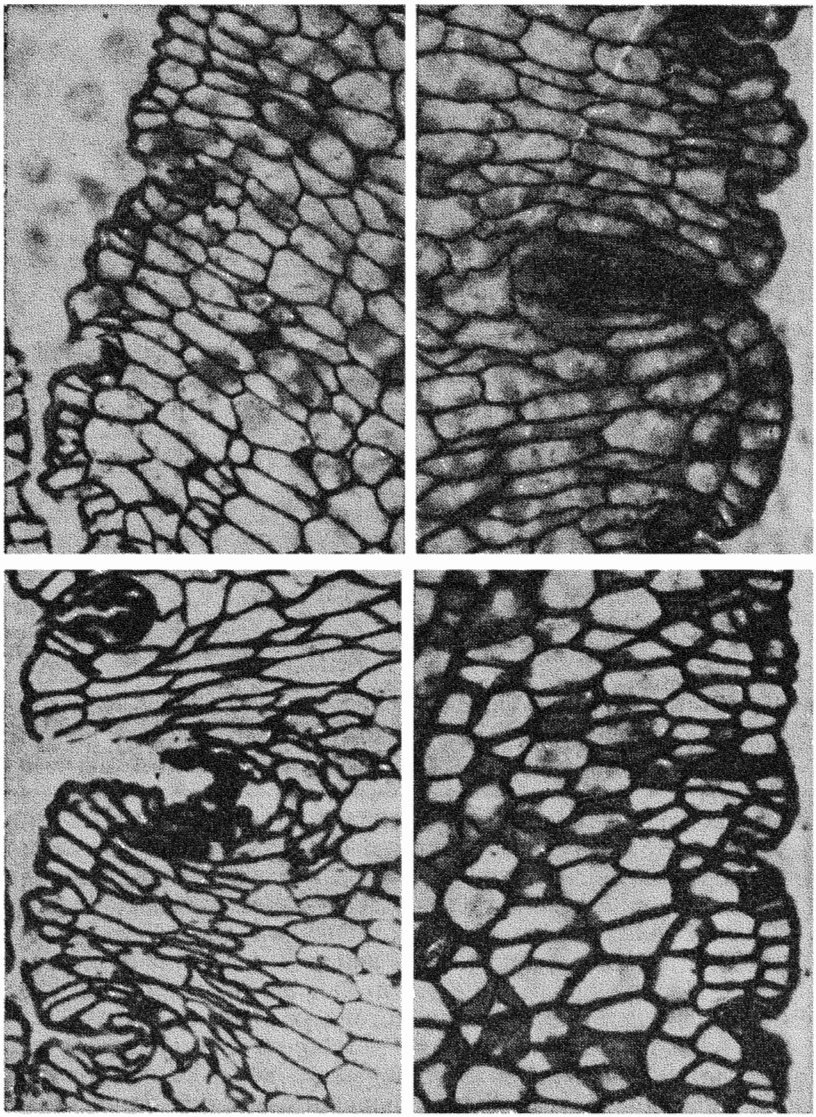


Рис. 12.8. Поперечные срезы третичной листовой подушечки никтинастического растения *Albizzia julibrissin*, сделанные днем (*слева*) и ночью (*справа*). Листочки у *Albizzia* ночью складываются кверху, что обусловлено сжатием вентральных (верхних) и набуханием дорсальных (нижних) клеток. Однако обратите внимание на то, что дорсальные клетки больше изменяют форму, чем размеры. (Satter et al. 1970. Amer. J. Bot., 57, 374—381.)

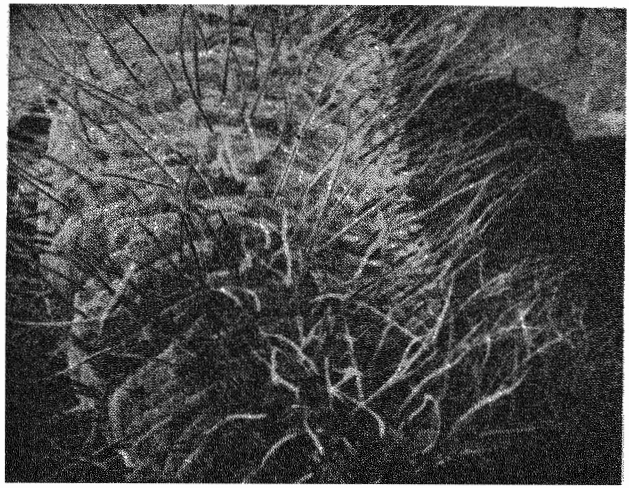


Рис. 12.9. Микрофотография вторичной листовой подушечки *Samanea*, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Обратите внимание на большое число волосков, выходящих из подушкообразных валиков, разделенных бороздками. Глубина бороздок изменяется по мере изменения конфигурации листовой подушечки.

облучить красным светом в тот момент, когда они раскрылись примерно на половину максимального угла, они начнут преждевременно складываться, в то время как контрольные еще продолжают раскрываться. Однако, если воздействие красным светом происходит на 12 ч позже, когда листья складываются, его эффект будет сравнительно небольшим. Таким образом, превращение $\Phi_к$ в $\Phi_{дк}$ в определенные фазы цикла «переводит» часы, тогда как в другое время оно остается безрезультатным.

Эти взаимодействия можно объяснить, предположив, что и фитохром, и часы изменяют свойства одних и тех же мембран. Согласно этой теории, медленные циркадианные изменения в проницаемости и транспортных свойствах клеточных мембран происходят на протяжении каждого суточного цикла и являются частью самих часов, тогда как превращения $\Phi_к \rightleftharpoons \Phi_{дк}$ приводят к более быстрым изменениям в структуре и функции мембран. Таким образом, мы можем видеть, как превращения фитохрома могли бы «переводить» часы, изменяя состояние клеточных мембран. Эта гипотеза объяснила бы также временные отношения, влияющие на способность вспышек красного света изменять ход часов, так как эффект превращения фитохрома зависел бы тогда от состояния мембраны в момент воздействия света. Это объяснение кажется разумным и логичным, но нам нужно знать гораздо больше о фитохроме и о часах, чтобы оценить, насколько оно верно.

ИНДУКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Участие фитохрома и часов

Многие процессы развития, которые должны протекать по точному «сезонному графику», также зависят от взаимодействия между фитохромом и часами. Эти процессы охватывают весь жизненный цикл зеленого растения, включая переход от вегетативного роста к репродуктивному, образование клубней, индукцию покоя и старение (рис. 12.10). Наиболее изученный из этих процессов — индукция цветения.

Давно замечено, что большинство растений на определенной географической широте ежегодно зацветает примерно в одно и то же время — мы привыкли к тому, что фиалки появляются весной, розы — летом, а хризантемы — осенью. Цветение этих и многих других растений контролируется фотопериодом, в измерении которого участвуют как фитохром, так и ритмические процессы. Чтобы выяснить роль каждого из них, чувствительные к фотопериоду растения помещали на необычно долгое время в темноту, прерываемую в определенный момент кратковременным воздействием красного света. У короткодневного растения *Chenopodium rubrum* облучение красным светом в определенные фазы темного периода способствует зацветанию, а в другие фазы — подавляет его (рис. 12.11). Из этого следует, что в зависимости от фазы темного периода $Ф_{дк}$ может либо благоприятствовать зацветанию, либо его ингибировать. Фазы, в которые активирующее действие фитохрома $Ф_{дк}$ максимально, отстоят друг от друга на 24 ч, так же как и фазы наибольшего ингибирующего действия. Это говорит о том, что чувствительность к $Ф_{дк}$ изменяется с околосуточной периодичностью.

Индукция цветения у растений в условиях нормального 24-часового свето-темнового цикла тоже связана с рядом процессов, из которых одни активируются $Ф_{дк}$, а другие подавляются им. Временну́ю последовательность и продолжительность этих процессов регулируют биологические часы. У растений короткого дня, которые зацветают, когда длина темного периода становится больше критической, реакции, требующие высокого уровня $Ф_{дк}$, протекают днем и в начале ночи; реакции, протекающие лучше всего при низких уровнях $Ф_{дк}$, начинаются в более позднее ночное время (рис. 12.12). Раньше многие физиологи думали, что критическая длина темного периода определяется скоростью превращения $Ф_{дк}$ в $Ф_{к}$. Однако сейчас это представление кажется уже неверным. По-видимому, критическая длина темного периода зависит от продолжительности процессов, ингибируемых фитохромом $Ф_{дк}$, которые в свою очередь регулируются часами. Таким образом, мы можем видеть, что фотопериодическое измерение времени у растений коротко-

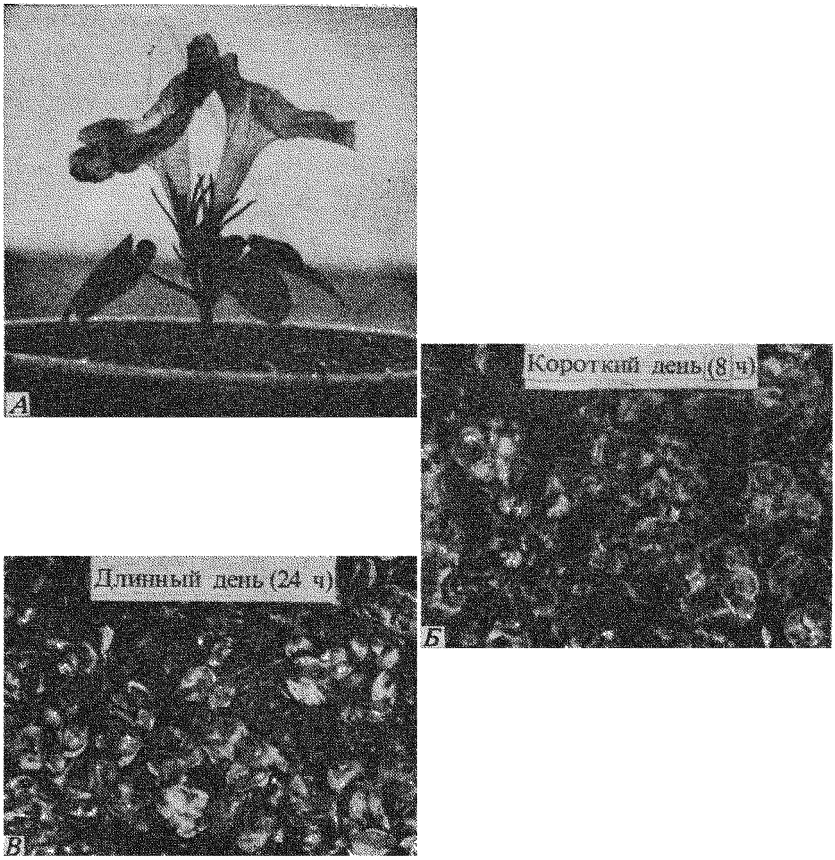


Рис. 12.10. *А.* Растение *Pharbitis nil,* индуцированное к цветению короткими фотопериодами. В природе эти растения перед зацветанием достигают значительно большей высоты, но, так как семядоли у них способны воспринимать длину дня, даже самая первая зрелая почка может быть цветочной. Обычно образуется лишь одна апикальная почка. В данном опыте эта почка была удалена, и это позволило прорасти обычно ингибированным семядольным почкам, каждая из которых дает красивый фиолетовый цветок. (Фото предоставлено S. Imamura, A. Takimoto, Kyoto University.)

Б и *В.* Печеночник *Lunularia,* росший при 8- и 24-часовом дне. Во втором случае можно видеть бледные края на кончиках талломов, где клетки погибли. Эти растения на длинном дне перешли в состоянне покоя. Маленькие черные точки — это в основном частицы почвы, не имеющие никакого значения. Растения, выращенные в условнях короткого дня, образуют почечные корзинки с почкамн. Их образованне происходит при активном росте таллома, не обязательно прн коротком дне. (Фото предоставлены W. W. Schwabe, Wye College, Univ. of London.)

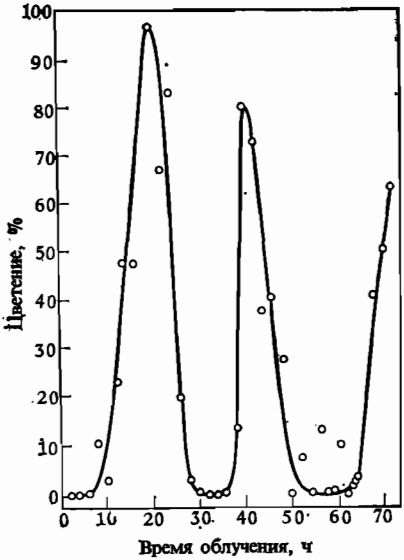


Рис. 12.11. Цветение проростков *Chenopodium rubrum*, подвергнутых 2-минутному воздействию красного света в тот или иной момент на протяжении 72-часового темнового периода. (По Cumming et al. 1965. Can. J. Bot., 43, 825—853.)

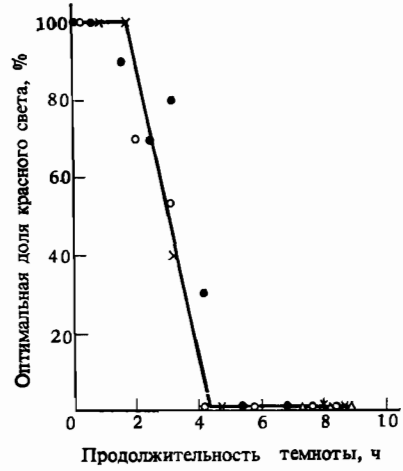


Рис. 12.12. Цветение проростков *Chenopodium rubrum*, облучавшихся 5 мин во время 10-часовой ночи смесью красного и дальнего красного света. Время облучения светом и соотношение энергий красного и дальнего красного света варьировались. График показывает долю красного света, оптимальную для индукции цветения. Обратите внимание, что чистый красный свет, поддерживающий высокий уровень $Ф_{дк}$, оптимален в начале ночи, а чистый дальний красный свет, удаляющий $Ф_{дк}$, — после первых 4 ч темноты. (King, Cumming. 1972. Planta, 108, 39—57.)

го дня связано не с фитохромом или часами в отдельности, а с их взаимодействием.

Роль часов в индукции цветения у растения длинного дня менее ясна. Эти растения, если вы помните, не закладывают цветочных почек до тех пор, пока ночь не будет короче определенной критической длины. Некоторым длиннодневным растениям тоже нужны несколько часов облучения дальним красным светом (710—730 нм) высокой интенсивности в течение каждого 24-часового цикла. Освещение днем широкоспектральным источником света (например, солнцем), который испускает как дальние красные, так и более короткие световые волны, вполне эффективно, так же как и облучение волнами короче 700 нм днем вслед за длинноволновым облучением ночью. Эта потребность в длительном воздействии интенсивного дальнего красного света несколько сходна с реакцией на высокоинтенсивное облучение этиолированных растений (см.

гл. 11); возможно, что в обоих случаях большую роль играет «кругообращение» пигмента (см. гл. 11). Однако при этом существует и важное отличие: облучение этиолированных растений, имевших перед освещением только $Ф_к$, дальним красным светом повышает уровень $Ф_{дк}$, тогда как подобное облучение растений, выращенных на свету, обычно снижает уровень $Ф_{дк}$. Таким образом, потребность растений длинного дня в сильном освещении может быть связана частично с потребностью в $Ф_к$ (или в низком уровне $Ф_{дк}$) на протяжении некоторой части суточного цикла.

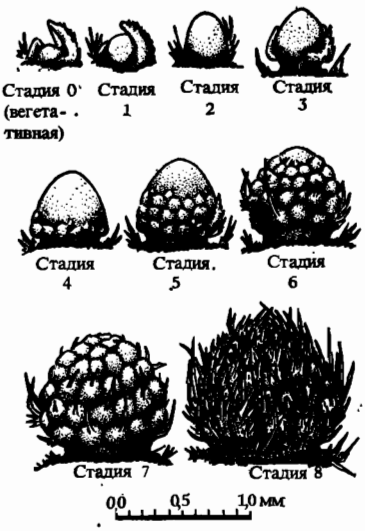


Рис. 12.13. Стадии развития верхушки стебля у *Xanthium*, начиная с вегетативного роста и кончая полным образованием зачатка соцветия. (Salisbury. 1955. Plant. Physiol., **30**, 327—334.)

Морфологические изменения при цветении

Первым признаком перехода от вегетативного роста к репродуктивному в период индукции цветения служит повышение синтеза ДНК и митотической активности в апикальной меристеме. Меристема соответственно расширяется и растягивается, развиваются цветочные бугорки. На рис. 12.13 изображены различные морфологические этапы перехода от вегетативного роста к полному цветению у дурнишника (*Xanthium*).

У нейтральных растений, таких как томаты, длина дня относительно мало влияет на цветение. Это не значит, что растение нечувствительно к изменениям фитохрома, так как легко можно продемонстрировать регуляцию некоторых сторон морфогенеза обратимыми эффектами красного и дальнего красного света. Аналогично этому многие сорта картофеля могут цвести и при длинном, и при коротком дне, но образуют клубни только в последнем случае. По-видимому, превращение фитохрома не всегда связано с системой, контролирующей размножение.

Готовность к цветению

Некоторые растения, чувствительные к фотопериоду, не реагируют на него в определенные фазы своего жизненного цикла. Иногда, например, для того, чтобы фотопериод был эффективным, растение должно перейти из ювенильной стадии в стадию,

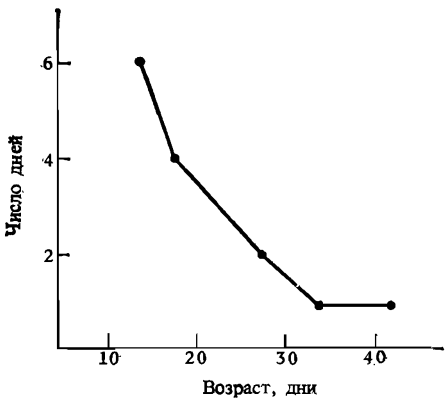


Рис. 12.14. У *Lolium temulentum* потребность в длинных днях для индукции цветения с возрастом снижается. По оси ординат — число длинных дней, необходимое для 100%-ного зацветания. (По данным Evans. 1960. Aust. J. Biol. Sci., 13, 123—131.)

называемую «фазой готовности к цветению». У многих таких растений развернувшиеся зеленые семядоли или даже первые листья нечувствительны к фотопериоду, тогда как последующие листья уже чувствительны. У древесных растений ювенильная фаза может длиться годами (см. гл. 14 и 16). Отсутствие реакции здесь опять-таки обусловлено не отсутствием фитохрома, так как проростки обнаруживают обычные морфогенетические реакции на красный свет; видимо, не развиты другие компоненты реагирующего аппарата. На это указывает и тот факт, что фотопериодические требования для зацветания могут становиться менее строгими по мере того, как растение стареет (рис. 12.14).

Количественные различия в цветении

У некоторых растений, чувствительных к фотопериоду, реакция на длину не прерываемой светом ночи представляет собой феномен типа «всё или ничего». Без надлежащих индуцирующих темновых периодов такие растения остаются в вегетативном состоянии неопределенно долго. У короткодневного растения дурнишника для индукции некоторой репродуктивной активности достаточно одного длительного периода темноты, хотя большее число фотоиндуктивных циклов может давать более энергичную реакцию цветения (рис. 12.15). Другие растения короткого дня, такие как соя, нуждаются для инициации цветения примерно в четырех последовательных фотоиндуктивных циклах, а некоторые виды — даже в большем их числе.

У других растений реакция на фотопериод может быть количественной, а не качественной. Такие растения могут зацветать и при длинном, и при коротком дне, но при определенных фотопериодах образуют лучше развитые цветки или большее число цветков. При другом варианте количественной реакции — у рождественского кактуса и ряда других короткодневных растений — зацветание ускоряют низкие температуры (в соче-

тании с длинной ночью или в качестве ее замены). Некоторым растениям нужна определенная последовательность фотопериодов — наступление длинных дней после коротких (клевер) или наоборот (многие виды *Bryophyllum*). Такого рода механизм позволяет растению воспринимать различия между удлинением дня весной и его укорочением осенью. Очевидно, выработались различные реакции на комплексные фотопериодические и температурные режимы, дающие растениям возможность адаптироваться к особым экологическим нишам.

Рис. 12.15. Если о влиянии световых воздействий на цветение *Xanthium* судить по стадиям развития цветков, оказывается, что непрерывные короткие дни более эффективны, чем воздействие лишь двух коротких дней. (Salisbury. 1955. Plant Physiol., 30, 327—334.)

Распространение и сохранение фактора, вызывающего цветение

Органы, воспринимающие фотопериод, и органы, реагирующие на него, у растений часто обособлены друг от друга. Примером может служить короткодневное растение дурнишник, которое зацветает, если непрерывный темновой период длится более 9 ч. Предположим, что мы создаем для какой-то части растения условия короткого дня, помещая ее в светонепроницаемый контейнер, в то время как остальное растение находится в условиях длинного дня. Если бы не было эффекта передачи, можно было бы ожидать, что цвести будет участок, существовавший при коротком дне. Однако на самом деле цветки образуются из всех почек, даже тех, которые находились в условиях длинного дня. Очевидно, что какой-то сигнал передается из одной части растения в другую.

Этот опыт можно сделать еще более демонстративным, помещая в темный контейнер только один-единственный лист, так что все остальное растение будет находиться в условиях длинного дня; цветки и в этом случае образуются на всем растении (рис. 12.16). Это говорит о том, что лист служит органом фотопериодической рецепции и может влиять на почки, удаленные на некоторое расстояние. Такое влияние почти наверняка обусловлено передачей какого-то вещества, образующегося в небольших количествах в фотоиндуцированном листе. Это вещество — гипотетический гормон цветения растений — было

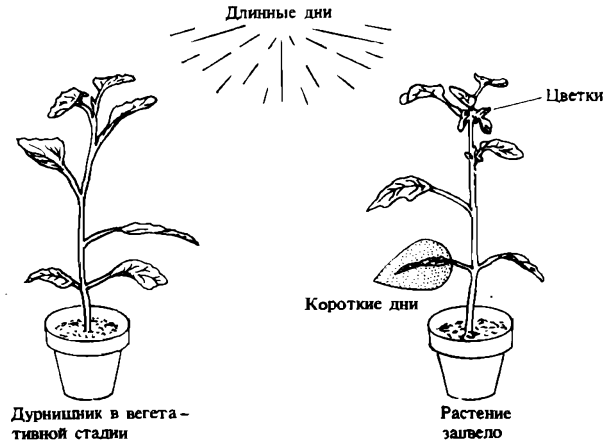
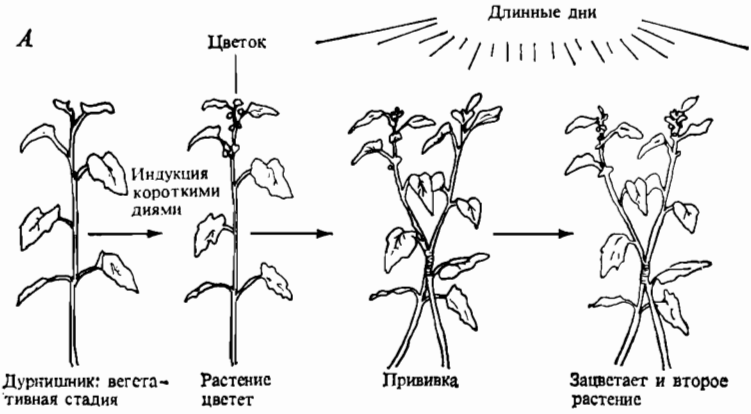


Рис. 12.16. У многих видов, например у дурнишника, воздействие короткого дня на отдельный лист приводит к зацветанию всего растения. (По Hammer, Bonner. 1938. Bot. Gaz., 100, 388—431.)

названо *флоригеном*[1]. Флориген еще не удалось выделить и химически идентифицировать, но на его существование указывают разнообразные эксперименты. Если растение А индуцировано к цветению, а Б — нет, то цветение Б можно вызвать путем прививки его на А (рис. 12.17). Такое действие может оказать даже один привитый лист. Подобный опыт удается даже в том случае, если А — короткодневное растение, а Б — длиннодневное. Таким образом, флоригены должны быть одинаковыми или по меньшей мере функционально эквивалентными в растениях обоих типов. Используя метод кольцевания паром, убивающим клетки флоэмы и блокирующим передвижение флоригена, можно показать, что поток гормонов от привоя к подвою идет, видимо, по живым клеткам, вероятно по флоэме, примерно с такой же скоростью, с какой транспортируется основная масса органических веществ.

Воздействие гиббереллином на длиннодневные растения в условиях короткого дня обычно вызывает (хотя и не во всех случаях) *выход в стрелку,* за которым часто следует цветение (рис. 12.18). Аналогично этому у нас есть сейчас данные о том, что абсцизовая кислота способствует зацветанию некоторых короткодневных растений, тогда как ауксин, стимулируя обра-

[1] Представление о флоригене лежит в основе гормональной теории цветения, сформулированной впервые в 1937 г. крупнейшим советским физиологом, специалистом в области роста и развития растений акад. М. Х. Чайлахяном, который предложил и сам термин. Благодаря последующим исследованиям самого автора и других ученых эта теория в настоящее время получила широкое развитие и большое признание. — *Прим. ред.*



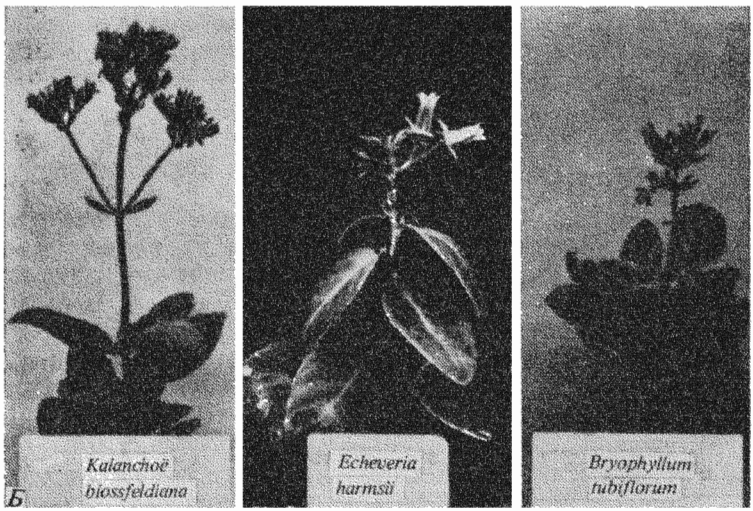


Рис. 12.17. *А.* Фактор цветения можно передавать от одного растения к другому путем прививки. (По Hamner, Bonner. 1938. Botan. Gaz., **100**, 388—431.) *Б.* Растения трех фотопериодических классов (*слева направо*): короткодневное, которому обычно нужны короткие дни для индукции цветения; короткодлиннодневное, требующее коротких дней с последующим воздействием длинных; длинно-короткодневное, которое требует длинных дней с последующим воздействием коротких. Все три растения все время росли в условиях неиндуктивного длинного дня, а затем были индуцированы к цветению прививкой индуцированного листа от длиннодневного растения *Sedum spectabile*. Снимки сделаны через 84 (*слева*), 106 (*в середине*) и 160 (*справа*) дней после прививки. (Фото предоставлены J. A. D. Zeevaart, Michigan State Univ.)

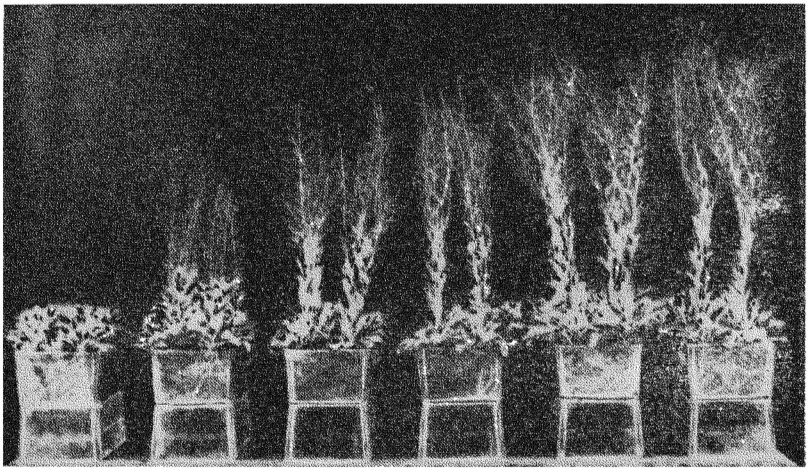


Рис. 12.18. Цветение *Samolus parviflora* — растения, нуждающегося в длинном дне, — можно индуцировать в условиях неиндуктивных коротких дней (9 ч) с помощью гиббереллина. Изображенные здесь растения ежедневно получали (*слева направо*) 0, 2, 5, 10, 20 и 50 мкг $ГК_3$. (Lang. 1957. Proc. Nat. Acad. Sci., **43**, 709—717.)

зование этилена, может вызывать такую же реакцию у бромелиевых, например у ананаса. Таким образом, флориген может и не быть каким-то одним веществом; его роль могут играть различные гормоны, питательные вещества или подходящие их комбинации, способные вызывать цветение у определенных растений в определенных условиях.

Один из удивительных фактов, касающихся индукции цветения,— это то, что она у некоторых растений может быть продлена неограниченно, даже в случае возврата к неблагоприятному фотопериоду. Тогда индуцированное растение может служить источником стимула для цветения — его донором в опытах с прививкой — значительно дольше времени первоначальной индукции. Подвои, индуцированные путем прививки, могут быть донорами флоригена для других растений, даже после отделения от первичного донора. Таким образом, переход от вегетации к размножению, по-видимому, связан с какого-то рода стойкой метаболической трансформацией, ведущей к длительному (и, быть может, неопределенно долгому) образованию фактора, вызывающего цветение. Некоторые авторы высказывали предположение, что это латентный самореплицирующийся фактор, возможно сходный с неактивным вирусом, который переходит в активную форму при соответствующем фотопериоде. В этом случае инициацию цветения можно было бы сравнить с заражением болезнью, распространяющейся от одной особи к

другой до тех пор, пока дело не кончится самопроизвольным выздоровлением хозяина. Например, у короткодневного растения *Perilla* минимальная индукция приводит вначале к цветению, но затем при неблагоприятном фотопериоде происходит постепенный возврат к вегетативному росту — растение как бы спонтанно выздоравливает от «болезни» цветения. Вопрос о природе флоригена и индукции цветения остается интригующей тайной.

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

У некоторых растений под фотопериодическим контролем находится не только сама инициация цветения, но и развитие отдельных половых органов. Это наиболее ярко выражено у растений, образующих тычинки и пестики в разных цветках — на отдельных растениях (*двудомные*) или на одном и том же растении (*однодомные*). Обычно фотопериодические условия, ускоряющие инициацию цветения, способствуют проявлению женских признаков и подавлению мужских. У двудомного короткодневного растения хмеля (*Humulus*) у цветков, предназначенных стать мужскими, при коротком дне появляются женские признаки: на мужском пыльнике образуются рыльцевые верхушки (женский признак), так что тычинки похожи на пестики. У короткодневных растений (*Xanthium*), на которые воздействовали лишь одним коротким днем до переноса в неиндуцирующие условия длинного дня, образуется больше тычиночных, чем пестичных, цветков, а при непрерывном выращивании в условиях короткого дня получается обратное соотношение.

Проявление пола можно также изменить с помощью температурного воздействия или введения гормонов. Самые интересные опыты подобного рода были проведены на тыквенных, таких как огурцы, тыква и корнишоны (*Cucumis anguria*). Обычно эти однодомные растения

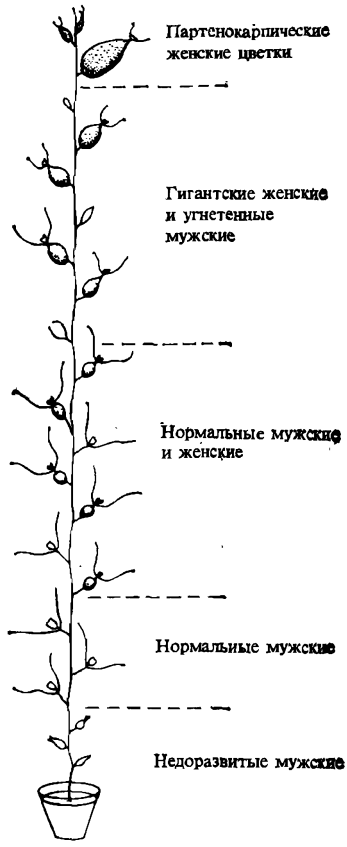


Рис. 12.19. Схема расположения цветков разного типа у тыквы. (По Nitsch et al. 1952. Amer. J. Bot., 39, 32—43.)

образуют мужские цветки на нижних узлах, а женские — на верхних (рис. 12.19). Однако длинные дни и высокие температуры могут вызвать превращение некоторых потенциально женских узлов в мужские, а короткие дни и низкие температуры вызывают обратный эффект. Длинный день можно заменить введением гиббереллиновой кислоты; этого можно было ожидать, так как под влиянием длинного дня уровень эндогенного гиббереллина обычно возрастает. Ауксин, этилен и абсцизовая кислота способствуют проявлению женских признаков, и эндогенные уровни этих гормонов обычно возрастают при коротком дне. Таким образом, пол, вероятно, контролируется взаимодействиями нескольких гормонов, содержание которых в свою очередь зависит от длины дня. Сильнее всего действует ауксин: цветочные почки, по своему расположению предназначенные стать мужскими, могут развиваться как женские, если их отделить и выращивать на среде, содержащей ИУК. Столь резко выраженная пластичность в проявлении пола необычна.

ВЛИЯНИЕ ЛУННОГО И ИСКУССТВЕННОГО СВЕТА НА ФОТОПЕРИОДИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ

Низкая освещенность порядка 0,1 лк ночью может влиять на фотопериодический счет времени у многих растений и животных. Интенсивность света в полнолуние в безоблачную ночь на широте 50° иногда достигает 0,3 лк, а в тропических областях — в три раза больше (рис. 12.20). Этот факт побудил Э. Бюннинга и его сотрудников выяснить, может ли лунный свет нарушать счет времени. К своему удивлению, они обнаружили, что некоторые растения обладают адаптивными механизмами, которые, видимо, препятствуют влиянию лунного света на фотопериодизм.

Вспомните, что рецепторами фотопериода служат листья. У бобовых растений (соя, земляной орех, клевер) сонные движения изменяют положение листьев: днем оно горизонтальное, а ночью вертикальное. Это снижает интенсивность света, падающего на поверхность листьев от подвешенной вверху лампочки («искусственной луны»), на 85—95%, т. е. до уровня, уже не влияющего на счет времени. У некоторых никтинастических растений (*Albizzia, Samanea* и *Cassia*) листья не только ориентируются ночью вертикально, но и поворачиваются вокруг своей оси так, что парные листочки складываются вместе, затеняя друг друга (см. рис. 12.1). Это очень интересно ввиду того, что верхняя поверхность более чувствительна к свету, чем нижняя.

Некоторые растения короткого дня цветут лучше всего при слабом ночном освещении (примерно 0,5 лк), а не при полной темноте в ночное время. У этих растений лунный свет, вероят-

но, увеличивает число цветков, образующихся при коротком дне. Хотя еще не ясно, почему слабый свет больше благоприятствует цветению, чем темнота, эти факты, возможно, лежат в основе поверья, что определенные семена нужно высевать при свете полной луны: тогда следующее полнолуние могло бы оказать благоприятное влияние на цветение.

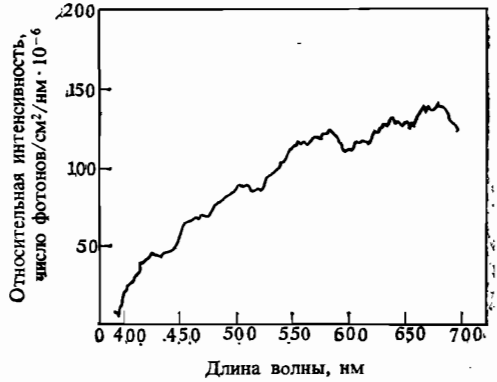


Рис. 12.20. Спектр лунного света, зарегистрированный под Эниветоком 20 августа 1970 г. в 2 часа ночи. Луна находилась в 15° от зенита. Обратите внимание на пики около 660 им. (По Munz, McFarland. 1973. Vision Res., 13, 1829—1874.)

С другой стороны, уличное и комнатное освещение может нарушать фотопериодический контроль у многих растений. Например, оно может задерживать индукцию покоя у рододендрона, кизила и других деревьев и кустарников, снижая тем самым шансы на выживание в суровые зимы. Особенно вредны лампы, свет которых обогащен красными лучами и поэтому поддерживает в растениях высокий уровень $Ф_{дк}$. Этот факт нужно учитывать при устройстве наружного освещения.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Реакции на температуру, так же как и на свет, у растений могут быть и качественными и количественными. Скорости почти всех химических процессов в растении с повышением температуры градуально (т. е. плавно) возрастают, достигают некоторого максимума, а затем снижаются. В отличие от этого многие онтогенетические процессы, например прорастание семян и прерывание покоя почек, часто регулируются по принципу «всё или ничего». В последних случаях для низкотемпературной индукции требуется непрерывное воздействие в течение какого-то минимального периода; это напоминает фотопериодическую индукцию, при которой тоже необходимы совершенно определенные периоды темноты.

Градуальные реакции

Скорость большинства химических процессов неуклонно возрастает с повышением температуры. Температурный коэффициент Q_{10} показывает, во сколько раз увеличивается скорость ре-

акции при повышении температуры на 10° по сравнению с первоначальной:

$$Q_{10} = \frac{\text{Скорость при } (t+10)\,^\circ\text{C}}{\text{Скорость при } t\,^\circ\text{C}}.$$

Q_{10} для большинства химических (и в том числе ферментативных) реакций равно по меньшей мере 2, тогда как для физических процессов, таких как диффузия или фотохимические реакции, Q_{10} составляет около 1,1 или 1,2. У растений, выращиваемых при температурах от 0 до 30 °С, с повышением температуры постепенно увеличивается скорость вытягивания и Q_{10} равно около 2,0 или больше (рис. 12.21). По неизвестным нам причинам температурные оптимумы для разных растений очень сильно различаются, и это указывает на то, что какой-то фундаментальный биохимический процесс у них обладает различной чувствительностью к температуре. В зоне выше оптимума абсолютная скорость роста у всех растений снижается, иногда очень резко. Для большей части растений этот оптимум лежит в области от 28 до 32 °С.

Мы не знаем, почему большинство растений повреждается температурами выше примерно 30 °С, хотя ферменты или органеллы, выделенные из растений, при таких температурах обычно не повреждаются. Одно из возможных объяснений состоит в том, что мембраны клеток или их органелл чувствительны к изменениям температуры из-за плавления или затвердевания жирных кислот в фосфолипидах. Известно, что растения при более низких температурах синтезируют больше ненасыщенных жиров с соответственно более низкой температурой плавления. Обратное явление наблюдается при высоких температурах (табл. 12.1). Другая возможность состоит в том, что при повышенных температурах какие-то материалы, необходимые для роста, очень быстро разрушаются или не образуются в нужном количестве. У многих организмов имеются гены «чувствительности к температуре». У плесневого гриба *Neurospora* ген, ответственный за образование витамина B_2 (рибофлавина), хорошо функционирует при низких температурах, но не действует нормально при более высоких. Поэтому при 35 °С гриб дол-

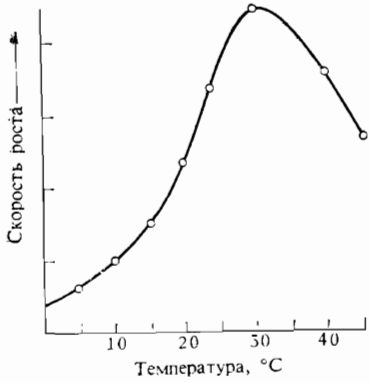


Рис. 12.21. Влияние температуры на кратковременный рост отрезков стебля гороха. (Galston, Hand. 1949. Amer. J. Bot., **36**, 85—94.)

жен непременно получать рибофлавин извне, тогда как при 25 °С он может расти и в отсутствие этого вещества. Подобным образом дело могло бы обстоять с другими витаминами, аминокислотами или гормонами у высших растений. Если это так, то, зная химическую основу индуцированного температурой замедления роста при супраоптимальных температурах, можно было бы улучшить рост путем внесения нужных веществ.

Морфогенетические эффекты

Очень малая скорость химических реакций в растении при низких температурах обеспечивает координацию изменений роста с климатическими изменениями. Кроме того, температура влияет на многие процессы, чувствительные к фотопериоду, изменяя критическую длину темного периода, хотя механизм этого явления не выяснен. Так как наличие $Ф_{дк}$ ночью могло бы нарушать индукцию цветения у растения короткого дня, можно было бы ожидать, что высокие ночные температуры, ускоряющие разрушение фитохрома и превращение $Ф_{дк}$ в $Ф_к$, будут благоприятствовать индукции цветения у таких растений. На самом же деле обычно наблюдается противоположный эффект. Некоторые растения можно заставить цвести с помощью длинных темных ночей или низких ночных температур. Возможно, что каждое из этих воздействий способно активировать какой-то процесс, ведущий к синтезу флоригена.

К наиболее драматичным эффектам низкой температуры относятся прорастание семян, прерывание покоя почек (рис. 12.22) и подготовка к закладке цветочных бугорков. Низкотемпературное воздействие, способствующее прорастанию семян, называют *стратификацией*, а облегчающее инициацию цветения — *яровизацией*. Первое препятствует преждевременному прорастанию, а второе обеспечивает двулетний тип развития. Так как оптимальные температуры, необходимые для прорастания и яровизации, для разных растений различны, температура является важным фактором, влияющим на географическое распространение растений и регулирующим время цветения и плодообразования.

Значительная часть сведений о яровизации была получена в исследованиях, проведенных на однолетних и двулетних линиях ржи (*Secale cereale*). Однолетняя линия заканчивает свой репродуктивный цикл за один вегетационный период, а двулетней для цветения необходима перезимовка в поле. Двулетник в первый год образует только вегетативные органы; цветочные бугорки не могут быть заложены до тех пор, пока растение не подвергнется длительному воздействию низких температур. Только после такого воздействия оно способно реагировать на надлежащий фотопериодический стимул. Эта потребность в

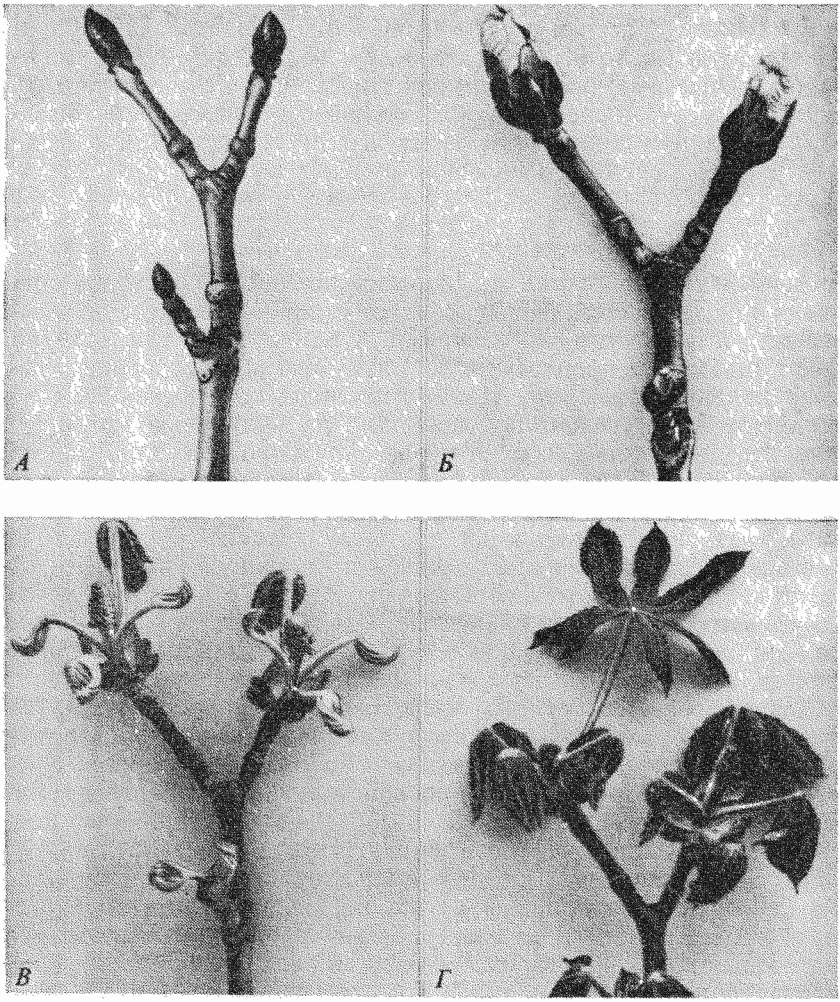


Рис. 12.22. *А.* Зимняя веточка конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) со спящими почками и подковообразными рубчиками, оставшимися после опадения листьев в предыдущем году. После прерывания покоя холодным зимним периодом почки с наступлением весны лопаются. *Б—Г.* Постепенное распускание почек в течение примерно 10 дней с образованием новых листьев и цветочных почек.

низких температурах может быть удовлетворена в любую фазу онтогенеза после прорастания семян. Например, если семени двулетника позволить поглотить некоторое количество воды для начала прорастания, а затем около шести недель держать при низких температурах (примерно 2—5 °С), растение будет вести себя так, как будто оно пережило холодную зиму после года роста, и зацветет при весеннем посеве, если будет соответствующий фотопериод (рис. 12.23). Так как различия между однолетними и двулетними расами у большинства растений, по-видимому, зависят от одного гена, низкая температура для двулетней формы, вероятно, служит заменой какому-то генетически контролируемому биохимическому событию, происходящему у однолетней формы без воздействия холода.

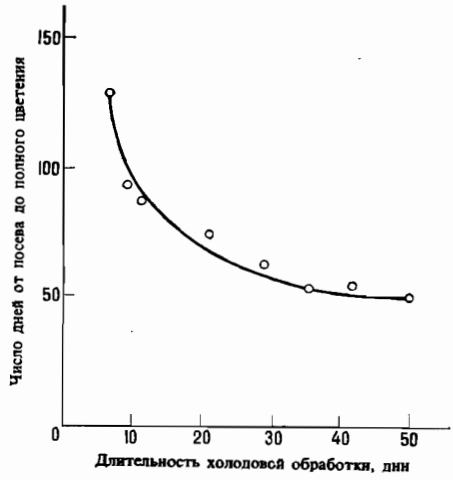


Рис. 12.23. **Некоторые двулетники без холодовой обработки не зацветают совсем. Рожь дает количественную реакцию: с увеличением продолжительности холодовой обработки период от посева до цветения сокращается.** (Purvis, Gregory. 1937. Ann. Bot. N. S., 1, 569—592.)

Холодовой стимул воспринимается верхушкой побега, тканью, в которой происходит и образование цветочных почек. Поэтому эффекту такого стимула в отличие от флоригена, индуцируемого фотопериодом, нет необходимости перемещаться по растению. Большинство растений, требующих яровизации, являются длиннодневными, и им нужна фотопериодическая индукция через некоторое время после прорастания. Это позволяет предполагать, что холод вызывает какое-то локальное изменение клеток, которое дает им возможность реагировать на флориген. Изменения, вызванные низкой температурой, у большинства растений после индукции сохраняются неопределенно долгое время. Например, яровизированное состояние воспроизводится при тысячах клеточных делений в апикальных меристемах; таким образом, яровизации какой-либо почки достаточно для передачи ее эффекта всем клеткам, возникающим из этой почки.

У некоторых двулетников воздействие гиббереллином на растение, не подвергнутое яровизации, видимо, заменяет низкую температуру, вызывая при благоприятном фотопериоде быструю закладку цветочных бугорков (рис. 9.21). Но так как гиб-

береллины *не всегда* могут заменять холодовую обработку, кажется маловероятным, что эффект яровизации всецело обусловлен увеличением синтеза гиббереллинов. Согласно другому предположению, яровизация «дерепрессирует» особые гены в обработанных холодом клетках — снимает блокаду, препятствовавшую специфическим процессам транскрипции и трансляции. Это привлекательная гипотеза, так как и при стратификации, и при яровизации усиливается синтез многих ферментов.

Прорастание семян

Температурные потребности для прорастания семян значительно варьируют в зависимости от вида. Например, для однолетнего *Delphinium* оптимальна температура 15 °С, а для дыни — от 30 до 40 °С. Однако многие семена остаются в состоянии покоя даже при увлажнении и подходящей для прорастания температуре. Иногда такой покой можно прервать светом (гл. 11), путем преинкубации при определенной температуре, увеличения количества O_2, вымывания ингибиторов, физического разрушения оболочек семени или плода. Семена растений умеренной зоны часто требуют низкотемпературной стратификации перед инкубацией при более высоких температурах; это задерживает прорастание до весны, предотвращая возможное повреждение нежных проростков морозами. С другой стороны, семена некоторых растений, например белого дуба, прорастают сразу после падения на землю и быстро формируют глубоко идущую корневую систему.

Сухие семена не реагируют на стратификацию, и перед воздействием низкой температурой им обычно дают полностью набухнуть. Предполагают, что при обработке происходят какие-то метаболические трансформации, которые проявляются в изменении интенсивности дыхания, путей транслокации, содержания ферментов и даже скорости деления и растяжения клеток. Один очень важный комплекс изменений касается баланса гормонов: уровни АБК обычно снижаются, в то время как содержание гиббереллинов (в одних семенах) или цитокининов (в других) возрастает. АБК, как правило, связана с покоем, а гиббереллины и цитокинины — с процессами синтеза и роста. Стратификация, таким образом, приводит к «послеуборочному дозреванию» и тем самым биохимически подготавливает к последующему прорастанию при более высокой температуре.

Семенам некоторых растений, главным образом пустынных, перед прорастанием необходима стратификация при высоких температурах. В других случаях существует взаимосвязь между условиями температуры и освещения. Например, семена щирицы *Amaranthus retroflexus* прорастают в темноте, если держать их несколько дней при 20 °С, а затем перенести на

35 °С. Но если исключить низкие температуры, то для прорастаиия необходим свет. Это, по-видимому, указывает на потребность в $Ф_{дк}$. Вспомните, что значительная часть фитохрома в семенах находится в форме $Ф_{дк}$, который после увлажнения семян может снова превращаться в $Ф_к$. Так как обращение $Ф_{дк}$ у *Amaranthus* при 20 °С идет очень медленно, а при 25 °С — в четыре раза быстрее, требующие $Ф_{дк}$ процессы, которые ведут к прорастанию, могут происходить в период охлаждения. Таким образом, некоторые специфические потребности в температуре и свете для прорастания мы можем поставить в связь с $Ф_{дк}$, а другие — с гормонами. Каким бы ни был регуляторный механизм, он должен в конечном итоге влиять на активность генов и сам должен находиться под ее влиянием.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Восприятие растением сезонных изменений с помощью *фотопериодизма* связано не только с рецепцией световых и темновых сигналов, но и с передачей этих сигналов внутренним *биологическим часам,* на существование которых указывают легко наблюдаемые циркадные ритмы. Такие ритмы были обнаружены во многих процессах, включая движения листьев, фотосинтез, деление клеток и биолюминесценцию у водорослей, а также в активности некоторых клеточных ферментов. В то время как *амплитуда* и *фаза* ритмических колебаний чувствительны к температуре, *период* в большинстве случаев практически не зависит от нее. Механизм создания периодичности и природа температурной компенсации не ясны, но есть некоторые данные в пользу того, что ритмы связаны с циклическими изменениями в *мембранах.*

Хотя ритмы эндогенны, *фазы* их могут определяться подходящими температурными и световыми сигналами («перевод часов»). Эти сигналы обычно воспринимаются фитохромом и, возможно, фоторецептором синего света. Ритмы можно подавлять или изменять их период с помощью некоторых химических агентов, в том числе этанола, тяжелой воды и Li^+; все эти факторы, по-видимому, воздействуют на мембраны. Подавление ритмов низкими температурами может быть результатом затвердевания липидов в мембранах, которые для нормального функционирования должны быть текучими.

Движения листьев у бобовых растений контролируются перемещением K^+, Cl^- и, возможно, других растворенных веществ с одной стороны листовой подушечки на другую; это в свою очередь влияет на движение воды, тургорное давление моторных клеток и угловое положение листа. Движения инициируются сменой света и темноты, но потом сохраняются при постоянной темноте. Иногда движения листьев коррелируют с ре-

акцией *цветения*; например, растения сои с сильными эндогенными движениями листьев обычно чувствительны к фотопериоду, в то время как растения без сильных циркадных листовых движений нейтральны по отношению к длине дня. Растениям *короткого дня* необходим *индуктивный цикл* с *темновым периодом* не короче определенной *критической длины,* а растения *длинного дня* цветут лишь в том случае, если период непрерывной темноты не длиннее некоторого максимума. Если темновой период прерывается красным светом, воспринимаемым фитохромом, это ведет к «переводу часов»; дальний красный свет может снять эффект красного. Если на определенные растения короткого дня воздействовать длительными периодами темноты постепенно возрастающей продолжительности, то интенсивность цветения на графике ее зависимости от длительности этого периода опишет циркадное колебание; это говорит об участии биологических часов в реакции цветения. Тусклый свет, даже лунный, может прервать темновой период, но *никтинастические* движения листьев, видимо, способны предотвращать такой эффект, который нарушил бы измерение растением продолжительности ночи.

Некоторые растения не могут воспринимать фотопериодический стимул до тех пор, пока они не достигнут стадии, называемой *готовностью к цветению;* до этой стадии они находятся в *ювенильном* состоянии и обнаруживают ряд морфологических и физиологических отличий от зрелых растений. Одни растения на стадии готовности к зацветанию нуждаются лишь в одном-единственном фотоиндуктивном цикле, а другие — в нескольких циклах подряд. У некоторых растений индукция ведет к распространению еще не охарактеризованного внутреннего стимула к цветению *(флоригена),* переходящего из листа, где он образовался, к почке. Гиббереллин может индуцировать цветение длиннодневных розеточных растений через *стрелкование,* а для бромелиевых аналогичной активностью обладает ауксин. Фотопериод может контролировать проявление пола в цветках *однодомных* и *двудомных* форм, имеющих однополые цветки соответственно на одном и том же или на разных растениях; сходное действие могут оказывать гормоны и изменения температуры.

В то время как большинство чувствительных к температуре процессов протекает тем быстрее, чем выше температура, примерно удваивая скорость при каждом ее повышении на 10° ($Q_{10}=2$), некоторые процессы в растениях активируются низкими температурами. К таким процессам относятся цветение у двулетников (активируется *яровизацией*) и прорастание покоящихся семян (активируется *стратификацией*). Низкие температуры, способствующие цветению, воспринимаются верхушкой стебля, и поэтому активного перемещения внутреннего сиг-

нала не требуется. Растения, которым необходима яровизация, обычно нуждаются затем в длинных днях для инициации цветения. В действии на семена световые и температурные сигналы тоже взаимосвязаны. Высокая температура может вызывать переход некоторых семян в состояние покоя, и для начала их прорастания необходим световой сигнал, воспринимаемый фитохромом; низкая же температура может иногда устранять потребность в свете. Эффект гиббереллинов иногда бывает сходен с действием низких температур как на семена, так и на почки.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bünning E. 1973. The Physiological Clock, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
Hastings J. W., Schweiger H. G. 1976. The Molecular Basis of Circadian Rhythms, Berlin, Abakon Verlagsgesellschaft.
Hillman W. S. 1962. The Physiology of Flowering, New York, Holt, Rinehart and Winston.
Salisbury F. B. 1963. The Flowering Process, London-New York, Pergamon.
Sweeney B. 1969. Phythmic Phenomena in Plants, London-New York, Academic Press.
Vince-Prue D. 1975. Photoperiodism in Plants, New York, McGraw-Hill.
Villiers T. A. 1975. Dormancy and Survival in Plants, New York, St. Martins Press.

ВОПРОСЫ

12.1. Хотя фактически все эукариоты имеют внутренние колебательные системы, создающие околосуточные ритмы, таких ритмов не было обнаружено у прокарнот. На какую мысль о природе биологнческих часов это могло бы навести?

12.2. Поскольку биологические часы встречаются у самых различных эукариот, можно предполагать, что онн имеют приспособительную ценность. Поразмышляйте о преимуществах колебательного режима по сравнению с гомеостазом (поддержанием неизменного состояния).

12.3. Интенсивность дыхания многих растений иа протяжении суток изменяется. Как бы вы могли выяснить, являются лн эти изменения эндогенным циркадным ритмом?

12.4. Семена *Chenopodium* проращивали на непрерывном свету, а затем переносили проростки в темноту. Были получены следующие результаты:

а) без периода темноты растения не зацветали;
б) при 13 ч темноты — зацветали;
в) при 13 ч темноты, прерываемой 15-минутным освещением после 8 ч темноты, — не зацветали;
г) при 28 ч темноты — не зацветали;
д) при 43 ч темноты — зацветали;
е) при 58 ч темноты — не зацветали;
ж) при 73 ч темноты — зацветали.

Объясните эти результаты (они представляют собой данные реального опыта) на основе ваших знаиий о цветении. Отметьте все, что может показаться необычным, и выскажите предположения о причинах таких явлений.

12.5. Объясните следующее утверждение: «Зацветет растение или не зацветет — это завнсит от синхроиизацни внешних сигналов и внутрениих часов».

12.6. Опишите достаточно подробно, как бы вы стали выяснять, к каким формам относится новое для вас растение — к короткодневным, длиннодневным или нейтральным.

12.7. Критический фотопериод для различиых рас луговых трав варьирует в зависимости от широты местности, где онн растут. В чем состоит экологическое зиачение этого факта?

12.8. Что такое «флориген»? Какие факты указывают на его существование? Какие свойства он мог бы иметь?

12.9. Как могли бы вы наиболее эффективио предотвратить цветение травостоя короткодневного растения *Xanthium* в полевых условиях?

12.10. Опишите различные пути практического использования зиаиий о фотопериодизме.

12.11. Чем регулируется цветение видов, нечувствительных к температуре и фотопериоду? Объясните, обязательно ли механизм инициации цветеиия у таких видов отличается от соответствующего механиизма у растений, чувствительных к фотопериоду.

12.12. Чем различается зависимость иинициации цветения от низких температур и от длииы дня?

12.13. Чем различается действие низких температур на цветение и на покой почек (см. гл. 10)?

Глава 13

Быстрые движения растений

Наземные растения прочно закреплены в почве своими корневыми системами и поэтому рассматриваются обычно как абсолютно зафиксированные в пространстве. Это представление не совсем точно, так как все растения способны к медленным движениям (тропизмам), необходимым для того, чтобы приспособить ориентацию своих органов к таким внешним факторам, как свет и гравитация. Кроме того, некоторые растения совершают несколько более быстрые периодические сонные движения — складывают свои листья или лепестки цветков (см. гл. 12). Лишь немногие необычные растения обладают более заметной «двигательной способностью» («power of movement»— выражение Чарлза Дарвина) и реагируют быстрыми движениями на разнообразные внешние факторы, в том числе на свет, химические вещества, прикосновение, повреждение или механическую вибрацию. К этим необычным формам поведения относятся складывание листьев у *Mimosa pudica* («чувствительное растение»), движения у различных насекомоядных растений и закручивание усиков у многих лиан. Функции этих движений так же разнообразны, как и вызывающие их раздражители. Быстрые движения у мимозы могут служить для защиты от насекомых и других животных. Движения насекомоядных растений помогают им ловить насекомых, которые служат дополнительной пищей для этих в основном автотрофных организмов. Закручивание усиков лианы вокруг твердых объектов обеспечивает ей механическую опору и таким образом позволяет растению достигнуть значительной высоты без большого поддерживающего ствола. Усики иногда подавляют также рост соседних конкурирующих видов, тем самым повышая способность растения выживать в условиях большой «тесноты».

Быстрые движения растений привлекали внимание более двух тысячелетий назад и до сих пор продолжают вызывать интерес у исследователей. Изучение движений, свойственных растениям, помогло вскрыть много новых аспектов их физиологии. Например, исследование фототропических искривлений привело к первым предположениям о существовании ростовых гормонов. Никтинастические движения листьев впервые навели на мысль о том, что организмы обладают внутренними часами, и современные работы помогают нам понять взаимодействия между

этими часами и светом при биологических процессах, связанных с временем. Опыты с *тигмонастическими* растениями (чувствительными к прикосновению) показали, что электрические сигналы, распространяющиеся в растении, служат, как и у животных, важным способом связи между различными клетками организма. В настоящей главе мы рассмотрим некоторые детали этих аспектов физиологии зеленых растений.

БЫСТРЫЕ ДВИЖЕНИЯ ЛИСТЬЕВ У ЧУВСТВИТЕЛЬНОГО РАСТЕНИЯ *MIMOSA PUDICA*

Листья у *Mimosa pudica*, как и у *Samanea*, совершают циркадные никтинастические движения. Но они могут также чрезвычайно быстро двигаться в ответ на механические, температурные, химические и электрические раздражители. Через несколько секунд после прикосновения к листу черешки опускаются и листочки складываются (рис. 13.1). Такая быстрая реакция, требующая высокой степени координации, обусловлена преобразованием механического стимула, воспринимаемого сенсорными клетками черешка, в электрический сигнал. Этот сигнал — вероятно, деполяризация мембраны — быстро распространяется по ткани, пока не дойдет до моторных клеток листовой поду-

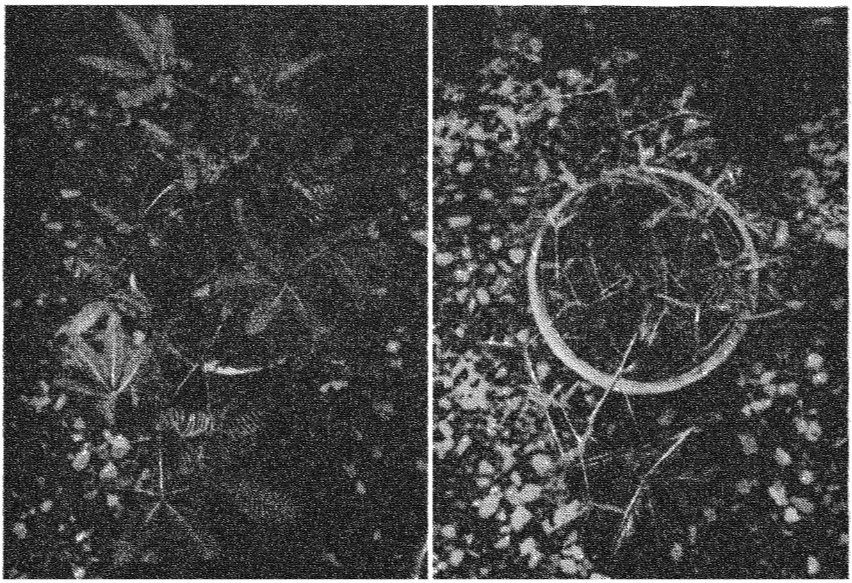


Рис. 13.1. Листья *Mimosa pudica* (вид сверху) до тактильного раздражения (*вверху* слева) и после него (*внизу* справа).

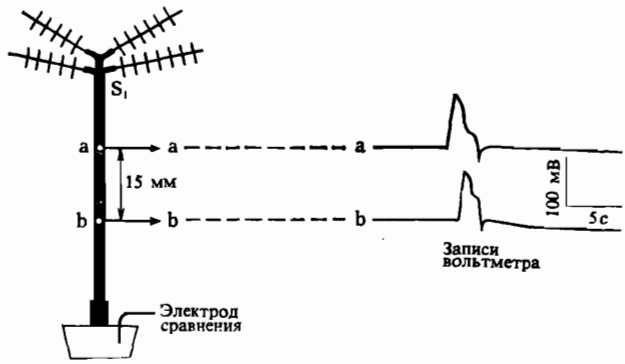


Рис. 13.2. Передача электрического сигнала, инициированного холодовым раздражением в области S_1 в черешке *Mimosa pudica*. Потенциалы действия (*спраеа*) одновременно регистрируются двумя электродами *а* и *б*, расположенными как показано на схеме слева. Электроды сравнения для *а* и *б* находятся в почве. (По Sibaoka. 1968. Symp. Soc. Exp. Biol., 20, 49—73.)

шечки, которые тотчас же изменяют свой объем, и это приводит к движению листьев или листочков.

Распространяющийся электрический сигнал можно измерить с помощью двух стеклянных электродов, заполненных раствором соли, один из которых помещают на черешок, а другой — в почву, окружающую корни, или на стенку горшка с растением. Сигнал представляет собой кратковременный сдвиг разности потенциалов между электродами (рис. 13.2). Он передается по черенку у мимозы со скоростью около 2 см/с и примерно в 5 раз быстрее по листу насекомоядного растения *Dionaea* (венерина мухоловка). Скорость передачи возрастает в 3 раза при повышении температуры на каждые 10°, что указывает на участие химических реакций. При удалении флоэмы распространение сигналов замедляется; значит, они передаются по клеткам флоэмы. Сигнал не может преодолеть барьер из мертвых клеток; это означает, что он, вероятно, не связан с диффузией водорастворимых гормонов.

Хотя наружные электроды и позволяют установить, что в растениях для связи между клетками используются электрические сигналы, они не дают никаких указаний относительно механизмов передачи или участвующих в ней клеток. С помощью внутриклеточных микроэлектродов (см. рис. 7.8) удалось показать, что определенные клетки во флоэме и протоксилеме мимозы являются «возбудимыми» (рис. 13.3). Их потенциал покоя, т. е. трансмембранный потенциал до возбуждения, значительно более отрицателен, чем у окружающих клеток. Когда в результате электрической или химической стимуляции этот потенциал (т. е. электроотрицательность внутренней стороны мембраны) снижается до определенного «порогового» уровня, клетка дает

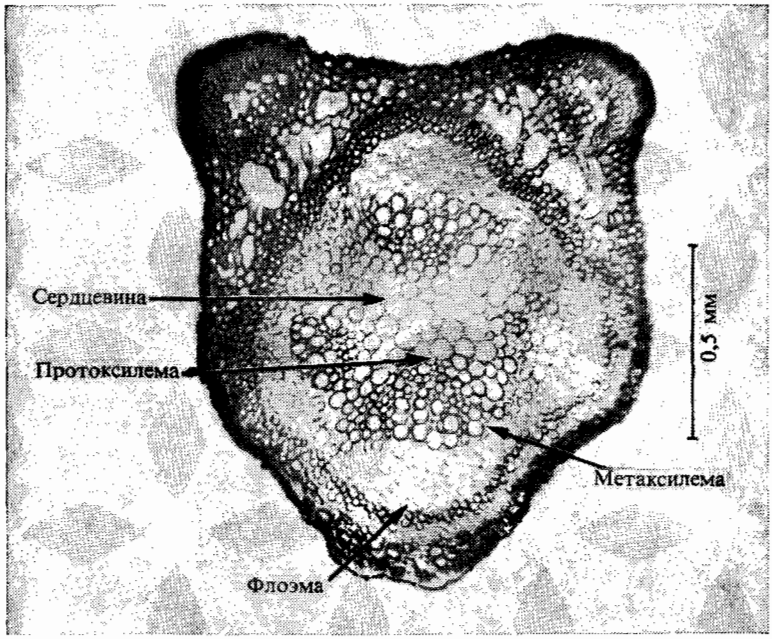


Рис. 13.3. Поперечный срез черешка *Mimosa pudica.* Электрические измерения показывают, что все клетки в протоксилеме «возбудимы». (Sibaoka. 1966. Symp. Soc. Exp. Biol., 20, 49—73.)

«разряд». Все стимулы, которые сильнее порогового, вызывают одинаковую реакцию («всё или ничего»), состоящую в деполяризации до нуля или даже до положительного уровня с последующим быстрым возвратом к потенциалу покоя. Возбудимые клетки в растительной ткани всегда связаны плазмодесмами, по которым, видимо, и передаются электрические сигналы. Распространяющийся сигнал, называемый *потенциалом действия,* сходен с потенциалами действия в нервной ткани, с той лишь разницей, что в растениях не было найдено никакого химического передатчика. Ацетилхолин, который передает сигнал от одной клетки к другой в нервной ткани, есть и в растениях, но нет убедительных данных в пользу того, что он и здесь участвует в передаче межклеточных сигналов.

Раздражение черешка у мимозы легким прикосновением или каплей воды возбуждает потенциал действия, ограниченный пределами данного листа. Но если стимулировать лист ожогом или повреждением, вовлекаются и другие листья; такие стимулы вызывают не только потенциал действия, но и так называемый *изменяющийся потенциал.* Этот потенциал, по-видимому, передается химическим веществом, которое распространяется

по ксилеме, проходит через листовую подушечку и инициирует на ее дальней стороне новый потенциал действия. Последний передается по возбудимым клеткам флоэмы и протоксилемы, пока не дойдет до другой листовой подушечки, в которой затем происходят характерные изменения тургора, ведущие к складыванию листа. В зависимости от силы первоначального раздражения изменяющийся (градуальный) потенциал может снова пройти через листовую подушечку и стимулирует еще один потенциал действия на ее дальней стороне. Таким образом, изменяющийся потенциал координирует движение различных листьев растения, возбуждая потенциалы действия, передающиеся по определенным зонам ткани.

По-видимому, у мимозы движение органов всецело определяется изменениями тургора. Уменьшению объема тех или иных моторных клеток сопутствует выделение из них ионов K^+ и таннинодобных веществ во внеклеточное пространство. Такое изменение, обусловленное, как полагают, быстрым увеличением проницаемости мембран, сопровождается электрическими сигналами, которые можно выявить с помощью микроэлектродов. Внешнее сходство между этим процессом и сокращением мышц у животных позволяет предположить и наличие общих внутренних особенностей, таких, как участие сократительных белков типа актомиозина; однако пока нет веских данных, которые подтверждали бы гипотезу о подобном механизме или противоречили ей.

Некоторые исследователи подчеркивали значение таннинов для движений мимозы. Эта гетерогенная группа конденсированных фенольных соединений может образовывать комплексы как с белками, так и неорганическими ионами. Таннины денатурируют белки и могли бы повреждать клетку, но не вызывают вредных эффектов, пока они изолированы в мембранных мешочках вакуолей. Видимо, их особенно много в вакуолях растений, способных к тигмонастическим движениям (рис. 13.4). Во время таких движений таннинoвые агрегаты в вакуолях диссоциируют, и некоторые таннины, видимо, выделяются через мембраны моторных клеток. Затем они диффундируют в гидатоды (поры) в эпидермисе листовой подушечки. Поскольку таннины обладают вяжущим вкусом и действуют как природные репелленты, выделение таннинов при движении листа может способствовать защите растения от насекомых.

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Многие насекомоядные растения встречаются в болотистых районах с низким содержанием азота в почве. Эти растения удовлетворяют часть своей потребности в азоте, улавливая насекомых листьями и переваривая затем добычу. Эта инверсия

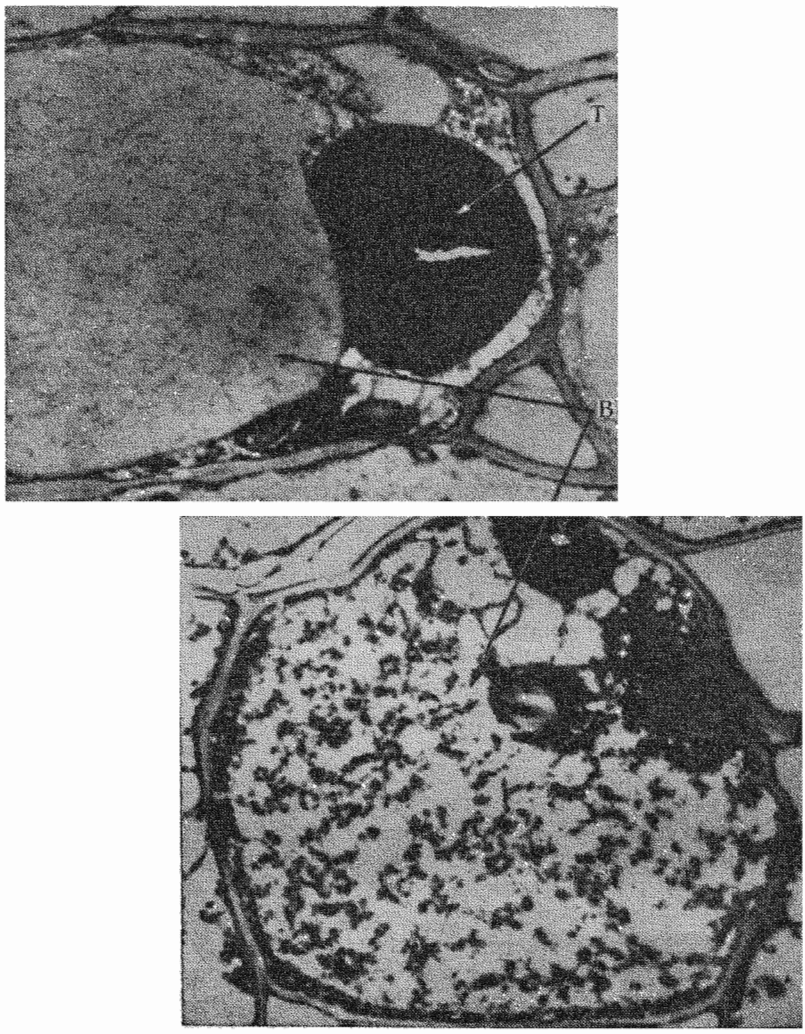


Рис. 13.4. Моторная клетка в первичной листовой подушечке *Mimosa pudica* до раздражения (*вверху*) и после раздражения (*внизу*). *B* — центральная вакуоль; *T* — таинины. Обратите внимание на то, что после раздражения крупная масса таннинов дробится на более мелкие единицы; следует также отметить изменение тонко диспергированного электроноплотного материала в вакуоли. ×8000. Микрофотографии сделаны с клеточного материала, фиксированного OsO_4. (Toriyama. 1971. Cytologia, 36, 359—395.)

Таблица 13.1

Различия между группой голодающих растений *Drosera rotundifolia* и группой растений, подкармливаемых жареным мясом (относительные показатели)

	Голодающие	Подкармливаемые
Вес (без цветоножки)	100	121,5
Число цветоножек	100	164,9
Высота стеблей	100	231,9
Число капсул	100	194,4
Общий вычисленный вес семян	100	379,7
Общее рассчитанное число семян	100	241,5

Чарлз Дарвин собирал растения в поле и выращивал в сосудах, разделенных на две части. Растения в одной половине каждой культуры подкармливали жареным мясом, а другая половина служила контролем. Через три месяца после начала опыта экспериментальные растения превосходили контроль во всех отношениях, особенно по репродуктивным показателям. (Ch. Darvin, Insectivorous Plants, revised by F. Darvin, London, John Murray, 1908.)

более обычных отношений между животными и растениями интриговала многих исследователей, в том числе Чарлза Дарвина. Проведенные им простые опыты показали, как благотворна для насекомоядных растений мясная диета (табл. 13.1). Дарвин исследовал по существу все аспекты поведения этих удивительных растений, начиная от их методов захвата добычи до химических особенностей процесса ее переваривания. Его остроумные опыты, тщательно собранные данные и блестящие умозаключения должны восхищать всех биологов. Некоторые из его книг указаны в библиографии в конце этой главы.

Насекомоядные растения, обнаруженные среди грибов и в шести семействах покрытосеменных, могут использовать пассивный (наподобие липкой бумаги) или активный механизм ловли насекомых (рис. 13.5). Пассивные ловушки обычно чашеобразные и глубокие. Насекомому, которое влетело или заползло в одну из них, трудно выбраться так быстро, чтобы избежать повреждения кислым секретом и не быть убитым содержащимися в нем пищеварительными ферментами. В таких ловушках поверхность листа покрыта слизистым веществом, обездвиживающим насекомое. Такие вещества, главным образом углеводы, синтезируются железистыми клетками на поверхности листа и выводятся из клетки секреторными пузырьками диктиосом. Некоторые насекомоядные растения, например росянка (*Drosera*), используют как «липкую бумагу», так и активный механизм ловли: насекомые, попавшие в клейкий секрет, бьют ножками и крыльями, раздражая таким образом сенсорные клетки находящихся поблизости волосков. Эти волоски охва-

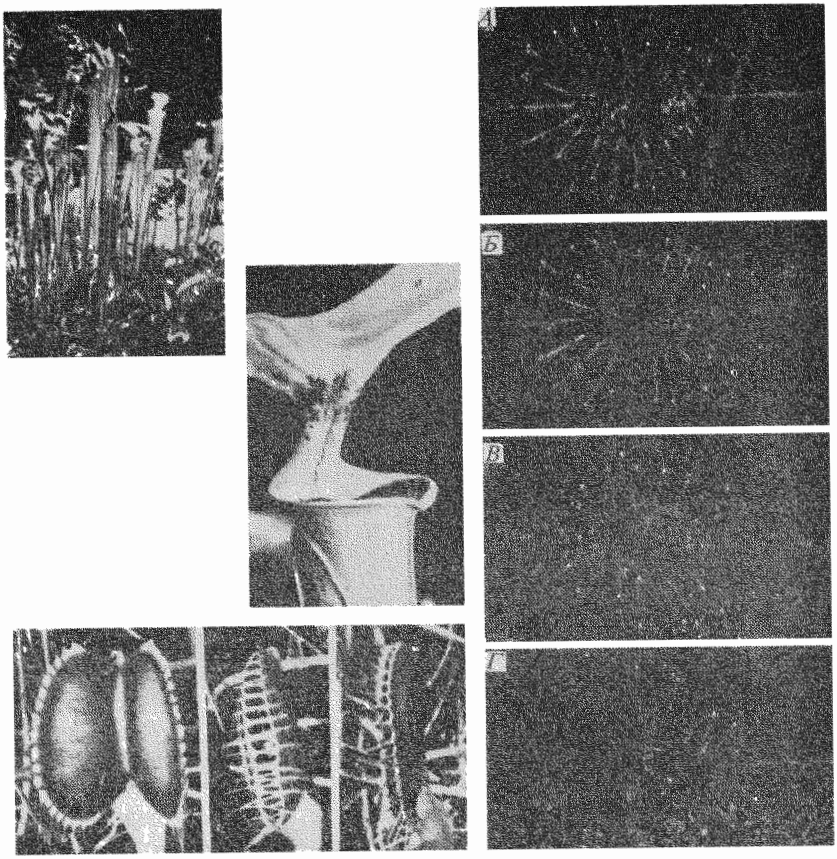


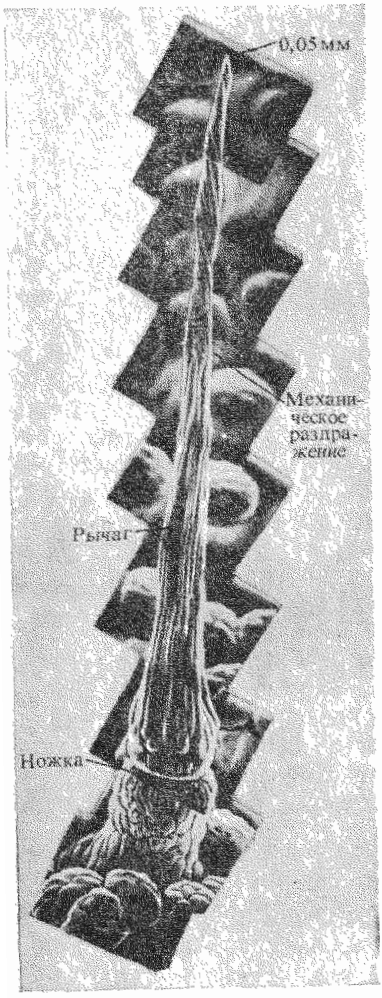
Рис. 13.5. Ловушки у насекомоядных растений.

Слева вверху: Sarracenia flava — растение с кувшинчиком — ловит насекомых в свои глубокие чаши. Ниже отдельный кувшинчик представлен в увеличенном виде. (Фото предоставлено J. Mazrimas, co-editor Carnivorous Plant Newsletter.)

Справа: поведение листа росянки *(Drosera)* во время поимки насекомого. *а* (через час после появления добычи) — насекомое борется с чувствительными волосками, расположенными внутри ловушки в 3 ряда; *б* (спустя 1,25 ч) — раздражаемые чувствительные волоски двигаются и отталкивают насекомое от края листа; *в* и *г* — то же спустя 3 и 4 ч. Чувствительные волоски, расположенные у края и не подвергавшиеся механической стимуляции, двигаются, и листовая пластинка загибается вокруг насекомого.

Слева внизу: ловушка венериной мухоловки *(Dionaea)*. *Слева направо:* до раздражения, через 10 с после того, как два раздражения были восприняты чувствительными волосками, и суженая ловушка через день после поимки насекомого. (Снимки *Drosera* и *Dionaea* из Williams. 1976. Proc. Amer. Phil. Soc., **120**, 187—204.)

тывают насекомое и приводят его в контакт с железистыми клетками, выделяющими сильные кислоты и гидролитические ферменты. Движения ловушки сравнительно медленны у растений с комбинированным пассивно-активным механизмом ловли насекомых и значительно быстрее у таких растений, как венерина мухоловка (*Dionaea*), которая при ловле насекомых полагается исключительно на движения ловушки.



Ловушка у *Dionaea* состоит из листа, образующего две лопасти с рядом волосков по краю и тремя триггерными волосками, расположенными на верхней поверхности в виде треугольника (рис. 13.6). Механическое раздражение одного из триггерных волосков вызывает один-единственный потенциал действия, который распространяется по клет-

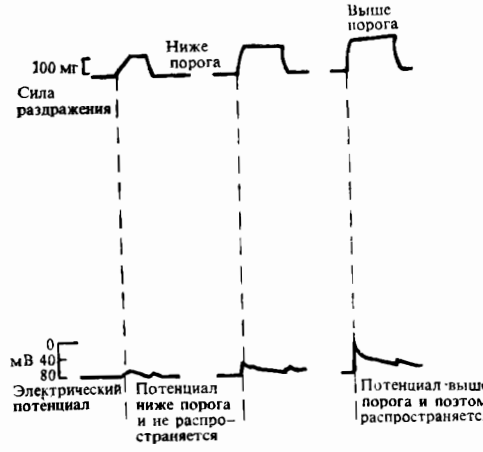


Рис. 13.6. *Слева:* микрофотография чувствительного волоска *Dionaea*, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Материал не обработан, если не считать напыления золотом слоем 10—50 нм. (Mozingo et al. 1970. Amer. J. Bot., 57, 593—598.) *Справа*: механическое раздражение чувствительного волоска инициирует распространяющийся потенциал действия, если оно сильнее определенного порогового уровня.

кам волоска и лопасти, возбуждая в результате клетки лопасти, изменение объема которых вызывает ее движение. Для закрывания ловушки необходимы два последовательных потенциала действия или даже больше, если интервал между двумя потенциалами больше 15 с. Это условие (подобно необходимости ряда последовательных дней для фотопериодической индукции) предполагает наличие примитивного типа «памяти». Растение еще «помнит» первый потенциал действия, если второй следует за первым достаточно быстро, но этот «след памяти» вскоре стирается. По-видимому, один потенциал действия приводит к увеличению количества какого-то вещества, контролирующего движение. Уровень этого вещества, которое со временем должно разрушаться, после одного раздражения все еще остается подпороговым. Но если второй потенциал действия придет раньше, чем этот уровень существенно снизится, концентрация вещества превысит порог возбуждения и произойдет реакция.

Движение ловушки происходит чрезвычайно быстро, как и должно быть для того, чтобы можно было поймать насекомое. Весь процесс, включая преобразование стимула, передачу сигнала и закрывание ловушки, завершается меньше чем через 0,1 с после достаточного раздражения. Закрывание ловушки у *Dionaea*, так же как и у никтинастических растений, контролируется изменениями объема ключевых моторных клеток; однако не ясно, играют ли K^+, Cl^- или другие неорганические ионы значительную роль в регуляции их тургора.

Двукратное раздражение не ведет к полному закрытию ловушки. Поэтому очень мелкие насекомые могут выползти между волосками и спастись. Но если насекомое задевает сенсорный волосок, то каждый раз возбуждается новый потенциал действия, ловушка закрывается плотнее и стимулируется секреция кислот и пищеварительных ферментов железистыми волосками на верхней поверхности листа. Таким образом, сопротивляющееся насекомое ускоряет свою собственную гибель!

Ловушка у *Dionaea* остается закрытой до тех пор, пока все тело насекомого, кроме его скелета, не будет переварено; если насекомое крупное, это может длиться неделю и больше. Если же ловушка закрылась в результате раздражения каким-то непищевым объектом (не насекомым) или кратковременного механического воздействия, она может опять открыться уже через несколько часов. Таким образом, как заключил Дарвин, сами продукты переваривания держат ловушку закрытой. Когда пища переварится и ловушка снова откроется, листья опять окажутся в горизонтальном положении, оптимальном для фотосинтеза. Таким образом, в отсутствие мясной пищи растение возвращается к автотрофному, фотосинтетическому питанию.

Рис. 13.7. Горох (*Pisum sativum*) поддерживает свой стебель с помощью усиков (*слева*), а *Parthenocissus tricuspidata* образует подушечки, приклеивающиеся к опорному субстрату (*справа*). (Второе фото из Reinhold et al. 1972. In: D. J. Carr, ed., Plant Growth Substances, Springer-Verlag, New York.)

ЗАКРУЧИВАНИЕ УСИКОВ

Некоторые растения, не имеющие жесткого стебля, способны поддерживать себя и вырастать выше соседних видов с помощью тонких бичевидных придатков, называемых *усиками*. Эти органы — обычно видоизмененные части стебля или листьев — при своем росте совершают круговые движения, что увеличивает вероятность контакта с потенциальной опорой. Встретив подходящий объект, они изменяют скорость и направление роста таким образом, чтобы зацепиться за него и подтянуть растение вверх.

У некоторых растений усики обвиваются вокруг опоры, тогда как у других они образуют липкие подушечки, врастающие в щели на поддерживающих поверхностях (рис. 13.7). У видов с завивающимися усиками апикальная часть усика образует кольцо вокруг опорного объекта. Вскоре после этого более базальная часть формирует свободное кольцо в пространстве, подтягивая тем самым растение ближе к опоре. Свободные кольца могут одревеснеть, что повышает их прочность на разрыв. Закрученный усик страстоцвета *Passiflora coerulea*, образующий как контактные, так и свободные кольца, может развить усилие, равное 350—750 г, что соответствует весу нескольких футов стебля этой лианы.

Время, мин	0	2	4	8	16	32	64
Изгибание, град.	225	270	315	450	495	540	495
Длина, мм	66	66	71	71	74	68	76

Рис. 13.8. Движение усика гороха, к которому пять раз притрагивались стеклянной палочкой. (Jaffe, Galston. 1966. Plant Physiol., **41**, 1014—1025.)

Усики могут быть *тигмонастическими* (направление закручивания предопределено асимметрией в структуре усика) или *тигмотропическими* (направление зависит от направления раздражений). Усики того и другого типа, начавшие закручиваться, обычно выпрямляются, если контактный стимул будет преждевременно удален. Поэтому кратковременное соприкосновение с животным, качающейся от ветра веткой или иным подвижным объектом обычно не ведет к длительному изменению в ориентации усиков.

Закручивание активируется светом, но в отличие от стимуляции движений листьев у никтинастических растений фитохром здесь, по-видимому, не участвует. Действие света, вероятно, прямо связано с потребностью в АТФ, образующемся при фотосинтезе, так как свет частично можно заменить добавлением АТФ к инкубационной среде, на которой плавают усики. Во время закручивания отмечено образование больших количеств ADP и P_i в результате гидролиза ATP.

Излюбленным экспериментальным объектом для изучения закручивания усиков служит горох (*Pisum sativum*). Реакция у него тигмонастическая, и ее можно стимулировать, поглаживая нижнюю (абаксиальную) сторону усика стеклянной палочкой. Закручивание, которое начинается уже через две минуты (рис. 13.8) и продолжается более 48 часов, состоит из двух различных фаз: вначале абаксиальные клетки сжимаются, а верхние (адаксиальные) растягиваются; после этого клетки на обеих сторонах растягиваются, причем адаксиальные быстрее, чем абаксиальные.

По-видимому, в регуляции изменения величины клеток, приводящего к закручиванию, участвуют два гормона — ауксин и этилен. Отрезанные усики гороха и других изученных растений при обработке ауксином закручиваются в кольца без тактильной стимуляции (рис. 13.9); это не удивительно, так как ауксин стимулирует рост, а образование колец связано с большим увеличением скорости растяжения клеток. Однако оно зависит от

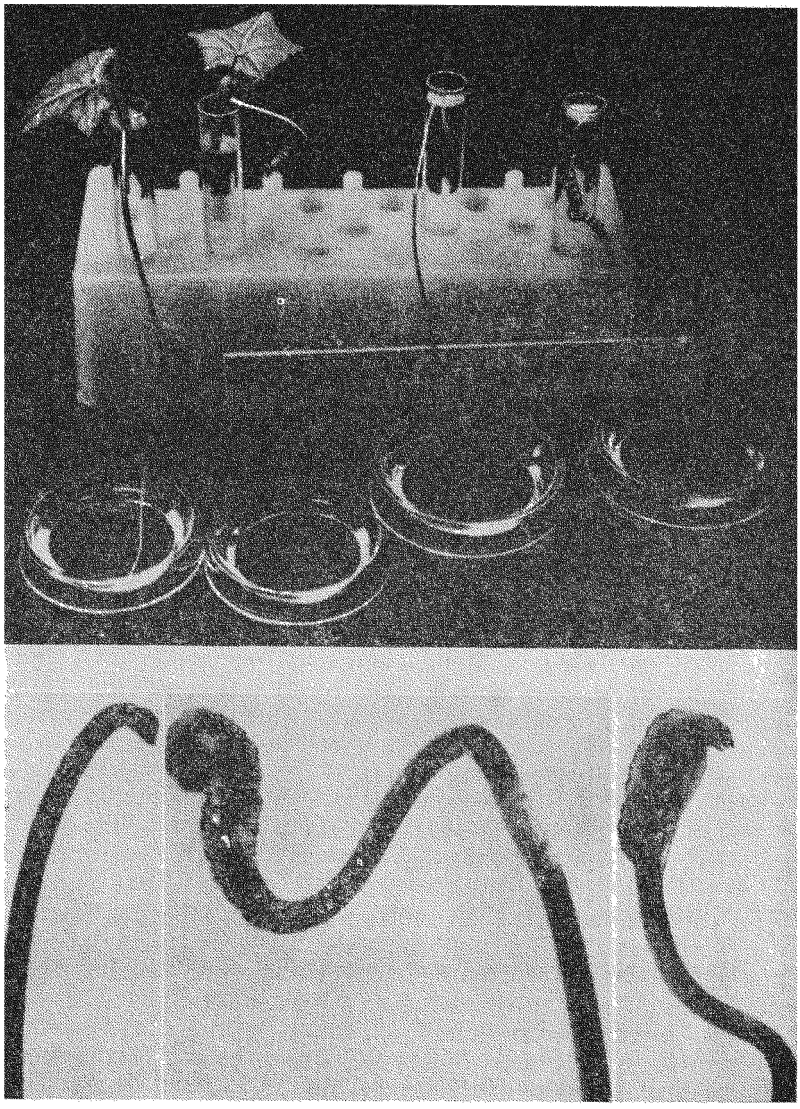


Рис. 13.9. Влияние ИУК на закручивание усиков у *Marah fabaceus* (*вверху*) и на образование липких подушечек на усиках *Parthenocissus tricuspidata* (*внизу*). Первый и третий усики *Marah* были погружены в воду, а второй и четвертый — в ИУК (150 мг/л). (Reinhold, 1967. Science, 158, 791—793.) У *Parthenocissus* левые усики были обработаны ланолином (контроль), средние — ланолином+ИУК (0,05%), а правые стимулированы прикосновением. (Reinhold et al. 1972. In: D. J. Carr, ed., Plant Growth Substances, Springer-Verlag, New York.)

асимметричного роста абаксиальных и адаксиальных клеток, а между тем происходит даже в ответ на симметричную обработку ауксином. Поэтому адаксиальные и абаксиальные клетки должны реагировать на ауксин по-разному. Частично это может зависеть от гормона этилена. Ауксин стимулирует в усиках, как и во многих других растительных тканях, синтез этилена (см. гл. 10), а такой синтез в абаксиальных клетках усика происходит, видимо, в несколько раз быстрее, чем в адаксиальных. Этилен делает мембраны проницаемыми, и повышение количества этилена в абаксиальных клетках сопровождается утечкой растворенных веществ из вакуоли, что ведет к сжатию этих клеток в раннюю фазу закручивания. Поэтому различия в содержании этилена в абаксиальных и адаксиальных клетках позволяют объяснить и разницу в их растяжении во время второй фазы.

Верхушка усика наиболее чувствительна к тактильной стимуляции, но такая стимуляция побуждает завиваться как верхушку, так и базальные зоны; это указывает на то, что какой-то фактор распространяется по ткани. Вспомните, что ауксин перемещается по тканям растения в базипетальном направлении. Тем не менее ауксин не может быть первичным передатчиком, так как стимул передается гораздо быстрее, чем ауксин. Видимо, действию ауксина должно предшествовать какое-то другое событие, возможно связанное с передвижением ионов. Мы еще не знаем, есть ли в усиках возбудимые клетки, способные передавать потенциал действия, как у мимозы и некоторых насекомоядных растений, или же здесь участвует какая-то другая форма электрического сигнала.

ТИГМОНАСТИЯ: ЕЕ ВСЕОБЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ

Три типа движений, описанные в этой главе,— быстрые движения у мимозы, движения ловушки у насекомоядных растений и закручивание усиков — зависят от специализированных органов или систем, имеющихся не у всех растений; однако они, возможно, имеют более общее значение, чем полагали раньше. Все растения в обычных условиях подвергаются механическим воздействиям: их обдувает ветер, они соприкасаются с насекомыми и другими животными, с соседними растениями; их корни, пробиваясь через почву, постоянно преодолевают силу трения. Известно, что механические силы изменяют морфологию и развитие растения (рис. 13.10). Этот комплекс морфогенетических реакций, называемый *тигморфогенезом,* видимо, опосредуется, так же как и закручивание усиков, этиленом. Между этими двумя реакциями есть некоторые функциональные сходства, и поэтому изучение закручивания усиков могло

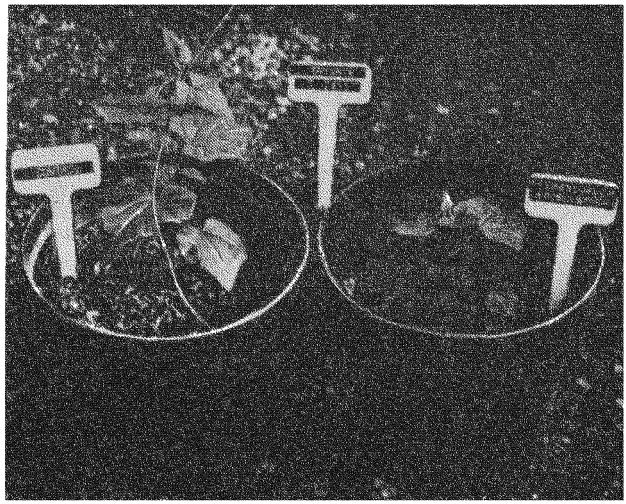


Рис. 13.10. Механическая стимуляция оказывает значительное влияние на рост *Bryonia dioica*. *Слева* — контроль; *справа* — растение, которое слегка потирали большим и указательным пальцем по 30 раз ежедневно в течение 7 дней. (Jaffe. 1973. Planta, 114, 143—157.)

бы помочь в понимании других, более распространенных явлений.

Некоторые физиологи полагают, что изменяющиеся потенциалы, описанные впервые у мимозы, могут также возникать по существу у всех растений как генерализованная реакция на повреждение. Мы еще только начинаем оценивать роль электрических сигналов в координации активности клеток в различных частях растения, и в близком будущем следует ожидать прогресса в этой области. Здесь многое может дать изучение быстрых движений, зависящих от специализированных, легко идентифицируемых клеток.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Хотя растения закреплены корнями в одном месте, они способны к разнообразным движениям, от медленного искривления стеблей, листовых черешков и корней под влиянием определенных факторов (тропизмы) до внезапного закрывания ловушек у насекомоядных растений. *Mimosa pudica* — чувствительное растение — медленно раскрывает и складывает свои листья под действием света и темноты, но очень быстро — в ответ на механические, температурные, химические и электриче-

ские стимулы. Все движения зависят от тургорных изменений в моторных клетках листовой подушечки. Прикосновение к листу вызывает электрический сигнал, который в форме кратковременной деполяризации мембраны движется по черешку со скоростью около 2 см/с. Сигнал передается живыми клетками флоэмы, и скорость его передачи возрастает с повышением температуры. Определенные *возбудимые клетки* дают импульсы (*потенциалы действия*), т. е. электрически деполяризуются, если сила раздражителя превышает *пороговый уровень*. Эти импульсы вызывают реакцию в соседних клетках, что приводит к распространению потенциала действия. Еще не известно, связана ли у растений передача электрической реакции с одной клетки на другую с действием химических медиаторов (как в нервной системе животных).

Насекомоядные растения ловят и переваривают насекомых с помощью разнообразных приспособлений, пассивных и активных, и используют переваренный материал как источник азота. С помощью *пассивных* ловушек (например, кувшинчиков) растение завлекает насекомых в места, из которых они не могут выбраться из-за липких, скользких или задерживающих поверхностей; *активные* ловушки (например, у венериной мухоловки) быстро закрываются после стимуляции насекомым чувствительных пусковых механизмов. У венериной мухоловки движению предшествуют электрические сигналы и внезапные изменения тургора моторных клеток. Для возбуждения реакции необходимы два раздражения, произведенные с промежутком не более чем около 15 с, после чего ловушка закрывается примерно за 0,1 с. Продукты переваривания удерживают ловушку в закрытом состоянии, а когда насекомое полностью переварено, ловушка открывается и опять готова к действию.

Растения, не имеющие жесткого стебля, могут достигать большой высоты благодаря усикам, способным закручиваться вокруг твердых объектов. Усик «находит» опору в результате случайного контакта при круговых движениях, а затем обвивается вокруг нее в ответ на механическую стимуляцию. Позднее образуются свободные кольца, притягивающие стебель к опоре, а затем еще большему закреплению может способствовать лигнификация (одревеснение). У гороха, у которого усики начинают закручиваться через 2 мин после стимуляции, этой реакции может благоприятствовать свет, так как он усиливает образование АТР. При закручивании абаксиальные клетки сжимаются, а адаксиальные растягиваются. Симметричная обработка ауксином может приводить к асимметричным реакциям и как следствие — к закручиванию; возможно, это связано с асимметричным образованием этилена. Клетки, чувствительные к прикосновению, находятся вблизи верхушки усика, а реагирующие клетки — как у верхушки, так и ниже.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Darwin C. 1972. Insectivorous Plants (New York, D. C. Appleton and Co., 1896), Reprinted in New York, AMS Press.
Darwin C. 1972. The Movements and Habits of Climbing Plants (New York, D. C. Appleton and Co., 1893), Reprinted in New York, AMS Press.
Darwin C. 1972. The Power of Movement in Plants (New York D. C. Appleton and Co., 1896), Reprinted in New York, AMS Press.
Haupt W., Feinleib M. E., eds. 1979. Plant Movements, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Volume 7, Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag.
Lloyd F. E. 1942. The Carnivorous Plants, Waltham, Mass., Chronica Botanica Co.
Tronchet A. 1977. La Sensibilité des Plantes, Paris, Masson and Co.

ВОПРОСЫ

13.1. Листочки у чувствительного растения *Mimosa pudica* складываются в ответ на любой из трех стимулов — на прикосновение, перенесение со света в темноту и ритмические сигналы в течение темнового периода. Каких сходств и каких различий между этими тремя реакциями вы можете ожидать? Рассмотрите: 1) скорость движения, 2) сенсорные рецепторы, 3) изменения тургора и 4) возможные регуляторные механизмы.

13.2. Чем отличаются настии от тропизмов? В чем сходство тех и других движений?

13.3. Направленность настических движений определяется структурной или физиологической асимметрией в искривляющемся органе. Опишите несколько вероятных видов асимметрии.

13.4. Одни типы движения у растений связаны со стойкими изменениями размеров и формы клетки, а другие — с полностью обратимыми изменениями. Каких различий в регуляторных механизмах можно ожидать в этих двух случаях? Какие особенности могут быть общими для обоих типов движения?

13.5. Если кончик усика некоторых растений погрузить в раствор ИУК, усик закручивается по всей длине. Используя сведения о транспорте и действии ауксина, рассмотренные в гл. 2 и 9, объясните, как это могло бы происходить.

13.6. Эксперименты показали, что гормоны ауксин и этилен могут участвовать в регуляции закручивания усика. Какие другие гормоны могут быть причастными к этому процессу? Опишите опыты, которые позволили бы проверить возможные предположения.

13.7. Клетки ловушки у венериной мухоловки (*Dionaea*) выполняют ряд специализированных функций. Они способны быстро изменять свои размеры и форму после раздражения чувствительных рецепторов на расстоянии 1—2 см; выделяют пищеварительные ферменты и другие молекулы, участвующие в переваривании добычи; всасывают большие количества неорганических и органических веществ из пойманных насекомых. Подумайте о специализированных ультраструктурных и биохимических особенностях этих клеток.

13.8. Можно сказать, что венерина мухоловка обладает примитивным типом памяти. На каком факте основано это утверждение? О чем это говорит в отношении механизма, контролирующего движение?

13.9. Сколько растений с завивающимися усиками можете вы перечислить? Какое преимущество дают усики каждому из этих растений?

13.10. Какое адаптивное значение может иметь быстрое движение у мимозы? Могли бы вы назвать другие быстрые движения растений? Приносят ли они растению какую-нибудь пользу?

Глава 14

Некоторые физиологические основы сельскохозяйственной и садоводческой практики

До сих пор мы рассматривали процессы, происходящие в отдельных органеллах, клетках, тканях или целых растениях. Однако в природе растения образуют сообщества (ценозы), где один индивидуум может влиять на другой, конкурируя с ним или способствуя его росту. Физиологические условия в ценозах не идентичны тем, с которыми встречается одиночное растение, так как на среду, окружающую отдельную особь, существенно влияют другие растения: в самом деле, они составляют часть этой среды. Современный человек манипулирует ценозами, выращивая садовые и полевые культуры в одновидовых сообществах *(монокультура)*, используя затем некоторые продукты в виде пищи, корма для животных, волокон или других специальных материалов. Если фермер понимает условия роста в ценозе, он может управлять ими с целью получения оптимального урожая. Обычно это управление принимает форму регулирования характера и плотности ценоза, обеспечения растений водой и удобрениями, устранения конкурентов и вредителей.

Большинство растений, используемых человеком, выращиваются в виде массовых полевых сообществ, но некоторые возделываются в специальных условиях, выделяемых как *садоводство*. Садоводство — это интенсивная форма растениеводства, при котором ценность каждого отдельного растения или его продукта (например, плодов) достаточно высока для того, чтобы важнее было получать высококачественные отдельные экземпляры, чем большое количество или большую массу продукта. В садоводческой практике растения можно размножать и обрабатывать индивидуально для получения желаемого коммерческого продукта. В этой главе мы рассмотрим особенности культурных растений, растущих в ценозах, и физиологические приемы, используемые фермерами для повышения ценности получаемого продукта.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА

Режим питания посевов и отдельных растений аналогичен. Чем больше вносится определенного питательного вещества, тем выше урожай, если только используемая концентрация не токсична, не влияет на поглощение других элементов, не столь

высока, чтобы вызывать вредные осмотические эффекты из-за накопления солей в почве, и другие питательные вещества не лимитируют рост. Однако по мере увеличения доз вносимых минеральных веществ усиление роста, достигаемое каждой дополнительной прибавкой дозы, уменьшается. Поскольку стоимость удобрений остается постоянной, дальнейшее повышение урожаев путем дополнительного увеличения доз в конце концов перестает оправдываться; в этот момент достигается оптимальная урожайность с точки зрения стоимости единицы продукции.

Для достижения оптимальной продуктивности и экономии удобрений лучше равномерно вносить их в течение всего вегетационного периода, чем внести всю дозу за один раз. В последнем случае некоторые элементы, поглощаемые растением не сразу, могут быть адсорбированы глинистыми коллоидами и органическим веществом почвы и будут потребляться растением в течение вегетационного периода; однако большинство почв имеет ограниченную адсорбционную емкость, и избыточное количество внесенного удобрения может быть смыто до водного зеркала, а впоследствии — в реки и озера. Это вызывает эвтрофикацию — усиленный рост водорослей и других растений в озерах, до этого бывших чистыми из-за дефицита питательных веществ. Разработка удобрений с ограниченной растворимостью, таких как формальдегид с мочевиной, медленно высвобождающих питательные вещества, снизила подобные потери минеральных элементов. Это новшество представляет собой, по существу, возврат к одному из желательных свойств некоторых первоначальных органических удобрений вроде, например, костяной муки. Но современные удобрения такого рода лучше тем, что обеспечивают нужные вещества в контролируемом количестве и более доступны для потребителей.

Главные питательные вещества, используемые в сельском хозяйстве,— это азот, фосфор и калий (N, P и K). Большинство удобрений содержат один или больше этих элементов, и процентное содержание питательных веществ по закону должно быть указано на упаковке. Так, в удобрении с пометкой 5 : 10 : 5 содержится 5% (от общей массы) азота, 10% окислов фосфора и 5% окислов калия. Наиболее ценно то удобрение, в котором содержится больше питательных веществ не на общую массу, а на единицу цены, причем эти вещества находятся в медленно высвобождающейся форме. Дозы вносимых удобрений зависят от культуры и от естественного плодородия почвы. Более высокое содержание N в сравнении с P и K благоприятствует росту стеблей и листьев в ущерб репродуктивной активности. Поэтому под культуры, выращиваемые ради листовой массы, обычно вносят удобрения с более высоким содержанием азота, чем под другие культуры.

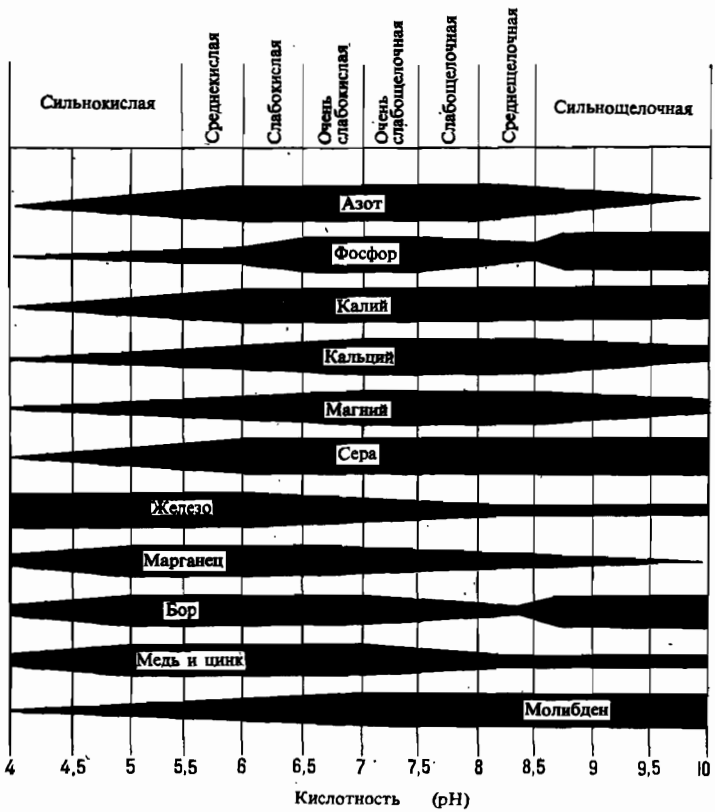


Рис. 14.1. Доступность для растения того или иного питательного вещества непосредственно связаиа с его растворимостью, зависящей в свою очередь от pH почвы. Ширина горизонтальиой полоски на графике показывает растворимость каждого элемента при разных значениях pH. Некоторые элементы (напрнмер, железо) становятся токсичными при тех значениях pH, при которых они очень хорошо растворимы. (Pratt. 1970. Plant Agriculture, W. H. Freeman and Company, San Francisco.)

Другие питательные вещества (помимо N, P и K) обычно не включаются в удобрения, так как почва обычно содержит их в достаточных количествах. Но если обнаружится дефицит микроэлементов, в почву можно внести необходимый элемент. Если в почве достаточно питательных веществ, но они недоступны из-за того, что почвенные условия делают их нерастворимыми, то можно изменить эти условия или опрыскать листья разбавленным раствором нужной соли. Листья способны поглотить достаточно солей для удовлетворения своих потребностей, если соответствующий элемент необходим лишь в малых количествах.

Одной из главных причин гибели или плохого роста растений бывает неподходящее значение pH почвы (рис. 14.1). В большинстве случаев затруднения возникают при кислых почвах. Обычно сельскохозяйственные культуры начинают страдать при pH ниже 5,5—6,0, а при pH ниже 5,0 повреждаются более серьезно. Основная причина повреждения растений на почвах с сильной кислотностью — часто не само по себе высокое содержание ионов H^+, а избыточная доступность железа (на тропических почвах также и алюминия). Когда из-за высокой кислотности эти элементы в больших количествах переходят в растворенное состояние, они становятся токсичными (рис. 14.1).

В то же время низкое значение pH лимитирует поступление некоторых элементов, например фосфора. Обычно кислотность почвы можно устранить путем добавления извести в виде карбоната или гидроокиси кальция. Щелочные почвы обычно встречаются реже и представляют для сельского хозяйства меньшую проблему, чем кислые. Однако высокая щелочность ($pH > 8$) может делать железо и фосфор относительно нерастворимыми и таким образом ограничивать рост растений. Нормализация режима питания включает доведение pH почвы до 6,0—8,0 с последующим внесением дефицитных элементов в количествах, равных их ежегодному выносу с урожаем. Потребность в добавочных веществах можно установить путем анализа почвы или листьев либо визуально по симптомам дефицита у растений.

Гидропоника и метод питательной пленки

Когда-то *гидропонику* (выращивание растений на питательном растворе) предлагали как метод решения сельскохозяйственных и садоводческих проблем в зонах, где нет хороших почв; однако в прошедшие с тех пор годы надежды на этот метод не оправдались. Хотя гидропоника эффективна в лаборатории или экспериментальной теплице, осуществлять ее в коммерческих масштабах труднее — в основном потому, что для хорошего роста необходима интенсивная аэрация корней; кроме того, растениям в растворе необходима опора. Тем не менее был разработан способ, который оказался весьма эффективным в интенсивном садоводстве, так как обеспечивал очень быстрый рост растений и большие урожаи. Он был назван методом питательной пленки, и в близком будущем, по-видимому, можно ожидать его широкого практического использования.

Суть этого метода состоит в основном в выращивании растений с корнями, погруженными на небольшую глубину в проточный питательный раствор (рис. 14.2). Путем загибания краев длинных полос черного полиэтиленового листа изготавлива-

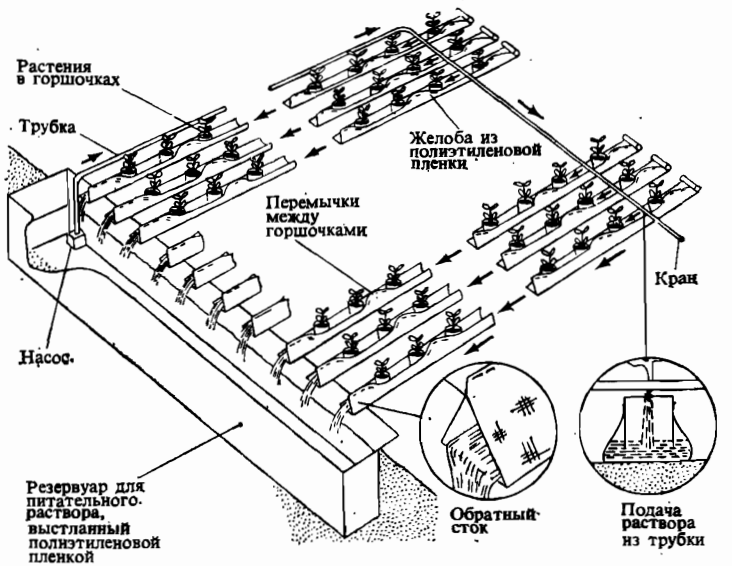


Рис. 14.2. Схема метода питательной пленки (Cooper A. Nutrient Film Technique of Growing Crops, London, Grower Books, 1976).

ются длинные желоба. Их устанавливают с небольшим наклоном, так что питательный раствор, поступая с одного конца, стекает вниз по желобу в резервуар, расположенный у его нижнего конца. Отсюда раствор откачивается к верхнему концу желоба, и таким образом раствор все время циркулирует. Растения размещают в верхней щели желоба в сосудах с непочвенной средой (торф с перлитом) и отверстиями в дне или же в блоках какого-либо материала вроде полиуретанового пенопласта, через которые могут проникать корни. Корни прорастают из своих сосудов или поддерживающих блоков в слой питательного раствора. Так как слой жидкости очень тонок и непрерывно течет, он содержит достаточное количество кислорода для корней. В этих условиях происходит очень быстрый рост. Поскольку растения никогда не страдают от нехватки воды, они растут непрерывно. Кислотность питательного раствора (оптимум pH 6—7) и количества воды и питательных веществ можно определять и корректировать. В крупномасштабных коммерческих системах это производится непрерывно путем автоматического контроля; измерительные приборы соединены с устройством для автоматического добавления по мере надобности воды, питательного раствора или фосфорной кислоты (для снижения pH).

Поскольку раствор питательных веществ течет по закрытым пластмассовым канавкам, потеря воды здесь исключена; по-

этому систему можно использовать в аридных зонах. В настоящее время она применяется главным образом в теплицах или питомниках; этот метод особо ценен для использования в питомнике, так как растения для продажи можно легко извлекать из субстрата, не повреждая корней. В будущем при увеличении стоимости транспорта эту систему можно использовать в сочетании с искусственным освещением для выращивания растений зимой в высоких широтах. Такая система позволяет полностью избавляться от вредителей и болезней, что исключает необходимость дорогостоящей (а иногда и опасной) борьбы с вредителями. Однако значительным недостатком такой системы была бы необходимость затрат на освещение и обогрев.

ПОТЕРЯ ВОДЫ РАСТЕНИЯМИ

У одиночного растения все листья будут транспирировать, так как они окружены сравнительно сухим воздухом. Однако в условиях полевой культуры нижние листья окружены преимущественно влажным воздухом в результате транспирации других листьев. Только верхние листья соприкасаются непосредственно с более сухой атмосферой. Кроме того, листья, расположенные ниже верхнего слоя, настолько ограничивают движение воздуха, что между растениями он становится насыщенным влагой. Поэтому нижние листья обладают значительно более низкой интенсивностью транспирации. Молекулы водяных паров диффундируют из насыщенного воздушного слоя в посеве в сухой воздух над посевом, и при относительно ровной поверхности насаждения (как, например, в посевах злаков) эффективной транспирирующей поверхностью становится, по существу, поверхность посева, а не всех отдельных листьев (рис. 14.3). Тогда безразлично, сколько растений в посеве или сколько листьев на растении; если листовой полог покрывает всю почву, потеря воды будет определяться площадью посева. Такой посев теряет относительно много воды — в дневное время примерно столько же, сколько испаряет открытая водная поверхность, такая, как озеро. Поскольку ночью большинство растений закрывает свои устьица, ограничивая таким образом транспирацию, суточная потеря воды посевом несколько ниже испарения с поверхности открытого водоема. Так как отдача воды каждой культурой составляет обычно определенную долю испарения с открытой водной поверхности, ее можно рассчитать по этому испарению или по количеству солнечного тепла, которое может расходоваться на испарение. Такие данные сейчас обычно можно получить от метеостанций.

Рост растений неизбежно зависит от воды, необходимой для создания тургора в растущих клетках. Поэтому урожайность культуры прямо связана с количеством доступной для расте-

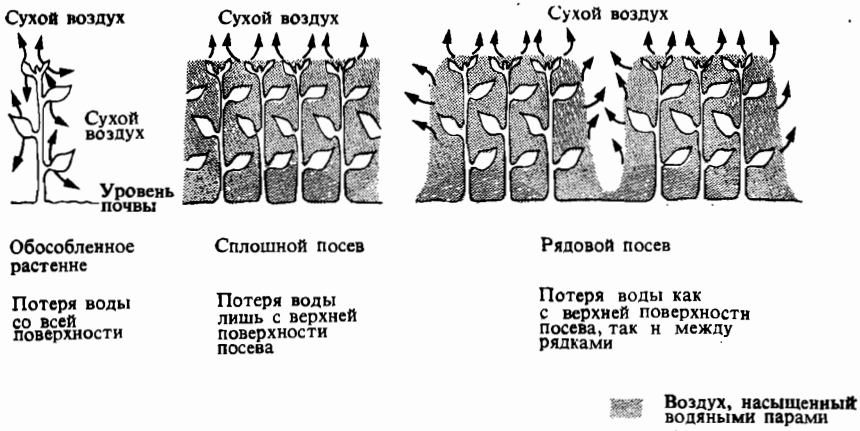


Рис. 14.3. Различия в транспирации одиночного растения и сообщества таких же растений в посеве. Одиночное растение теряет воду со всей своей поверхности, а растения в посеве лишь с открытой поверхности, так как воздух, окружающий нижние листья, насыщается водяными парами. Основная потеря молекул воды происходит там, где насыщенный влагой воздух встречается с сухим воздухом над посевом.

ния воды, бóльшая часть которой транспирируется. Поскольку в течение длительного периода приход воды должен быть равен его расходу, знание количества воды, транспирируемого культурой, позволяет определять норму орошения (потеря путем транспирации+просачивание — дождевые осадки = норма орошения). Это позволяет фермеру производить орошение только при необходимости и таким образом избегать ненужных затрат воды и энергии. В идеале поступление воды должно всегда уравновешивать ее транспирацию, но это часто практически неосуществимо. Растения различаются по способности переносить водный дефицит без угнетения роста. Однако для того, чтобы предотвратить потери урожая, орошение должно возмещать потери на транспирацию до того, как нехватка воды начнет ограничивать рост (рис. 14.4).

В зависимости от биологии данной культуры потери влаги могут варьировать от очень малой величины до количества, превышающего испарение с водной поверхности. Голая поверхность почвы быстро высыхает, ограничивая тем самым потерю воды из нижележащих слоев. Вот почему для сохранения воды в районах с ограниченным количеством осадков и без орошения почву оставляют под паром. Таким образом в почве можно сохранять бóльшую часть годовых осадков. Когда растения начинают расти, корни могут доставать воду из нижележащих слоев почвы. Потери воды затем возрастают до тех пор, пока посев не закроет полностью почву и не сформирует транспири-

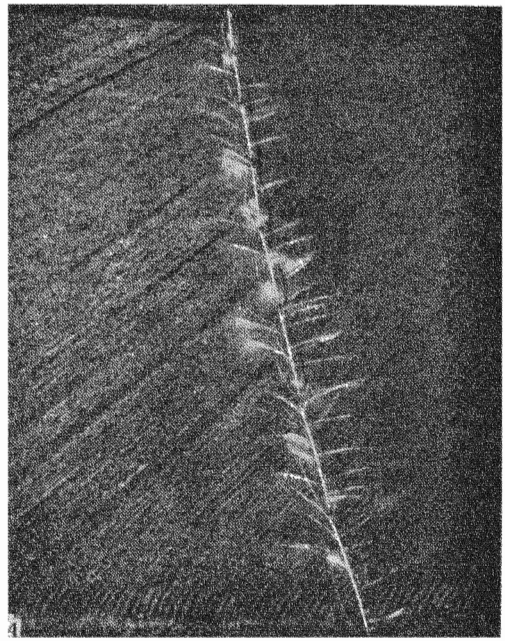
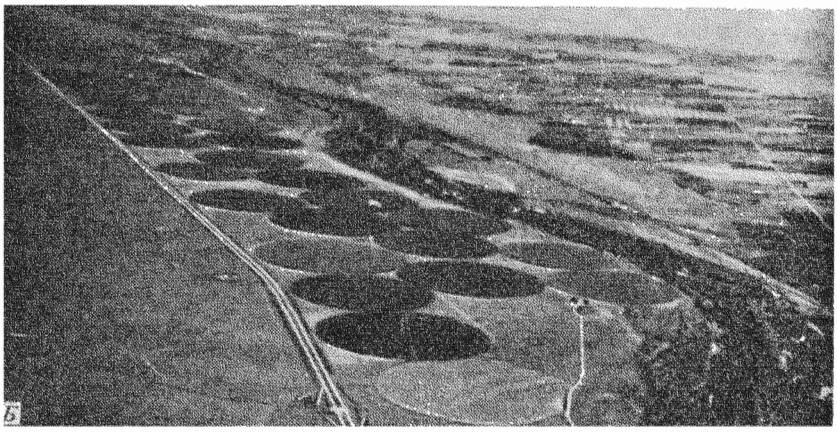


Рис. 14.4. В засушливых зонах почти невозможно выращивать культуры без дополнительного обеспечения их водой для транспирации и роста. Это особенно хорошо видно при наблюдении с борта самолета. Около гигантских оросительных установок, вращающихся вокруг центральной оси (*А*), образуются круги зеленой растительности диаметром более 1,5 км, расположенные среди сухого ландшафта (*Б*). На снимке показана кукуруза (*Zea mays*), выращиваемая на северо-востоке Колорадо, в зоне, где среднегодовое количество осадков составляет лишь 35 см. (С любезного разрешения H. R. Duke, D. F. Heermann, Agricultural Research Service, USDA Fort Collins, Colorado.)



рующую поверхность. Транспирация у рядковой культуры или плодовых деревьев может превышать потерю воды ровным посевом, так как они имеют бóльшую транспирирующую поверхность, чем площадь земли, на которой растут. Кроме того, между рядками может дуть ветер, перемешивая сухой воздух с

влажным. Поэтому норма орошения для рядковых посевов может быть больше, чем для сплошных, и она зависит в основном от общей поверхности посева.

Засоленность

Во всех орошаемых районах мира почва становится более соленой. Высокие концентрации NaCl и других солей в оросительной воде повреждают растения, так как осмотические эффекты тормозят поглощение воды, а натрий ингибирует ферменты в цитоплазме. Поэтому при накоплении соли растения становятся чахлыми и в конце концов перестают расти.

Поскольку в условиях сухого климата фактически вся поливная вода испаряется, засоленность почвы увеличивается несмотря даже на то, что оросительная вода обычно содержит лишь незначительные концентрации солей. Соли остаются в почве, и их количество медленно возрастает до тех пор, пока концентрация не начнет повреждать растения. В этот момент нужно либо прекратить сельскохозяйственное использование почвы, либо промыть ее избыточным количеством воды для удаления соли. Однако большие количества воды, необходимые для промывания, часто недоступны в зонах, требующих орошения.

Для того чтобы обойти эту проблему, можно использовать два пути. Первый путь — *капельное орошение,* обеспечивающее достаточным количеством воды отдельные растения, но не увлажняющее почву между ними. Оно осуществляется путем прокладки трубы вдоль каждого ряда растений. Отверстия в трубе расположены так, чтобы каждое растение получало необходимую ему воду, а на полив свободных участков вода не тратилась. Оросительная вода, даже если в ней содержится небольшое количество соли, имеет тенденцию вымывать соли в самую глубину корнеобитаемого слоя, в самом же этом слое вода остается пресной, так что накопление соли меньше вредит растениям. Капельное орошение используют для плодовых деревьев или таких растений, как салат, но оно неприменимо для культур сплошного сева, например пшеницы. Ясно, что этот метод может лишь отложить час расплаты, если климат абсолютно сухой. Однако в некоторых засушливых областях бывает и дождливый сезон, что приводит к промыванию почвы; в таких случаях описанный метод не только сохраняет воду во время сухого сезона, но даже позволяет использовать умеренно соленую воду, которая была бы вредна при орошении путем дождевания или затопления.

Другой путь — селекция на солеустойчивость. Солеустойчивые растения, *галофиты,* встречаются в природе. Они справляются с проблемой засоленности путем поглощения значитель-

ных количеств соли, в результате чего водный потенциал их клеток позволяет им всасывать воду даже из засоленной почвы. При этом соль накапливается в клеточных вакуолях, так что высокое содержание натрия не влияет на цитоплазматические ферменты. Опыты показали, что специальные линии некоторых растений, обычно не рассматриваемых как галофиты, могут обладать значительной устойчивостью к засолению. Например, солеустойчивая линия ячменя, выведенная Эмануэлем Эпштейном (Калифорнийский университет в Дэвисе), дает урожай в условиях такой засоленности, при которой обычный ячмень погибает. Дальнейшая селекция этой линии может дать сорт для выращивания на засоленных почвах.

СОЛНЕЧНЫЙ СВЕТ И ФОТОСИНТЕЗ

Количество фотосинтетически активного солнечного света, получаемое листом, зависит от его положения в листовом покрове. С увеличением освещенности отдельного горизонтального листа интенсивность фотосинтеза возрастает до определенного максимума, который достигается при освещенности значительно меньшей, чем на полном солнечном свету (рис. 14.5). Избыток света сверх этой насыщающей интенсивности тратится попусту, по крайней мере для данного листа. Поскольку верхние листья получают полный солнечный свет, они должны использовать его экономно. Эти листья сверху обычно ориентированы к падающему солнечному свету не под прямым, а косым углом. При таком угле данное количество света распреде-

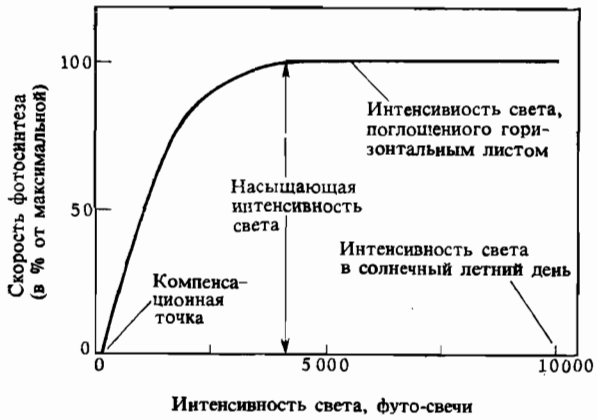


Рис. 14.5. Скорость фотосинтеза горизонтально расположенного листа в зависимости от интенсивности света. Обратите внимание, что насыщение листа светом наступает при интенсивностях намного ниже тех, которые наблюдаются в солнечный летний день. Следовательно, значительная часть световой энергии расходуется без пользы.

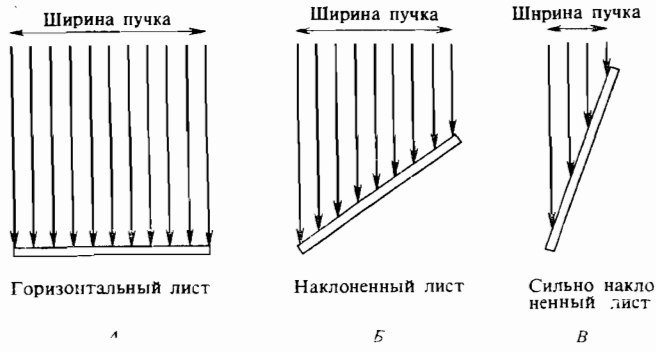


Рис. 14.6. При данной плотности квантов солнечного света, падающего на лист, горизонтальный лист (*А*) поглощает в целом большее число квантов, чем наклонно расположенный лист (*Б, В*). Верхние листья растений, эффективно использующих солнечный свет, обычно наклонены, тогда как нижние находятся в горизонтальном положении. Это обеспечивает максимальное поглощение квантов всем посевом.

ляется на бóльшую общую листовую поверхность, чем если бы листья располагались под прямым углом к нему (рис. 4.6). Поэтому освещенность поверхности листа снижается, но это не уменьшает фотосинтеза, так как сила света все еще сверхоптимальная. Если листья расположены наклонно, то большее их число может находиться в самом верхнем слое листвы и бóльшая листовая поверхность может функционировать с оптимальной эффективностью; поэтому фотосинтетической продукции получается больше, чем если бы все верхние листья были расположены горизонтально.

По направлению к нижним ярусам интенсивность света быстро снижается. Обычно листья прикрывают друг друга не полностью, так что лучи полного солнечного света все еще могут проникать через небольшие разрывы в верхней массе листвы и достигать нижних слоев. В других местах солнечному свету приходится проходить сквозь один или несколько листьев. Количество света, поглощаемое листом, различно в зависимости от содержания в нем хлорофилла, но обычно составляет около 90% от падающего излучения. Таким образом, второй ярус листьев получает 10% от полного солнечного света, а третий — 10% от 10%, т. е. всего лишь 1%. Если самые верхние листья лучше всего используют полный солнечный свет при их расположении под острым углом к лучам, нижние листья лучше функционируют при низкой интенсивности света, падающего под прямым углом; при этом единица листовой поверхности улавливает наибольшее количество света (рис. 14.7). Таким образом, у идеального растения нижние листья расположены горизонтально, а в каждом вышележащем ярусе наклон листьев возрастает, достигая максимума (почти вертикального по-

ложения) у самых верхних листьев. Селекционеры часто стремятся вывести именно такие растения (рис. 14.8).

Даже если самые нижние листья эффективно поглощают всю падающую энергию, они, вероятно, будут работать в режиме, близком к точке компенсации. Если лист получает недостаточно света даже для достижения этой точки (см. рис. 14.5), то он будет больше дышать, чем фотосинтезировать, и окажется, таким образом, излишним бременем для растения. Такие листья обычно стареют, желтеют и опадают.

Количество листьев в посеве выражают *индексом листовой поверхности* (ИЛП) — отношением суммарной поверхности листьев к площади покрытой растениями почвы. Например, если ИЛП равен 4, это означает, что над каждым квадратным метром почвы находится 4 м² листовой поверхности. Используя этот показатель, можно оценивать эффективность культуры в отношении накопления сухого вещества — конечного результата фотосинтетической активности. У культуры с горизонтальными листьями, например клевера, оптимальный ИЛП (количество листьев, при котором самые нижние листья находятся почти в точке компенсации) меньше, чем у культуры с преимущественно вертикальными листьями, например, пшеницы, так как вертикальные листья меньше затеняют нижележащую область, чем горизонтальные. Поэтому оптимальный ИЛП для клевера может быть равен 4, а для пшеницы — около 7. Используя эти данные, можно подобрать надлежащую тактику для выращивания трав. Если позволить растениям сформировать слишком много листьев, урожайность будет снижаться, так

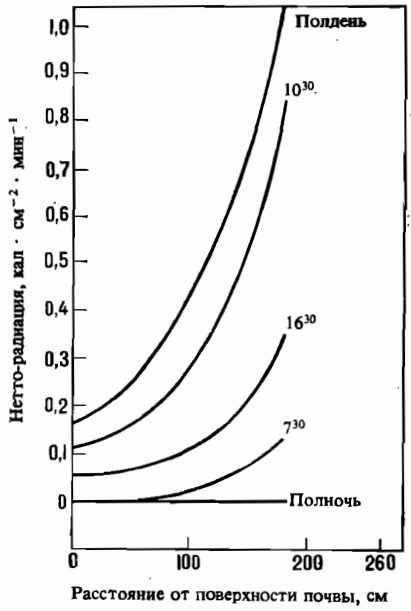


Рис. 14.7. Интенсивность света высока в верхнем ярусе посева, но постепенно снижается в нижних ярусах вследствие их затенения верхними листьями. У идеального растения листья в верхнем ярусе расположены почти вертикально, что обусловливает минимальное затенение одного листа другим, тогда как листья в основании растения расположены горизонтально, что обеспечивает наибольшее использование света пониженной интенсивности. Количество проникающей в посев солнечной радиации колеблется также в зависимости от времени дня: в полдень, когда солнце в зените, до нижних листьев доходит больше света, чем утром или вечером, когда солнце близко к горизонту.

Рис. 14.8. Культуриая свекла способиа образовывать сухое вещество быстрее, чем дикая, так как оиа имеет более эффективиое листорасположение. Причины этого объяснены на рнс. 14.6 и 14.7.

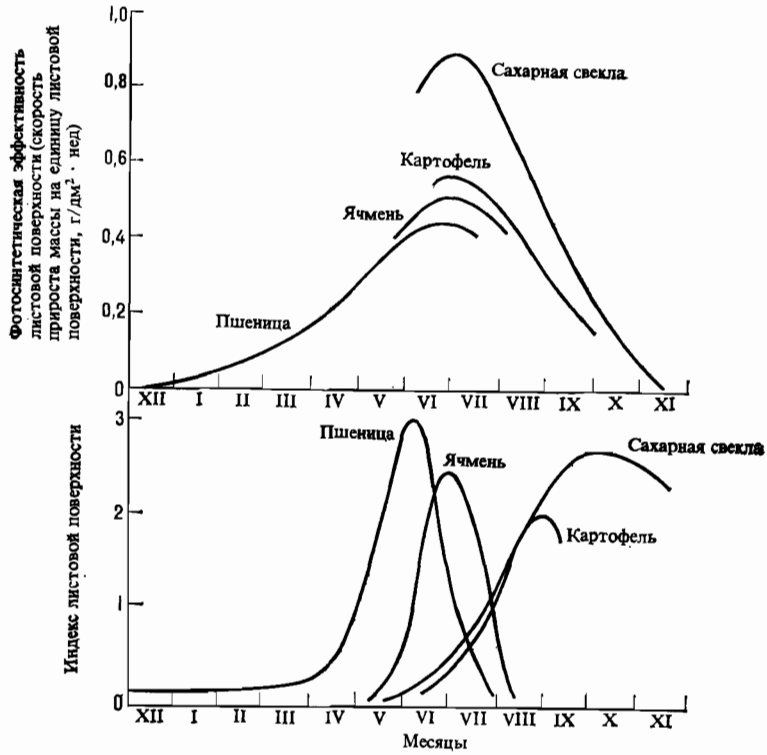


Рис. 14.9. Культуры различаются по фотосинтетической эффективности, что обусловлено не только изменениями количества солиечного света (максимальное — в конце июня), приводящими к изменениям эффективности каждого листа (верхний график), но и числом имеющихся у этих растеиий листьев (нижний график). Для оптнмального фотосинтеза посев должен иметь максимальную листовую поверхность в конце июня, что наблюдается, например, у ячменя. Поскольку у сахарной свеклы и картофеля площадь листьев в середине лета весьма незначительна, их общая продуктивность иизка, хотя каждый лист фотосиитезнрует с большой скоростью. Позже, в сентябре, площадь листьев увеличивается, но при слишком большом числе слоев листьев и снижеиии солнечиой радиации нижние листья сильно затеняются и поэтому больше дышат, чем фотосинтезируют. (Watson. 1947. Ann. Bot., 11, 41—76.)

как самые нижние листья будут функционировать ниже точки компенсации. С другой стороны, интенсивное стравливание приведет к такой потере листьев, что свет будет доходить до почвы, не использованный полностью для фотосинтеза. Поэтому самое лучшее — поддерживать ИЛП, близкий к оптимальному. Этого можно достичь, всякий раз стравливая или скашивая траву, как только ИЛП начинает превышать оптимум, с таким расчетом, чтобы ИЛП стал несколько ниже оптимального. Таким путем можно поддерживать оптимальную скорость накопления сухого вещества.

Цель регулирования листовой поверхности состоит в поддержании ее оптимальной величины при данной солнечной радиации. Очевидно, что эта величина варьирует в зависимости от интенсивности света и, значит, от времени года. Растительное насаждение может нуждаться в большей листовой поверхности для оптимальной скорости роста в середине лета, чем в начале или конце вегетационного периода, когда солнечный свет менее интенсивен. Этот факт становится важным при выборе сроков посева. В умеренных зонах холодная погода весной ограничивает ранневесенний посев культур. Часто культура развивает лишь очень небольшую листовую поверхность к середине лета, так что солнечный свет используется плохо; между тем культура продолжает расти, и ближе к осени площадь листьев становится выше оптимальной (рис. 14.9). Идеальная культура — та, которую можно высевать рано и которая быстро развивает листовую поверхность, так что солнечная радиация лучше всего используется в середине лета, т. е. тогда, когда она наиболее интенсивна. Выведение холодостойких сортов для ранневесеннего посева позволяет надеяться на увеличение урожаев.

ДВУОКИСЬ УГЛЕРОДА В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В густом посеве, где CO_2 используется быстрее, чем ее запас может пополняться в результате диффузии из воздуха над посевом, двуокись углерода, как и свет, может лимитировать фотосинтез (см. рис. 4.5). Ветер ускоряет перемешивание воздуха в посеве со свободной атмосферой и таким образом тоже пополняет количество CO_2 в посеве (рис. 14.10). Лимитируется ли фотосинтез светом или CO_2, зависит от интенсивности света, густоты стояния растений и скорости ветра. В замкнутых системах, таких как теплица, может быть практичным обогащение воздуха CO_2 (обычно достигаемое сжиганием газа или нефти), но очевидно, что это невозможно в поле. Наряду с увеличением фотосинтеза добавление CO_2 приводит к уменьшению фотодыхания, так как повышает отношение CO_2/O_2. Это про-

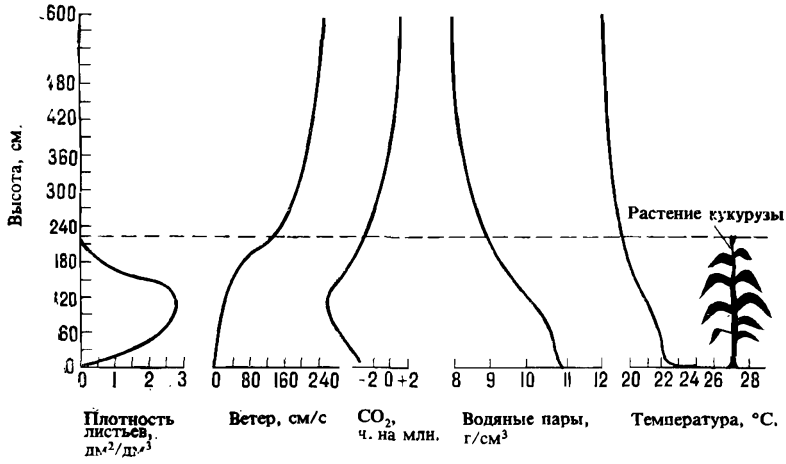


Рис. 14.10. В разных ярусах густого посева варьируют многие условия, в том числе концентрация CO_2. На этой схеме показано, каким образом те или иные показатели изменяются в посеве кукурузы. (Lemon et al. 1978. Science, **174**, 371—378.)

исходит потому, что один и тот же фермент цикла Кальвина — Бенсона может в зависимости от отношения CO_2/O_2 действовать и как RuBP-карбоксилаза, и как RuBP-оксигеназа (см. гл. 4).

РОЛЬ СВЕТА И ТЕМПЕРАТУРЫ В РЕГУЛИРОВАНИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ

Фотопериодический контроль цветения

Как мы видели в гл. 12, цветение многих растений регулируется длиной дня при участии фитохрома и эндогенных ритмов. Садоводы используют это для управления цветением некоторых ценных видов растений, чтобы поставлять их на рынок в благоприятное время. Например, хризантемы — короткодневные растения; в природе они зацветают при уменьшении длины дня осенью. Помещая над растениями источник искусственного света, можно предотвратить их цветение. За 6 недель до продажи растений искусственный свет выключают, и если естественные дни короткие, будет инициироваться цветение. Таким образом можно получать цветы на протяжении всей зимы. Цветки хризантемы можно также получить летом, закрывая растения от света на определенную часть дня.

Хотя практически обычно нецелесообразно использовать свет для регуляции цветения сельскохозяйственных культур в открытом поле, этот прием оказался полезным при выращивании сахарного тростника, у которого сахар запасается только

до цветения. При образовании цветков и плодов часть сахара превращается в семенах в крахмал. Цветение некоторых линий индуцируется короткими днями, и в этих случаях зацветание можно отсрочить путем прерывания длинной ночи кратковременным воздействием света (см. рис. 11.2). Это можно осуществить, освещая посевы прожектором в течение короткого периода каждую ночь. К сожалению, стоимость такого приема ограничивает его применение.

Образование и рост запасающих органов

Некоторые сельскохозяйственные растения и декоративные виды размножают с помощью запасающих органов. Один из известных примеров — клубень картофеля, представляющий собой расширение стебля. Клубнеобразованию способствуют прохладные ночи и короткие дни, хотя разные сорта различаются по реакции на эти факторы или по потребности в них. Длина дня воспринимается листьями; затем какое-то гормональное воздействие, еще не вполне выясненное, тормозит рост (путем растяжения) кончика горизонтального стебля (столона), вызывая тем самым превращение его в клубень. Есть данные в пользу того, что образованию клубней может способствовать увеличение количества абсцизовой кислоты и цитокининов.

Луковицы, формирующиеся после цветения из расширенных оснований листьев, окружающих неудлинившийся кончик стебля, перед прорастанием проходят период покоя. Умелое обращение с образующими луковицы культурами, такими, как тюльпаны, создало базу важной садоводческой индустрии в Нидерландах. Ключевым фактором здесь служит температура. Прохладные летние ночи способствуют перемещению углеводов, синтезируемых в зеленых листьях (источник), к развивающейся почке (потребитель) (см. гл. 8). После отмирания листьев образуется примордий почки для цветков будущего года. Для этого этапа благоприятны более высокие температуры поздним летом или во время хранения. Затем необходим период с низкой температурой (яровизация, см. гл. 12), прежде чем начнется растяжение цветоножки. Это обычно происходит в зимнее время, но луковицы можно заставить зацвести в помещении зимой, подвергнув их воздействию высоких температур (20 °С) в течение 4—6 недель, а затем температур 5—9 °С в течение примерно 6 недель. После этого перенос в тепло ведет к быстрому росту и цветению.

У двулетних корнеплодов, таких, как сахарная свекла, образование запасающего корнеплода происходит в первый год вегетации; затем растениям необходима холодовая яровизация перед цветением в последующее лето, но если культуру выращивают ради сахара, то уборку производят в первую осень.

Чем длиннее вегетационный период в первое лето и чем раньше формируется полный листовой покров, тем выше урожай. Однако, если семена высеять слишком рано, проростки могут яровизироваться, и в этом случае цветки появляются в первый сезон, а корнеплоды не образуются. Поэтому время посева имеет решающее значение. Положение несколько улучшилось в результате выведения сортов (особенно сахарной свеклы), требующих для яровизации длительного холодного периода; семена таких сортов можно сеять весной, и они не будут яровизироваться.

Выращивание растений при искусственном свете

В жилищах, экспериментальных лабораториях и в некоторых отраслях садоводства растения во все возрастающем масштабе выращивают при искусственном освещении. Некоторые комнатные растения, происходящие из тропиков, где они росли при сильном затенении в джунглях, могут выживать и расти при поразительно низкой освещенности; другие виды требуют дополнительного света, если нужно выращивать их не на открытом воздухе или в теплице, а в иных местах. Главная цель дополнительного освещения состоит, конечно, в снабжении энергией для фотосинтеза. Однако мы не должны упускать из виду то, что свет влияет и на форму растения (см. гл. 11) и что для получения здоровых, хорошо сформированных растений необходим свет надлежащего спектрального состава.

Для выращивания растений можно использовать много различных источников света. Главное при этом то, чтобы была обеспечена полезная радиация высокой интенсивности без избыточного выделения тепла. Этим требованиям лучше всего удовлетворяют люминесцентные лампы. В теплицах можно применять ртутные лампы, но они велики и выделяют значительное количество тепла, а также сильно излучают ближний ультрафиолет, который поглощается растениями без пользы и может даже вызывать повреждение. Обычные лампы «дневного света» или «холодные белые» люминесцентные лампы излучают наибольшую энергию не в главном фотосинтетическом диапазоне — они дают в основном полосу около 560 нм с меньшим пиком излучения при 475 нм (рис. 14.11). Специальные люминесцентные лампы «гро-люкс» (Gro-Lux) испускают свет, состав которого больше соответствует поглощению хлорофиллом, с высокими пиками излучения при 440 и 660 нм. Эти лампы для нашего глаза кажутся розовыми. Африканские фиалки, глоксинии и другие растения под этими лампами растут превосходно. Однако как стандартные люминесцентные лампы, так и лампы «гро-люкс» практически не дают света с длинами волн больше 700 нм; а поскольку свет этой области влияет как на

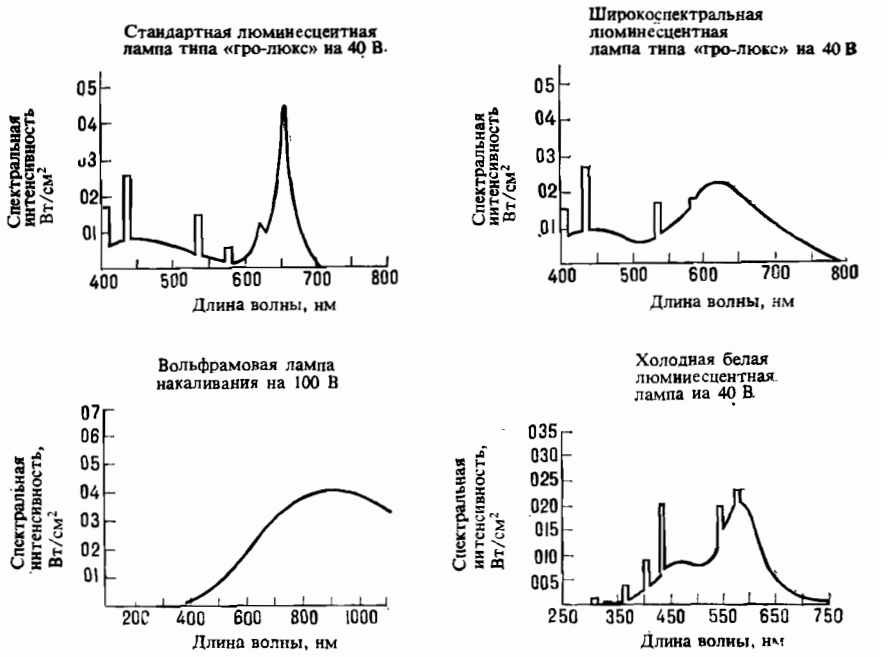


Рис. 14.11. Спектры излучения некоторых ламп, используемых в садоводстве.

фотосинтез, так и особенно на морфогенез, многие растения, получающие свет только от флуоресцентных источников, не растут оптимально. Возможны два решения проблемы: использование иных источников света или же добавление к люминесцентным лампам других ламп. Люминесцентные лампы «гролюкс» с широким спектром дают более сбалансированное освещение со значительным излучением в области более 700 нм, создавая условия для лучшего роста. Однако эти лампы очень дороги, и те же результаты можно получить с гораздо меньшими затратами, просто добавляя к стандартным флуоресцентным источникам несколько ламп накаливания. Имеются специальные ртутные лампы, испускающие свет при 660 нм или в зоне более 700 нм, но они слишком велики и к тому же действуют скорее как точечный источник света — не создают широкого однородного светового поля. Значение имеет не только свет основной морфогенной длины волны 720 нм: есть веские данные в пользу того, что свет в ближней инфракрасной области (720—800 нм) тоже способствует росту; растения, получавшие дополнительное освещение в этом диапазоне, более сходны по форме с росшими при солнечном свете. Поскольку лампы накаливания выделяют значительную часть энергии в этой облас-

ти (еще больше — в инфракрасной области, где энергия бесполезна и для нашего зрения, и для фотоморфогенеза), они удачно дополняют флуоресцентные лампы. Важно освещать растения не только одними лампами накаливания, так как у них недостаточно света в синей и красной областях по сравнению с дальней красной и инфракрасной зонами; эти лампы воспринимаются растениями в основном как источники дальнего красного света, при котором формируются растения неестественного вида, кажущиеся этиолированными.

В настоящее время индустриальные концерны прилагают значительные усилия, стремясь создать лампы, пригодные для массового использования в садоводстве. Такие лампы должны давать свет достаточной силы и подходящего спектрального состава, а также быть экономичными при установке и эксплуатации. Выпускаемые до сих пор лампы неоптимальны во многих отношениях: лампы «гро-люкс» по общему излучению света не так эффективны, как лампы дневного света или «холодные белые» люминесцентные лампы, и, кроме того, дороги, тогда как лампы накаливания излучают бóльшую часть своей энергии в инфракрасной области. В настоящее время наиболее экономично комбинированное применение флуоресцентных ламп и ламп накаливания, но здесь остается, конечно, широкое поле деятельности для усовершенствования.

ЗНАЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ ДЛЯ САДОВОДСТВА

Обрезка

Обрезка — один из старейших садоводческих приемов, используемых человеком для улучшения эстетических свойств и оптимизации продуктивности деревьев и кустарников. Он состоит в избирательном удалении некоторых ветвей с целью изменить тип роста. Удаление мертвой, больной или поврежденной древесины помогает сохранять растения здоровыми, устраняя возможные источники общего заражения. Если из ландшафтных соображений желательны кустарники или деревья определенной формы, эту форму можно создать путем обрезки ветвей, не соответствующих нужному типу. Обрезку можно также использовать для улучшения качества, а иногда и количества образующихся цветков или плодов. Общее прореживание благоприятствует проникновению в крону света и воздуха, увеличивая число листьев с оптимальной интенсивностью фотосинтеза; при избирательном прореживании удаляются слабые ветви, что усиливает рост остальных благодаря большей доступности для них воды и питательных веществ. Хотя обрезка и тормозит общий рост, уменьшая общее число листьев, оставшиеся ветви растут более энергично и продуктивно. Обще-

известным примером пользы от обрезки могут служить розы: если удалять у них слабые боковые побеги, а сильные подрезать, оставляя лишь одну или две здоровые почки, из этих почек вырастают мощные ветви с крупными цветками.

При удалении конца побега число ветвей увеличивается. Это связано главным образом с тем, что устранение источника ауксина (апикальной почки) нарушает апикальное доминирование в данной ветви и в результате боковые почки прорастают (см. гл. 9). Этот прием используется для создания более компактной кроны и может содействовать формированию плодов у таких деревьев, как яблоня, у которых плоды образуются на коротких боковых шпорах. Таким образом, обрезка перераспределяет ресурсы растения для получения желательной формы или продукта вместо беспорядочного и более слабого вегетативного роста.

Ювенильность

Растения, слишком молодые для образования цветков и плодов, называются *ювенильными*. Продолжительная ювенильность древесных растений часто создает экономическую проблему. Она определяет время, в течение которого плодовое дерево должно расти, чтобы дать урожай. Ювенильность важна и для лесоводов, поскольку она препятствует раннему образованию семян на мощных хвойных деревьях. Иногда листья у ювенильных деревьев (например, у *Eucalyptus*) отличаются по форме от листьев взрослого дерева. У других растений (например, цитрусовых) в ювенильный период могут быть колючки, а у взрослой формы их нет. Наконец, у третьих ювенильные черенки легко укореняются, а черенки взрослых форм не укореняются вовсе. В некоторых случаях ювенильность рассматривают с

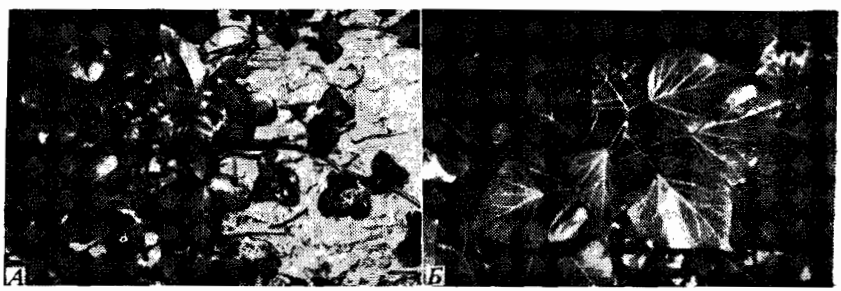


Рис. 14.12. Многие растения имеют различные ювенильные и взрослые формы. Хорошо всем известный плющ (*Hedera helix*) с его характерными листьями на самом деле представляет собой ювенильную форму (*А*). Взрослое растение — это высокий кустарник с простыми листьями (*Б*).

точки зрения садоводства как преимущество; например, ювенильная листва можжевельника более желательна для декоративных целей.

Причины ювенильности не выяснены, но определенную роль здесь, конечно, играет гормональный баланс. У плюща *(Hedera helix)* опрыскивание гиббереллином взрослой формы вызывает частичное обратное превращение в ювенильную форму (рис. 14.12). Видимо, гиббереллины имеют какое-то отношение к ювенильности хвойных деревьев; для более полного выяснения этого вопроса сейчас ведутся интенсивные исследования.

Размножение растений

Растения могут размножаться половым способом с помощью семян или же бесполым путем (вегетативно), используя определенную часть своего тела для воспроизведения целого растения. Почти все растения могут размножаться вегетативно, и этим они отличаются от животных, из которых лишь наиболее просто организованные могут увеличивать свою численность, не проходя через стадию половых клеток. Каждый способ размножения имеет свои преимущества и недостатки. Образование семян позволяет давать большое число потенциальных новых индивидуумов, которые затем разносятся ветром, водой и животными по обширной территории. Кроме того, поскольку

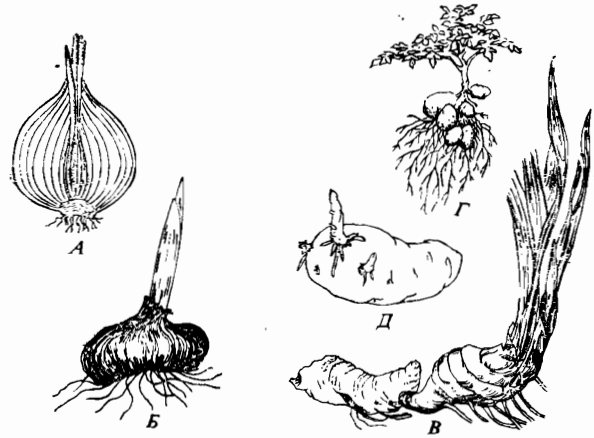


Рис 14.13. Запасающие органы используются для вегетативного размножения растений, так как у всех растений образуется по нескольку таких запасающих органов и каждый из них дает начало новому растению. *А.* Разрез луковицы лука (набухшие основания листьев). *Б.* Прорастание клубнелуковицы гладиолуса (утолщенный горизонтальный подземный стебель). *Г.* Растение картофеля *(Solanum tuberosum)* с клубнями (утолщенный подземный стебель). *Д.* Прорастание клубня картофеля. (Muller W. H. 1974. Botany. A Functional Approach, 3rd Edition, Macmillan, New York.)

Рис. 14.14. Некоторые растения размножаются вегетативно с помощью стелющихся стеблей. Изображенное здесь растение земляники образует усы, которые укореняются через определенные расстояния, давая начало новым растениям. (Muller W. H. 1974. Botany. A Functional Approach, 3rd Edition, Macmillan, New York.)

при образовании семян происходит обычно генетическая рекомбинация, возникают новые варианты, которые могут оказаться лучше приспособленными к новой и изменяющейся среде. С другой стороны, вегетативное размножение, давая меньшее число особей, обеспечивает «родительскую» поддержку и питание для раннего роста; проростки же в отличие от этого располагают лишь минимальным запасом питательных веществ в эндосперме или семядолях и должны быстро перейти на собственный фотосинтез. Вегетативное размножение обычно не способствует широкому распространению вида, и поскольку все особи генетически однородны, у них меньше возможностей приспособления к изменяющимся условиям среды. Этот способ имеет важное хозяйственное значение, так как позволяет размножать желательные сорта.

У многих растений имеются природные способы вегетативного размножения, используемые человеком с доисторических времен. Один из распространенных методов — размножение с помощью запасающих органов (луковиц, корневищ, клубней), способных давать новые растения (рис. 14.13). Стелющиеся стебли, столоны и усы могут в некоторых местах укореняться, и каждая точка укоренения способна дать независимое растение (рис. 14.14). Кроме того, садоводы разработали целый ряд искусственных способов вегетативного размножения. Эти способы, связанные с методами культуры клеток и тканей, по-видимому, будут играть в дальнейшем все возрастающую роль в коммерческом размножении растений. В этом разделе мы рассмотрим некоторые физиологические принципы, на которых основано размножение растений.

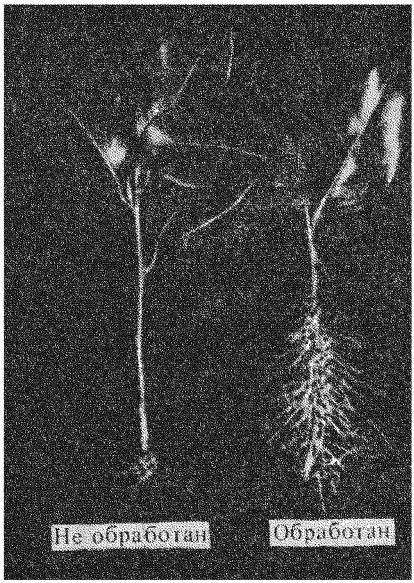


Рис. 14.15. Влияние ауксинов на заложение корней на черенках. Слева — необработанный черенок камелии, справа — черенок, обработанный раствором ИМК и НУК. (С любезного разрешения Boyce Thompson Institute for Plant Research.)

Прорастание семян. Многие виды культурных растений при благоприятной температуре и влажности прорастают без специальной обработки. Это результат длительной селекции человеком, направленной против покоя семян или необычных потребностей для прорастания. Однако семенам некоторых декоративных растений для прерывания покоя необходим свет или холод, который снижает в них содержание ингибиторов или повышает уровень стимуляторов прорастания (см. гл. 10, 11 и 12). У других семян имеется непроницаемая семенная оболочка, препятствующая поступлению внутрь воды и кислорода. В природе такие прочные семенные оболочки разрушаются постепенно бактериями. Поскольку это дает невыровненные посевы, такие семена можно скарифицировать (шлифовать) механически или химически с целью разрушения оболочки. Если предварительная обработка позволит воде и кислороду проникнуть в семя, оно быстро прорастет. Намачивание семян в воде или их промывание тоже можно применять для размягчения оболочки и удаления ингибиторов. Семена, нуждающиеся в свете, следует высевать на поверхность почвы, а семена, требующие холодовой обработки, увлажняют и помещают перед посевом в холодильник или вне помещения при температуре 2—7 °С на 1—4 месяца. При холодовой обработке важен доступ кислорода и влаги. Это обычно достигается *стратификацией* — помещением влажных семян между слоями смеси песка и торфа. Обработка гормонами для индукции прорастания используется не так широко, хотя для улучшения прорастания семян, нуждающихся в свете и холоде, можно применять гиббереллин.

Размножение черенками и прививкой. При размножении черенками срезают верхушку стебля и ее основание помещают в хорошо аэрируемую, влажную среду — почву или песок. Что-

бы предотвратить завядание этих отрезков без корней, часто поддерживают их влажность путем помещения в полиэтиленовый мешочек или создания водного аэрозоля. Образование каллуса и ксилемы, пролиферация камбия и закладка корней происходят в ответ на повышение концентрации ауксина в результате его базипетального перемещения из верхушки стебля. Укоренение можно улучшить небольшим прогревом почвы и обработкой поверхности среза синтетическими ауксинами, например индолилмасляной или α-нафтилуксусной кислотой (НУК) (рис. 14.15). На поверхности среза обычно развивается каллус и корни начинают расти около наружных краев сосудистых пучков или — у древесных растений — от молодой вторичной флоэмы. Некоторые черенки лучше укореняются без нанесения ауксинов, вероятно потому, что уже содержат их в достаточном количестве. Черенки, синтезирующие слишком мало собственного ауксина, нуждаются в его добавлении.

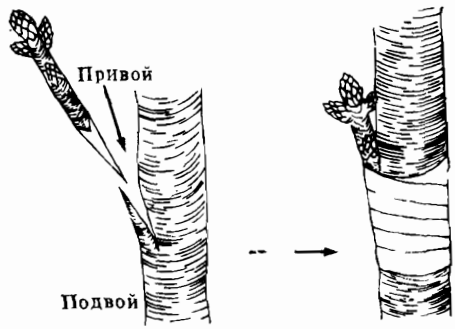


Рис. 14.16. При прививке привой с почками вставляют в расщеп стебля (подвоя). Это место крепко обвязывают и оставляют в таком виде до тех пор, пока ткани привоя и подвоя не срастутся. Ауксин, поступающий из почки, стимулирует образование сосудистого соединения между привоем и подвоем.

При прививке верхушку стебля или почку от одного растения *(привой)* вставляют в расщеп стебля другого растения *(подвоя)*, и они срастаются, образуя единую особь (рис. 14.16). Этот способ применяют тогда, когда корни подвоя более мощны или более устойчивы к болезням, чем корни растения, побег которого хотят получить. Место соединения обвязывают и обрабатывают воском или другим защитным материалом, чтобы предотвратить обезвоживание. В случае приживления черенка в результате дифференциации тканей подвоя в сосудистые элементы образуется сосудистое соединение между привоем и подвоем. Дифференциацию сосудов отчасти вызывает ауксин, синтезируемый верхушкой привоя и диффундирующий из его основания. В садоводстве получили распространение различные типы прививок. Выбор того или иного типа зависит от вида растений.

Использование тканевых культур. Успешное получение культур растительных тканей в лаборатории естественно привело к их использованию в садоводстве для размножения растений. Кусочек стерилизованной растительной ткани помещают на

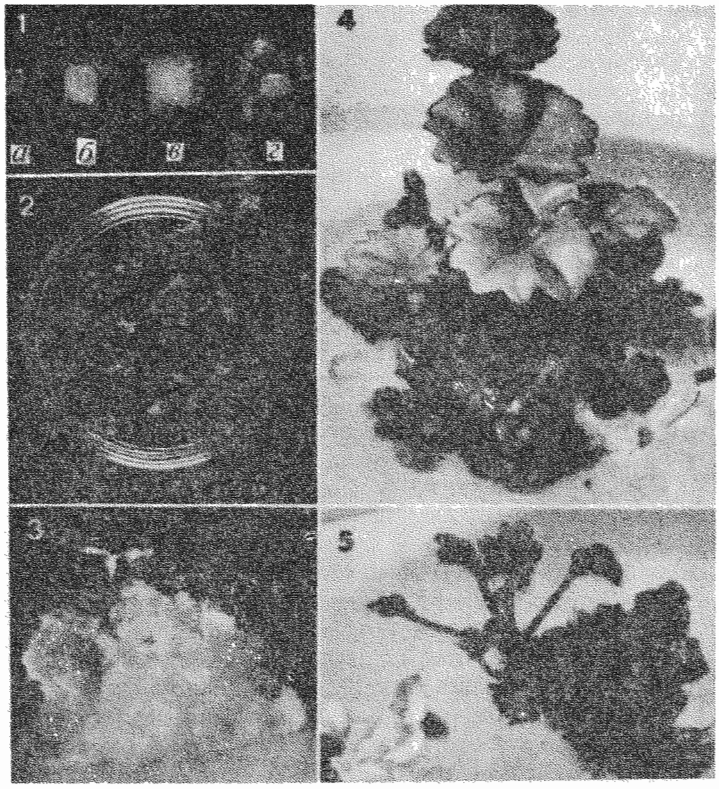


Рис. 14.17. Образование корней и побегов из недифференцированной сердцевины стебля у *Pelargonium* (герань). 1. Ткань сердцевины, выращенная на основной среде, содержащей ИУК (5 мкМ), бензиладенин и цитокинин (1 мкМ); *а, б, в* и *г* — 1-й, 15-й, 30-й и 60-й день соответственно. На 60-й день появились организованные клубеньки. 2. Крохотные растеньица с корнями и побегами, сформировавшиеся из изолированных клубеньковых телец (1, *г*). 3. Фрагменты почек, образовавшиеся на каллусе. Обратите внимание на железистые волоски на листьях. 4. Более крупные листья и почки. 5. Корень (показан стрелкой) сформировался из основания растущей почки. (Chen, Galston, 1967. Physiol. Plant., **20**, 533—539.)

агар, содержащий необходимые питательные вещества, а также ауксин и цитокинины, соотношение между которыми определяют экспериментальным путем. Ткань на такой среде быстро разрастается, образуя каллус. Растущую ткань можно многократно делить и таким образом получать ее в большом количестве из первоначального крошечного эксплантата. Изменяя гормональный баланс, можно вызывать образование корней и побегов (рис. 14.17). Получаемые растения отделяют от роди-

Рис. 14.18. Использование культуры тканей для размножения садовых растений в коммерческих целях. Апекс хризантемы отрезают и помещают в колбу со стерильным питательным раствором, содержащим 0,02 мг/л НУК и 2 мг/л кинетина, укрепляемую на вращающемся устройстве. Из апекса вырастает каллус (*А*), из которого затем могут сформироваться целые растения. Этот каллус распадается на многочисленные кусочки, которые продолжают расти. Примерно через 3 мес кусочки вынимают из раствора и помещают на твердую агаровую среду того же состава. В результате развивается множество крошечных растеньиц (*Б*, 4 мес). Эти растеньица можно разделить и поместить по отдельности на агар. Когда они подрастут (через 6 мес), их пересаживают в горшочки. Таким способом можно выращивать растения на продажу, причем все они будут идентичны первоначальному растению. (С любезного разрешения R. W. Langhans, Cornell University.)

тельского каллуса и выращивают обособленно на агаре до тех пор, пока они не станут достаточно крупными для высаживания в сосуды с почвой.

Более быстрый способ вегетативного размножения с помощью культуры тканей состоит в прямом отделении верхушек стебля и выращивании их на агаре. В этих условиях апекс образует каллус, и в конечном результате получается много не-

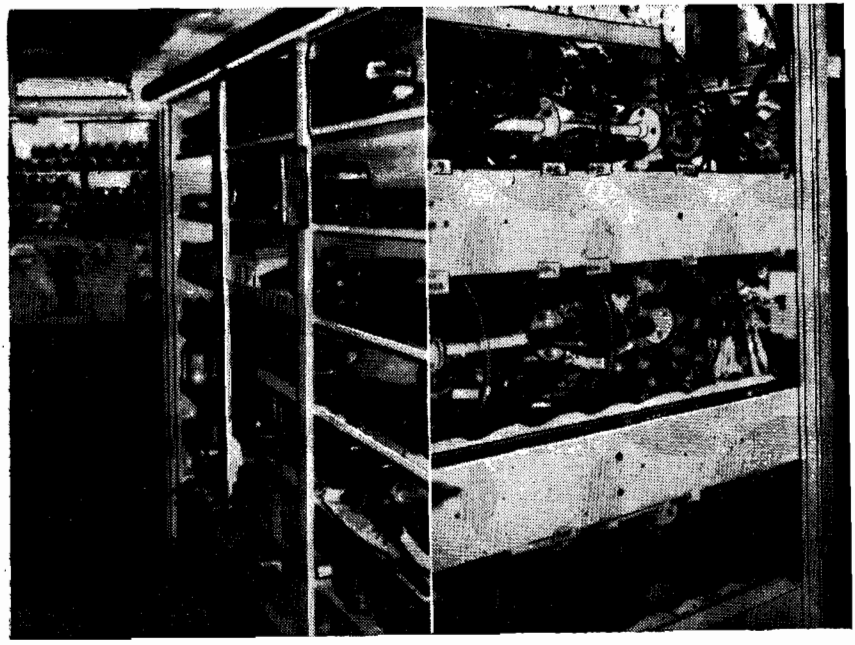


Рис. 14.19. Часть специальной установки для размножения культуры тканей в большом масштабе для коммерческих целей. Слева видны содержащие ткань и культуральную среду колбы, вращающиеся на клиностате, чтобы предотвратить гравитационную стимуляцию полярности и дифференциации. Справа показана термостатнрованная камера с регулируемыми условиями инкубации, в которой выращивается множество культур. (С любезного разрешения R. W. Langhans, Cornell University.)

больших побегов, которые можно выращивать отдельно и высаживать в сосуды (рис. 14.18). Главное преимущество этого метода заключается в том, что он благоприятствует быстрому клоновому размножению растений, семенное потомство которых расщепляется, а вегетативное размножение обычными способами происходит очень медленно. Этот способ использовали также для получения безвирусных линий растений, так как многие системные вирусы, перемещающиеся по флоэме, не проникают в апикальную точку роста, которая не связана с флоэмой.

Эти способы, сейчас весьма обычные, десятилетиями использовали для получения орхидей. Апекс побега орхидеи выращивают для получения массы ткани, которую можно затем разделить на множество кусочков. Эти кусочки вращают в питательных растворах, чтобы предотвратить развитие полярности и дифференциацию (рис. 14.19). Затем их пересаживают на пи-

тательный агар, где они формируют побеги, корни и развиваются в маленькие растеньица, которые позднее высаживают в сосуды. Сходные методы используют сейчас для гвоздик, хризантем и некоторых других растений. Вероятно, вскоре во многих крупных теплицах и питомниках будут оборудовать специальные помещения для получения растений из тканевых культур.

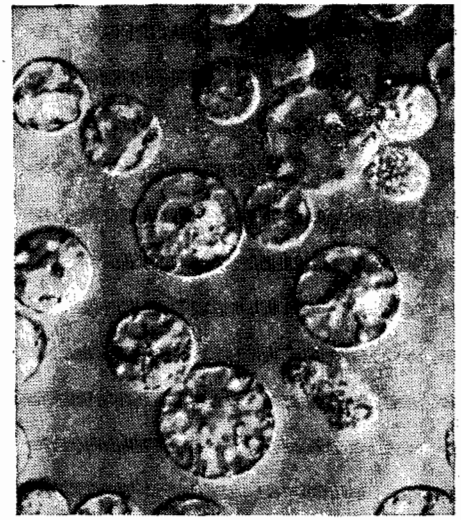


Рис. 14.20. Протопласты, полученные из суспензии культивируемых клеток табака (*Nicotiana tabacum*). Увеличение ×500 достигнуто с помощью контрастной оптической системы Номарского методом дифференциальной интерференционной микроскопии. Обратите внимание на сферическую форму протопластов с четко выраженной мембраной, на цитоплазматические нити, вакуоли, хлоропласты и ядра. (С любезного разрешения L. C. Fowke, University of Saskatchewan.)

Культура тканей почти наверняка окажется полезной при размножении древесных видов, которые не скоро дают семена или же не передают семенному потомству желаемые признаки. Недавно удалось вывести ряд быстро растущих линий хвойных деревьев, но, поскольку они много лет не образуют семян, размножение их представляет большую проблему. Сейчас ведутся интенсивные исследования, направленные на то, чтобы добиться образования и роста тканей хвойных в культуре с последующей регенерацией всего растения. Последняя фаза часто оказывается камнем преткновения, а без нее культура тканей имеет лишь ограниченную практическую ценность. Некоторые изолированные органы, такие, как корни, могут синтезировать нужные нам вещества, например алкалоиды; культура таких органов может быть экономически выгодна.

Использование культур клеток и тканей в селекции растений. Помимо того что культура тканей используется при вегетативном размножении растений, она может служить также средством для осуществления необычного пути их полового воспроизведения. Предположим, что мы имеем высокоурожайное культурное растение, восприимчивое к определенной болезни, и родственный, но не скрещивающийся с ним вид, устойчивый к данной болезни. Если их нормального скрещивания нельзя достичь с помощью опыления, то не существует никакого дру-

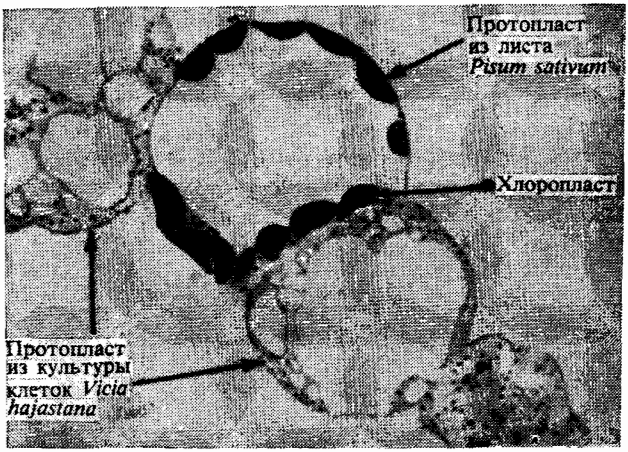


Рис. 14.21. Протопласт из листа гороха, слипшийся с несколькими протопластами, полученными из культуры тканей вики. Слипание протопластов достигнуто благодаря использованию высоких концентраций полиэтиленгликоля. Этот срез толщиной 1 мкм был окрашен толуидиновым синим. (С любезного разрешения L. C. Fowke, University of Saskatchewan.)

гого полового способа для введения в растение признака устойчивости к болезни. Однако сейчас стало возможным *парасексуальное слияние* культивируемых соматических клеток. Обычные растительные клетки не могут сливаться в культуре, так как их стенки препятствуют объединению протопластов. Однако с помощью смеси ферментов, разрушающих клеточные стенки, их можно растворить. Вначале для отделения одной клетки от другой используется пектиназа. Затем для разрушения стенок отдельных клеток применяют целлюлазу. Протопласты (содержимое живых клеток) можно затем собрать в виде осадка путем осторожного центрифугирования, обращаясь с ними как со свободноживущими микроорганизмами, лишенными оболочек (рис. 14.20). Если разрушение стенок производят в гипертоническом растворе, чтобы предотвратить разрыв протопластов, то изолированные («голые») протопласты остаются живыми. В соответствующих условиях у них может вновь образоваться стенка, они начинают делиться и затем регенерируют в целое растение. Если протопласты от двух разных видов растений смешать в присутствии индуцирующих слияние агентов, таких, как полиэтиленгликоль, то небольшая часть этих протопластов сольется друг с другом, образовав гетерокарионы (рис. 14.21), т. е. клетки, содержащие множество ядер от разных источников (рис. 14.22). При слиянии ядер могут образоваться настоящие *парасексуальные гибриды*.

После получения продуктов слияния необходимо иметь в своем распоряжении какой-либо селекционный метод, позволяющий отделить гибриды от продуктов самослияния клеток каждого исходного типа. Если протопласт одного вида устойчив к веществу А, но чувствителен к веществу Б, то последнее можно использовать для того, чтобы убить этот протопласт или продукты его внутривидового слияния. Если у протопластов другого вида обнаруживается обратная картина устойчивости и чувствительности к данным веществам, то для их уничтожения можно применить вещество А. В том случае, когда устойчивость к обоим этим веществам передается всем образовавшимся гибридным протопластам, они одни оказываются устойчивыми как к тому, так и к другому соединению. Таким образом, только гибридные (слившиеся) протопласты будут способны расти на среде, содержащей оба соединения. И наоборот, если, например, протопласт А автотрофен в отношении ауксина, но не цитокинина, а протопласт Б автотрофен в отношении цитокинина, но не ауксина, то в среде, не содержащей обоих этих гормонов, смогут расти лишь продукты их слияния.

Парасексуальные гибридные растения, возникшие из соматических клеток, вероятно, должны быть тетраплоидными. Дип-

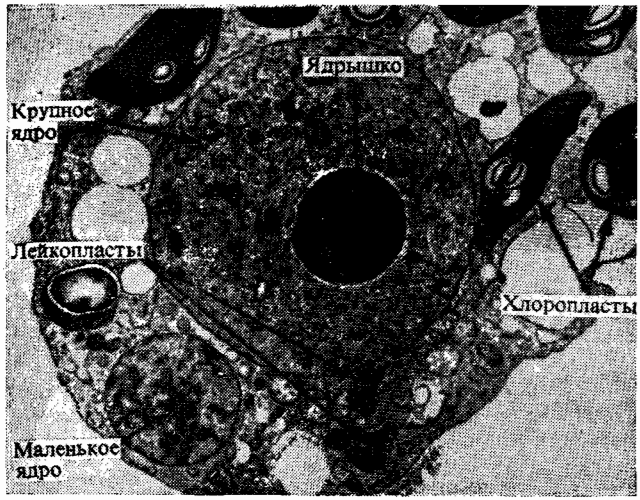


Рис. 14.22. Электронная микрофотография тонкого среза гетерокариона, образовавшегося путем индуцированного полиэтиленгликолем слияния протопластов из культуры клеток *Vicia hajastana* и клеток листьев *Vicia norbonensis*. Крупное ядро (с темным центральным ядрышком) и лейкопласты принадлежат *V. hajastana*, тогда как маленькое ядро и хлоропласты относятся к *V. norbonensis*. В таком гетерокарионе могут функционировать ядра и цитоплазматические органеллы обоих родительских протопластов. (С любезного разрешения L. C. Fowke, University of Saskatchewan.)

лоидные гибриды образуются в том случае, если исходные клетки гаплоидны. Такие гаплоидные клетки можно получить, выращивая в культуре микроспоры или незрелые пыльцевые зерна пыльников.

Данная область исследований переживает сейчас бурное развитие благодаря постоянному внедрению все новых методов. До сих пор полный цикл от выделения протопластов до регенерации целого растения был осуществлен лишь на немногих растениях (табак, петуния, морковь, спаржа, рапс), а парасексуальное слияние с получением гибридов достигнуто только у табака и петунии, представителей семейства Solanaceae. Пока не удалось добиться успешной регенерации у представителей семейств Gramineae и Leguminosae — двух самых важных семейств пищевых растений. Однако вполне вероятно, что гибридизация соматических клеток и регенерация целых растений будут осуществлены также и у представителей этих семейств, что в будущем сыграет важную роль в технологии улучшения культур (см. гл. 16).

Хранение убранного урожая

Так как плоды и овощи можно выращивать только в теплое время года, для снабжения ими населения в течение всего года необходимы какие-то способы их хранения. В прошлом в домах имелись прохладные подвалы, где на протяжении всей зимы хранились картофель, морковь и другие овощи. При хранении овощей в таких условиях происходили большие потери из-за их усыхания, а позже — и прорастания. Такие плоды, как яблоки, можно было хранить около двух месяцев, но к концу этого периода они уже были почти несъедобны. При современных методах хранения все это изменилось. Теперь в июне можно купить яблоки, убранные в сентябре предыдущего года, и они почти не отличаются от тех, которые были в продаже прошлой осенью. Овощи, которые раньше нельзя было долго хранить, сейчас можно покупать круглый год в замороженном виде.

Для успешного хранения замороженных овощей, таких, как зеленый горошек, важно как можно быстрее их заморозить сразу же после уборки. Горох погружают на короткое время в горячую воду, чтобы быстро инактивировать гидролитические ферменты, и немедленно замораживают. Если затем температуру поддерживать примерно на уровне температуры замораживания, то такой продукт в закрытых пакетах будет храниться неограниченно долго.

Однако в большинстве случаев при замораживании плодов их ткани разрушаются, и поэтому такой способ хранения часто неприемлем. Вместо этого яблоки, например, можно хранить при охлаждении примерно до 4 °С в контролируемой атмосфе-

ре, поддерживающей дыхание на минимальном уровне и предотвращающей высыхание плодов. При этом в окружающей среде обычно содержится мало O_2 (5%), что снижает интенсивность дыхания; однако концентрация O_2 не должна быть настолько низкой, чтобы вызвать анаэробное дыхание, так как это привело бы к большим потерям сухой массы. В атмосфере соответственно повышается уровень азота и вводится дополнительное количество CO_2, которая противодействует влиянию этилена в случае его образования плодами. Подобным способом яблоки можно хранить месяцами. Однако при хранении в них происходят определенные изменения, и, хотя такие яблоки выглядят свежими и хороши на вкус, в обычных условиях их можно хранить только в течение нескольких дней, так как они быстро становятся мягкими и начинают гнить.

Лук, картофель и корнеплоды тоже хранят при пониженной температуре. Для картофеля эта температура не должна быть слишком низкой, так как при температурах, несколько превышающих температуры замораживания, крахмал ферментативно превращается в сахар и в результате картофель приобретает непривычно сладкий вкус. Если это происходит, то срок хранения картофеля снижается. Для подавления прорастания и связанного с ним размягчения и усыхания луковиц, клубней или корнеплодов практикуется обработка растений ингибитором роста, таким, как гидразид малеиновой кислоты, за несколько недель до уборки.

РЕГУЛИРОВАНИЕ РОСТА РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ ХИМИКАТОВ

После того как было обнаружено, что растительные гормоны действуют как агенты, контролирующие рост и развитие, естественно, были сделаны попытки использовать эти соединения в сельском хозяйстве и садоводстве в качестве регуляторов роста растений. В этом разделе мы обсудим применение природных и искусственно синтезированных веществ для регулирования динамики роста той или иной культуры. Пестициды и гербициды будут рассмотрены в следующей главе. Во многих случаях надежды, возлагавшиеся ранее на значительное повышение урожая с помощью гормонов, не сбылись, так как гормоны обычно не усиливают фотосинтеза, который в конечном счете и является основой урожайности культуры. Кроме того, применение природных гормонов часто сопровождается разрушением их избыточных количеств в результате адаптивного метаболизма растения. Однако целый ряд химических соединений, полезных для регуляции роста растений, применяется уже в течение многих лет. Большинство из них структурно сходны с природными гормонами, но не идентичны им, поэтому они не сразу

разрушаются растением. Эти вещества часто вызывают тонкие изменения в метаболизме растения. Они могут изменить показатели урожая, увеличив количество какого-либо нужного компонента, или могут повысить качество, а не количество продукции. Недавно экспериментальным путем было показано, что при обработке нескольких различных растений высокомолекулярным спиртом *триаконтанолом* [$CH_3(CH_2)_{28}CH_2OH$], выделенным из люцерны *(Medicago sativa)*, усиливается рост проростков и повышается урожайность. Каким образом действует триаконтанол, пока неизвестно. В дальнейшем станет ясно, будет ли это вещество иметь какую-либо практическую ценность для повышения урожайности сельскохозяйственных культур. В настоящее время ни один известный гормон при обработке им растений не может повысить урожайность зерновых или продуктивность луговых трав; единственное исключение составляют антигиббереллиновые ингибиторы роста, которые делают это косвенным путем, предотвращая удлинение стеблей и тем самым *полегание* растений, т. е. пригибание их к земле под действием ветра. Основной путь повышения урожайности зерновых — это оптимизация доз вносимых удобрений и улучшение генетической природы сортов. Однако гормоны могут увеличить продуктивность плодовых растений, а регуляторы роста можно использовать для предотвращения послеуборочных потерь.

Ауксины

Применение синтетических ауксинов в садоводстве прямо связано с ролью природной ИУК в растении. В основном соединения типа α-нафталилуксусной кислоты (НУК) используют потому, что по своему действию они сходны с ИУК, но не расщепляются ферментами растений (рис. 14.23). В сельском хозяйстве ауксины применяют для разных целей. Ниже перечислены некоторые из них.

1. Стимуляция укоренения черенков. Основание черенка перед посадкой погружают в порошок, содержащий НУК или индолилмасляную кислоту.

2. Индукция цветения ананаса (фактически его вызывает индуцированное ауксином образование этилена). НУК действует обычно как ауксин.

3. Стимуляция завязывания плодов и индукция образования бессемянных томатов. Оба этих эффекта возникают в результате индуцированного ауксином роста перикарпия при отсутствии оплодотворения.

4. Прореживание плодов на ранних стадиях развития.

5. Предотвращение опадения плодов перед их уборкой. Эти два последних эффекта кажутся противоречащими друг другу и прямо противоположными, но оба они находятся под контро-

лем ауксина. Опадение, например, яблок ускоряется или замедляется в зависимости от времени внесения и концентрации ауксина. Ускорение опадения плодов, вероятно, происходит благодаря индуцированному ауксином образованию этилена. Прореживание на ранних этапах завязывания плодов необходимо для того, чтобы предотвратить образование слишком большого числа мелких плодов, тогда как на более поздних стадиях развития плоды должны удерживаться на дереве вплоть до их созревания.

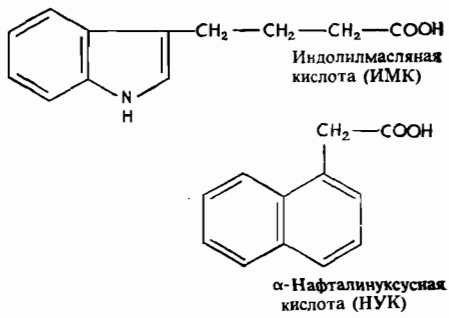


Рис. 14.23. Синтетические ауксины, используемые в садоводстве.

6. Ауксиноподобные гербициды рассматриваются в следующей главе.

Гиббереллины

При производстве гиббереллинов для сельского хозяйства используются культуры грибов, и растения обрабатываются очищенными природными продуктами. Обычно применяют гибберелловую кислоту ($ГК_3$), потому что это — единственный гиббереллин, производимый в больших количествах, хотя теперь в продаже имеется дорогая смесь $ГК_4$ и $ГК_7$, но она используется лишь в особых случаях. Гиббереллины применяются в следующих целях:

1. Повышение производства бессемянных сортов винограда. Под действием гиббереллинов образуются более крупные одинаковых размеров грозди с более крупными ягодами. Среди прочих эффектов гиббереллин вызывает удлинение плодоножки (стебелька), соединяющей каждую ягоду с гроздью, способствуя тем самым образованию более крупных ягод. По существу весь виноград, поставляемый на рынок, обрабатывается сейчас гиббереллином (рис. 14.24).

2. Обработка апельсинов, которая предотвращает старение кожуры, удлиняет сроки сбора урожая, а следовательно, увеличивает период продажи плодов.

3. Стимуляция образования цветочных почек и улучшение качества ягод у вишни.

4. Улучшение завязывания плодов на яблонях и грушах, особенно при неблагоприятной погоде.

5. Замена холодовой обработки в следующих случаях:

а) индукция цветения для образования семян (редис);

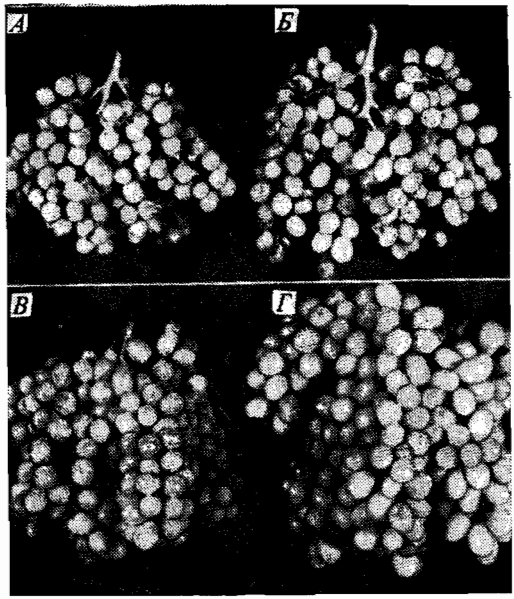


Рис. 14.24. Влияние гиббереллина на рост бессемянного сорта винограда Томпсон. *А.* Контроль. *Б, В, Г.* Виноград, обработанный гиббереллином (5, 20 и 50 ч. на млн. соотнетственно). (С любезного разрешения R. J. Weaver и S. B. McCune, University of California, Davis.)

б) стимуляция растяжения (сельдерей, ревень);

в) стимуляция более раннего образования цветков (артишок).

6. Образование гибридных семян у огурцов. В большинстве случаев огурцы высокоурожайных сортов представляют собой F_1-гибриды. Опрыскивание ГК индуцирует образование мужских цветков на тех растениях, у которых обычно формируются лишь женские цветки. Поэтому на соседних растениях другой линии, образующих только женские цветки, семена получаются гибридными.

7. Стимуляция образования солода. Добавление ГК к прорастающему ячменю в процессе приготовления пива способствует синтезу α-амилазы, в результате чего повышается и ускоряется образование солода. Поскольку солод служит сырьем в пивоварении, этот метод можно использовать для увеличения производства пива.

8. Повышение урожайности сахарного тростника. ГК стимулирует растяжение стеблей сахарного тростника, оставляя без изменения концентрацию сахара, в результате чего чистый выход сахара увеличивается.

Цитокинины

Основное применение цитокининов определяется тем, что они замедляют старение и способствуют сохранению зеленой окраски листьев. Для этого применяют главным образом искусственно синтезированный высокоактивный цитокинин — *бензиладенин*. Обработка им остролиста, который используют как праздничное украшение, позволяет производить уборку растения за много недель до его использования. Чтобы увеличить сроки хранения зеленых овощей (рис. 14.25), таких, как спаржа, спаржевая капуста, сельдерей, их можно было бы обрабатывать после уборки раствором бензиладенина. Однако такое применение этого препарата пока еще не разрешено. Поскольку цитокинины имеют сходство с компонентами нуклеиновых кислот, они, возможно, обладают цитотоксическими свойствами и до тех пор, пока не проведены соответствующие токсикологические исследования, их использование, вероятно, будет запрещено.

Этилен

Этилен находит широкое применение, но, так как он представляет собой газообразное вещество, его можно использовать только в замкнутом пространстве. Сам этилен используется для ускорения созревания транспортируемых в незрелом состоянии плодов, таких, как бананы, во время их хранения. Это дает большую выгоду, так как зеленые бананы — жесткие и поэтому

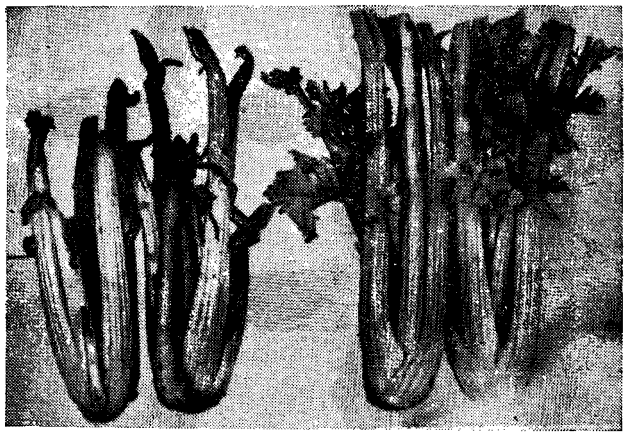


Рис. 14.25. Два стебля сельдерея справа были обработаны бензиладенином в концентрации 10 ч. на млн., а слева — не обработаны. (С любезного разрешения S. H. Wittwer, Michigan State University Agricultural Experiment Station.)

Рис. 14.26. Этрел можно использовать для обеспечения одновременного созревания плодов перед их механической уборкой. Слева — необработанные томаты, в основном еще зеленые, справа — томаты, обработанные этрелом в концентрации 250 ч. на млн., созрели одновременно и покраснели. (С любезного разрешения W. L. Sims, University of California, Davis.)

не так легко бьются и портятся, как зрелые. Мягкие созревшие бананы можно затем благополучно перевезти в магазин из близлежащего склада. Недавно в продаже появился жидкий, выделяющий этилен химикат — 2-хлорэтилфосфоновая кислота (торговое название — этрел или этефон). Растения опрыскивают этим веществом при слабокислом pH. После поступления его в клетки и контакта с цитоплазмой, имеющей примерно нейтральный pH, оно разрушается с высвобождением газообразного этилена. Это соединение начинает использоваться в сельском хозяйстве для многих целей. Его действие основано главным образом на том, что выделяющийся этилен производит обычные для него эффекты.

1. В практическом отношении наиболее важное значение имеет применение этефона на плантациях каучуконосных деревьев в Юго-Восточной Азии. Дело в том, что это соединение способствует вытеканию из них латекса. Когда на каучуконос-

ном дереве делают надрез, латекс течет какое-то время до тех пор, пока рана не заживет. Этефон замедляет заживление надреза, в результате чего вытекание латекса продолжается в течение более длительного периода. Таким образом, выход латекса повышается без увеличения числа надрезов.

2. Стимуляция одновременного созревания и окрашивания плодов. Это действие этефона имеет особую ценность при уборке томатов машинным способом за один прием (рис. 14.26).

3. Ускорение опадения плодов, облегчающее их механическую уборку. Существует потенциальная возможность использования этого соединения при сборе целого ряда плодов, таких, как виноград, вишня и цитрусовые.

4. Стимуляция образования женских цветков у тыквенных (огурцы, тыква и дыня), что приводит к увеличению числа плодов, образующихся на одном растении.

5. Инициация цветения и регуляция созревания ананасов.

Синтетические ингибиторы роста

В настоящее время природный ингибитор абсцизовая кислота не нашла никакого практического применения из-за ее высокой стоимости. Однако разнообразные синтетические ингибиторы роста интенсивно используются при хранении урожая и в садоводстве. Первым синтетическим ингибитором роста, получившим широкое применение, был гидразид малеиновой кислоты, который препятствует прорастанию во время хранения лука, картофеля и некоторых других корнеплодов (рис. 14.27), а также образованию боковых побегов у растений табака с отрезанной верхушкой.

Целый ряд доступных в настоящее время ростовых ретардантов может по существу выполнять аналогичные задачи. Наиболее подходящий ретардант подбирается в каждом конкретном случае в зависимости от вида растения и желаемого эффекта. Большинство ретардантов ингибирует синтез гиббереллина в растениях, что приводит к карликовости. Кроме того, ретарданты противодействуют любым эффектам, производимым гиббереллином. К таким ингибиторам относятся «ССС», «Алар» (или «Б9»), «АМО-1618», «Анцимидол» и «Фосфон». Они применяются для следующих целей:

1. Предотвращение полегания пшеницы. При высоком уровне плодородия почвы в условиях влажного климата, такого, как в Западной Европе, пшеница непосредственно перед уборкой часто пригибается к земле под тяжестью колосьев, и тогда ее невозможно убирать механическим способом. Внесение в почву ингибитора ССС приводит к образованию короткого прочного

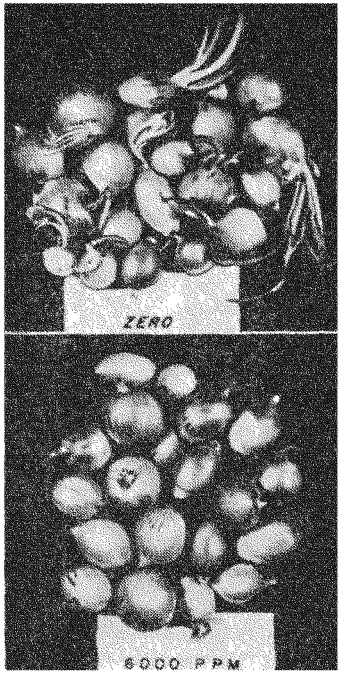


Рис. 14.27. Предварительная обработка лука синтетическим ингибитором роста — гидразидом малеиновой кислоты — препятствует его прорастанию во время последующего хранения (нижний снимок). На верхнем снимке — необработанный лук. (С любезного разрешения F. M. R. Isenberg, Cornell University.)

стебля, что предотвращает полегание растений.

2. Уменьшение высоты декоративных растений, таких, как пуансеттия, хризантемы и лилии. С коммерческой точки зрения оптимальная высота цветущих декоративных растений должна составлять около 30—45 см, тогда как обычно их высота достигает 1 м и более. Обработка ретардантами листьев молодых растений или внесение этих веществ в почву не оказывает влияния на размеры цветков, но сильно укорачивает стебли (рис. 14.28).

3. Регуляция роста кустарников. Это особенно важно, когда кустарники растут вдоль дорог (даже если они выращиваются для декоративных целей) или под высоковольтными линиями. При опрыскивании растений после распускания почек, но до растяжения стеблей число листьев не уменьшается, тогда как стебли укорачиваются и при этом отпадает необходимость в частой обрезке.

4. Специфическое влияние на качество плодов или их созревание. Было выявлено, что ретарданты производят целый ряд самых разнообразных эффектов. Один из таких примеров — влияние ретарданта «Алар» на плоды древесных пород. Он ускоряет созревание ягод вишни и развитие их окраски. Ягоды становятся более плотными, что облегчает их уборку.

Из сказанного выше должно быть ясно, что исследования по физиологии растений привели к открытию многих явлений, которые были использованы в садоводстве для создания более эффективных и экономически более выгодных приемов повышения урожайности сортов или улучшения их качества. Учитывая ту быстроту, с которой новые научные данные прокладывают путь в практику сельского хозяйства, мы вправе ожидать, что следующие несколько десятилетий будут свидетелями дальнейших удивительных преобразований в способах выращивания человеком культурных растений. Это будет благодатное время для экспериментальной ботаники.

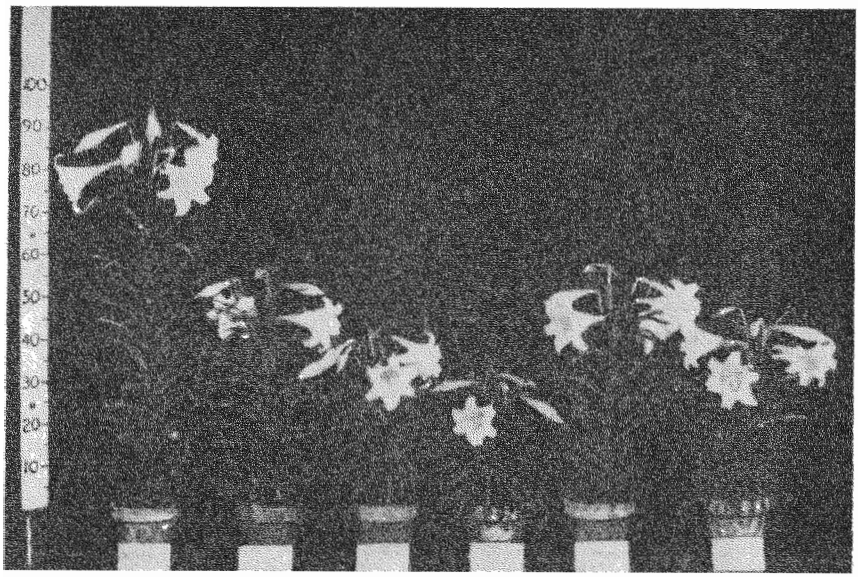


Рис. 14.28. Применение ростовых ретардантов уменьшает высоту стеблей у многих декоративных растений, что делает их более ценными с коммерческой точки зрения. Анцимидол [α-циклопропил-α-(4-метоксифенил)-5-пиримидинметанол] (торговое название A-REST) использовали для подавления роста лилии длинноцветковой. Обработку препаратом проводили после того, как растения достигали высоты около 15 см. Слева направо: без обработки; 0,25; 0,5 и 1 мг (препарат вносили в почву); 50 и 100 ч. на млн. (опрыскивали листья). (С любезного разрешения J. G. Seeley, Cornell University.)

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Когда растения выращивают в условиях интенсивного сельского хозяйства с целью получения более высоких урожаев, возникают особые проблемы, решение которых должно быть основано на знании физиологии растений. Минеральные элементы, вносимые в почву как удобрения, нельзя применять в избыточных дозах, потому что это может принести вред как самим растениям, так и окружающей среде. *Эвтрофикация,* т. е. интенсивный рост растений в водоемах, которые ранее не зарастали, возможно, происходит в результате применения повышенных доз минеральных удобрений, вымываемых из почвы. Решению этой проблемы может помочь создание удобрений с ограниченной растворимостью. Причиной плохого роста растений может быть неподходящее для них *значение pH почвы.* Обычно неблагоприятны для растений низкие значения pH, обусловливающие токсичность железа и алюминия, а также недостаток фосфора. Внесение в почву *извести* может предотвра-

тить эту опасность. Щелочные почвы с низким содержанием доступного для растений железа и фосфора можно улучшить внесением кислоты или продуцирующих кислоту систем. Для оптимального снабжения растений элементами питания и водой их можно выращивать в питательных растворах с помощью метода питательной пленки.

Оптимальное обеспечение растений водой при *ирригации* должно быть основано на данных об интенсивности транспирации и уровне водного дефицита, приводящего к подавлению роста. Эффективное использование солнечного света, поглощаемого листовым покровом, зависит от точного знания углов между листьями и стеблем, взаимного затенения листьев и интенсивности света, лимитирующего фотосинтез. *Индекс листовой поверхности,* т. е. отношение площади листьев к покрываемой ими площади почвы, варьирует в зависимости от культуры; регулирование его величины позволяет получать хорошие урожаи. Повышение концентрации CO_2 в окружающем воздухе способствует росту растений при выращивании их в закрытых помещениях или в теплицах. Однако применение такого метода в больших масштабах в полевых условиях вряд ли возможно.

Контролируя *фотопериод,* можно повышать урожайность культур путем регуляции цветения, плодоношения, формирования клубней, луковиц и корнеплодов, а также опадения плодов, покоя и старения. При выращивании растений в закрытых помещениях важное значение может иметь облучение их светом различной длины волны, что достигается с помощью дополнительных флуоресцентных источников и ламп накаливания. *Ювенильность* — стадию развития растений, во время которой не происходит цветения и плодоношения, — можно иногда регулировать, воздействуя на растения гормонами. *Вегетативное размножение* используют для получения множества генетически идентичных растений.

Прорастание семян можно регулировать с помощью температуры, света и генетических манипуляций. *Обрезка* — искусственное придание определенной формы древесному растению — применяется как средство повышения его продуктивности и жизнестойкости, а также для эстетических целей. *Прививка привоя* на *подвой* часто помогает получать более крепкие и продуктивные растения. Для размножения растений на искусственных средах используют клетки, ткани и даже протопласты. При этом обычно формируется быстро растущий *каллус,* из которого можно получить в больших количествах дифференцированные органы и в конечном счете целые растения.

Протопласты, т. е. клетки, у которых ферментативно были разрушены стенки, применяют для *соматической гибридизации.* Продукт слияния двух протопластов может образовать новую стенку, приступить к делению и затем дать начало растению

нового типа. Культуру отрезанных от стеблей апексов можно использовать как метод «лечения» растений от системных вирусов. Условия послеуборочного хранения плодов и запасающих органов могут существенно влиять на длительность этого периода и качество продуктов. Большое значение часто имеет при этом контроль температуры и состава газовой фазы.

Для регулирования роста и продуктивности культур можно использовать химические соединения. *Ауксин* применяется для стимуляции образования корней, индукции цветения и завязывания плодов, регулирования числа плодов и избирательного умерщвления растений. *Гиббереллины* повышают урожайность бессемянных сортов винограда; улучшают качество цветков и плодов цитрусовых, вишни, яблонь и груш; заменяют в некоторых случаях холодовую обработку; помогают получать гибридные семена, способствуя образованию цветков только одного пола у однодомных растений; повышают выход сахара в сахарном тростнике, а также увеличивают содержание *амилазы* в солоде, который используется при производстве пива. *Цитокинины* регулируют старение отделенных органов растения, а *этилен* — созревание плодов, вытекание латекса, опадение плодов, инициацию цветения и проявление пола. Различные синтетические химикаты могут найти применение в сельском хозяйстве благодаря тому, что они способны подавлять рост придаточных почек, препятствовать избыточному разрастанию стеблей и их *полеганию,* а также улучшать качество плодов многих важных культур.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bleasdale J. K. A. 1973. Plant Physiology in Relation to Horticulture, London, Macmillan.

Hartman H. T., Kester D. E. 1975. Plant Propagation — Principles and Practices, 3rd es., Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.

Janick J., Schery R. W., Woods F. W., Ruttan V. W. 1974. Plant Science, 2nd ed., San Francisco, Freeman.

Milthorpe F. L., Morby J. 1976. An Introduction to Crop Physiology, New York, Cambridge University Press.

Nickell L. G. 1978. Plant Growth regulators, Chemical and Engineering News, **56** (41), 18—34.

Weaver R. J. 1972. Plant Growth Substances in Agriculture San Francisco Freeman.

Wittwer S. H. 1971. Growth Regulants in Agriculture Outlook on Agriculture, **6**, 205—217.

ВОПРОСЫ

14.1. Что подразумевается под «законом убывающего плодородия почвы? Как он влияет на сельскохозяйственную практику?

14.2. Если какой-либо микроэлемент в почве недоступен для растений, каким образом можно избавить их от такой недостаточности?

14.3. Почему значение pH почвы важно для роста растений?

14.4. Представьте, что вы агроном, выращивающий в поле картофель (или

сахарную свеклу, или пшеницу). Если бы это было возможно, то какой метаболический процесс (или процессы) в данном растении следовало бы, по вашему мнению, подавить или замедлить, а какой — ускорить, чтобы получить более высокий урожай на бедной почве? Обоснуйте свой ответ.

14.5. Почему растения часто лучше растут в культуре питательной пленки, чем в питательном растворе? Как можно было бы улучшить рост растения, корни которого погружены в раствор с оптимальным содержанием питательных веществ?

14.6. В каком случае интенсивность транспирации больше — у обособленного растения или у такого же растения в густом посеве той же культуры? Обоснуйте коротко свой ответ.

14.7. Объясните, почему урожайность культуры часто выше, если она транспирирует больше воды.

14.8. Почему для полевой культуры выгодно быстро расти в начале вегетационного периода?

14.9. В листовом пологе культуры, состоящем из четырех ярусов, два листа, один из которых находится на полном солнечном свету в самом верхнем ярусе, а другой — в одном из нижних, существуют в условиях, по-разному влияющих на фотосинтез. Какие условия среды различаются и как оба листа функционируют, если их эффективность близка к оптимальной?

14.10. Почему индекс листовой поверхности (ИЛП) важен для фотосинтеза в посеве и как оптимальный ИЛП варьирует в зависимости от интенсивности света?

14.11. Как вы объясните тот факт, что «теневыносливые» растения значительно более эффективно используют энергию света низкой интенсивности, чем «светолюбивые»?

14.12. Сравните и противопоставьте между собой физиологические процессы, протекающие в растении, растущем обособленно, и в таком же растении, растущем в тесном сообществе с другими растениями того же вида.

14.13. Обсудите некоторые физиологические принципы, на которых основано: а) хранение луковиц, б) вегетативное размножение и в) индукция прорастания семян.

14.14. Какими свойствами должны обладать лампы, используемые в качестве единственного источника света при выращивании растений?

14.15. Объясните, почему культура клеток и тканей растений занимает определенное место в сельском хозяйстве и садоводстве.

14.16. Некоторые проростки сахарной свеклы в течение нескольких недель находятся под воздействием температуры около 5 °С из-за того, что вскоре после посева ранней весной наступает похолодание. Объясните что при этом может произойти и почему.

14.17. Назовите один природный и один искусственно синтезированный а) ауксин и б) цитокинин. Почему в сельском хозяйстве и садоводстве часто применяют искусственные, а не природные соединения?

14.18. Дайте научное обоснование: а) применения света для регулирования цветения хризантем, б) опрыскивания винограда гиббереллином, в) хранения плодов в атмосфере этилена или при высокой концентрации CO_2.

14.19. Ростовые вещества находят широкое практическое применение в сельском хозяйстве и садоводстве. Опишите коротко, для каких разных целей используются основные группы природных и искусственных регулирующих рост веществ. Охарактеризуйте по возможности физиологические свойства какого-либо регулирующего рост вещества, на которых основано его применение.

14.20. Объясните, каким образом синтетические вещества, замедляющие рост стеблей, часто производят желаемые для сельскохозяйственных культур эффекты.

14.21. Что подразумевается под соматической гибридизацией? Как ее можно осуществить?

Глава 15

Защита растений

Подобно всем живым существам, растения обитают в потенциально враждебном мире. С момента прорастания семени они начинают свою борьбу с другими растениями за место в пространстве, за свет, воду и минеральные вещества. Бактерии, паразитные грибы, насекомые, нематоды и прочие патогены и вредители нападают на молодые, слабые всходы. Когда растения подрастут, к этим врагам присоединяются еще и всевозможные растительноядные животные. Чтобы иметь возможность выжить и завершить свой жизненный цикл, растения в процессе эволюции должны были вооружиться различными защитными механизмами, которые позволяют им избегать патогенов и вредителей или отпугивать их. Дикорастущие формы, несомненно, преуспели в этом, однако у наших культурных растений, выведенных для удовлетворения потребностей человека, такие защитные механизмы нередко отсутствуют, и человеку приходится их защиту брать на себя. С этой целью он использует разные способы, помогающие растениям выжить и достичь зрелости: применение различных химических препаратов играет в этом деле главную роль.

У растений имеются разнообразные структурные и физиологические механизмы, позволяющие им противостоять особо неблагоприятным воздействиям, например очень высоким и очень низким температурам или продолжительной засухе. Для защиты от потенциальных вредителей и болезней неподвижному зеленому растению требуется много всевозможных приспособлений — структурных, физических или химических. Шипы и жгучие волоски надежно защищают растения от крупных животных, однако они имеются не у всех видов растений, и, очевидно, они бесполезны против таких мелких вредителей, как насекомые. Самым главным оружием против различных врагов служит почти у всех растений химическая система защиты, насчитывающая тысячи разнообразных соединений. Для жизненных процессов растения необходимы из них лишь очень немногие, а остальные составляют тот арсенал, которым растения располагают для отражения атак потенциальных патогенов и вредителей. Рассмотрим некоторые защитные механизмы растений более подробно.

НЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ И НЕДОСТАТОК ВОДЫ

В летний не слишком сухой и жаркий день травянистое растение чувствует себя хорошо и довольно быстро растет. Иное дело, если бы его вдруг перенести летом куда-нибудь в жаркую пустыню или зимой высоко в горы; здесь бы оно без специальной защиты долго не выжило. В обоих случаях ему пришлось бы испытать на себе действие крайних температур, усугубляемое в пустыне отсутствием воды, а в горах — ее недоступностью вследствие замерзания. Тем не менее и в горах, и в пустынях местные растения живут и даже сохраняют способность к росту. Каким образом это им удается? Ответ на этот вопрос позволит нам составить себе представление об изощренности и о разнообразии механизмов, возникших в процессе эволюции под влиянием естественного отбора.

Растения могут обеспечить себе выживание в суровом климате тремя главными способами: 1) с помощью механизмов, которые дают им возможность избежать неблагоприятных воздействий; 2) посредством специальных структурных приспособлений; 3) благодаря физиологическим свойствам, позволяющим им преодолеть пагубное влияние окружающей среды. Избежать неблагоприятных условий растения могут, проведя это время в форме устойчивых семян или в состоянии покоя. В жаркое и сухое время года пустыня кажется совсем бесплодной, но после весенних дождей здесь быстро появляются на свет различные травянистые растения, семена которых до того лежали в песке в состоянии покоя. Сразу же после прорастания эти растения начинают быстро расти, зацветают и, обеспечив сохранение вида, т. е. образовав новые устойчивые семена, отмирают к началу сухого и жаркого лета. Сходным образом ведут себя и однолетники в умеренных зонах: свой жизненный цикл они завершают в благоприятные летние дни, а зимуют в виде устойчивых семян. Травянистые многолетние растения могут зимовать в виде подземных запасающих органов — луковиц или корневищ, защищенных от вымерзания слоем почвы, а поверх нее часто и слоем снега. Разумеется, древесные породы умеренных зон не могут укрыться от мороза в почве, как это делают травянистые многолетники, но и они как-то защищаются от зимних холодов: их нежные листья опадают, и зимовать остаются только более устойчивые к холоду ветви и покрытые жесткими чешуевидными листьями почки. Таким же способом растения могут противостоять и водному дефициту. У произрастающего в пустыне кустарника *Fouquieria splendens* листья сохраняются только в сезон дождей; в сухой период они сбрасываются, потому что при слабом поступлении воды из почвы испарение ее с их обширной поверхности угрожало бы существованию растения.

СТРУКТУРНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

Структурные приспособления для выживания в экстремальных условиях иногда имеются у растений на протяжении всей их жизни, а иногда возникают лишь на каком-то определенном этапе развития, обеспечивая тем самым растению возможность преодолеть неблагоприятную часть жизненного цикла. Назначение главных защитных приспособлений состоит в том, чтобы ограничить потерю воды, потому что именно ее растению обычно больше всего не хватает. Листья могут быть покрыты толстым слоем воскообразной кутикулы, играющей роль водонепроницаемого барьера, а их густое опушение и погруженные устьица удерживают у поверхности листа слой влажного воздуха, что также снижает интенсивность транспирации (см. гл. 6). У некоторых видов листья очень мелкие или их совсем нет, т. е. у них ограничена площадь поверхности, с которой идет испарение. Часто растения имеют сочные листья и стебли, так как в них сохраняются запасы воды. Эту последнюю особенность можно встретить не только у растений пустыни, но и у многолетников арктической и альпийской зон. Объясняется это тем, что вода в почве здесь часто бывает замерзшей в то самое время, когда яркое солнце обусловливает интенсивную транспирацию. Для растительности таких мест характерна также карликовость: растения как бы прижимаются к земле, ослабляя тем самым иссушающее и охлаждающее действие ветра. Жителям северных районов знакомы в прогнозах погоды ссылки на «охлаждающее действие ветра»; способствуя испарению воды, ветер охлаждает испаряющую поверхность, в результате чего ее температура оказывается ниже, чем температура окружающей среды, так что организм может пострадать от холода, даже если температура воздуха выше уровня, являющегося для него критическим.

Человек стремится как-то помочь растениям преодолеть трудное для них время. Для этого строят, например, теплицы. В них улавливается солнечное тепло, а зимой их замкнутое пространство можно отапливать. Летом, правда, слишком яркое солнце вызывает иногда перегрев; поэтому теплицы часто красят в белый цвет, чтобы снизить избыточное поглощение энергии. Охлаждения можно также достичь, непрерывно пропуская через теплицу поток воздуха, прошедшего над увлажнителями. (В сухом климате, где испарение происходит легко, поглощение энергии, связанное с переходом воды из жидкой в газообразную фазу, вызывает значительное охлаждение воздуха.) В районах с холодным климатом достаточно надежную защиту от холода обеспечивает растениям снежный покров. Чувствительные к холоду кустарники удается в какой-то степени защитить, закрывая их, например, мешковиной; это, конечно, не спасает

от слишком низких температур, но зато помогает уберечь кусты от охлаждающего действия ветра, т. е. все же представляет некоторую дополнительную меру защиты. Апельсиновые и персиковые деревья, которые плохо переносят холод, можно защитить от повреждающего действия отрицательных температур с помощью «ветровых машин» — огромных пропеллеров, установленных на башнях. Эти пропеллеры гонят к земле более теплый воздух верхних слоев, для того чтобы температура листьев не упала ниже нуля в результате излучения тепла. Можно также зажигать в садах небольшие костры из отработанного масла или различного мусора; это позволяет повысить на несколько градусов температуру воздуха и таким путем уменьшить потери тепла на излучение, довольно значительные при ясном небе. В больших масштабах подобные процедуры становятся, очевидно, уже непрактичными. Фермер, однако, может рассчитывать на более хороший урожай, сдвигая сроки посева с таким расчетом, чтобы к появлению всходов последние возможные заморозки уже миновали. Селекционеры создали много холодостойких сортов, дающих возможность производить посев в более ранние сроки и продлевать вегетационный период (об этих сортах мы еще будем говорить ниже).

Физиологические приспособления

Помимо структурных защитных приспособлений растения располагают еще и различными физиологическими механизмами, которые позволяют им приспосабливаться к жаре, холоду и засухе. Для многих суккулентных растений пустыни характерен уникальный механизм фотосинтеза, сводящий к минимуму потери воды. Благодаря особому типу метаболизма (CAM-метаболизм; см. гл. 4) эти растения могут закрывать устьица в то время, к которому приурочены максимальные потери воды, т. е. они способны осуществлять фотосинтез, не расходуя одновременно слишком много воды на транспирацию. Эти растения открывают свои устьица и фиксируют CO_2 в темноте, когда транспирация минимальна, и держат их закрытыми на свету, когда избыточная потеря воды могла бы привести к иссушению. Эффективный фотосинтез протекает у них при закрытых устьицах благодаря челночному механизму, перекачивающему CO_2 от C_4- к C_3-системе. Этот уникальный приспособительный механизм крайне важен для выживания растений в пустыне.

Сходные физиологические приспособления помогают растениям избежать повреждений от мороза. Если растение, выращенное в теплице, выставить наружу при температуре чуть ниже нуля, то оно скорее всего сильно пострадает или погибнет, даже если в природе растение того же вида легко переносит отрицательные температуры. Развитие *холодостойкости,* или *акклиматизация,* — это процесс, начинающийся с уменьшением

длины дня и снижением температуры в осеннее время. Акклиматизация сопровождается многочисленными физиологическими изменениями. Нам пока еще не вполне ясно, какие именно из этих изменений ответственны за развитие холодостойкости; всего вероятнее, что только определенное сочетание таких изменений придает растению способность выносить отрицательные температуры. Один из таких процессов можно сравнить с заменой воды на антифриз в радиаторе автомобиля. Антифриз используют, чтобы предотвратить образование льда, который мог бы разорвать радиатор. В растении, как и в автомобиле, есть вода, которая может замерзать и при этом в результате расширения разрывать клетки. В самом начале акклиматизации в клетках накапливаются различные растворенные вещества; они снижают осмотический потенциал клеток и уменьшают вероятность их замерзания, поскольку точка замерзания клеточного сока в результате этого понижается. При замерзании клеток главный вред наносят им образующиеся внутри кристаллы льда; эти кристаллы растут, разрывают различные клеточные мембраны и, наконец, убивают клетку. Повышение концентрации растворенных веществ защищает растение, потому что оно уменьшает вероятность образования крупных кристаллов льда. При акклиматизации в клеточных мембранах также происходят некоторые изменения, делающие эти мембраны менее хрупкими при низких температурах. Возможно, это является результатом повышения степени ненасыщенности липидов мембран; оно влечет за собой снижение их точки плавления, благодаря чему они при более низких температурах остаются полужидкими.

Еще один способ защиты от повреждений, связанных с замерзанием,— это синтез больших количеств белков новых типов, обладающих особо высокой способностью к гидратации. Гидратационная вода практически не замерзает: она удерживается вблизи молекул белка силами, которые предотвращают образование кристаллов льда. Само собой разумеется, что чем больше в клетке таких белков, тем устойчивее эта клетка к замерзанию. У многих растений регулярно повторяется определенный цикл: в осеннее время такие белки синтезируются, а весной растение использует их в своем метаболизме. По данным некоторых авторов, в белках, от которых зависит холодостойкость, особенно много сульфгидрильных групп (—SH), характерных для аминокислоты цистеина. Если это верно, то оценивать холодостойкость можно посредством химического анализа, по содержанию белковых сульфгидрильных групп. Единого мнения по поводу значения «связанной воды» пока еще нет, но все же, по-видимому, именно в связывании воды следует видеть один из механизмов, предохраняющих растения от повреждений морозом.

НАСЕКОМЫЕ И РАСТЕНИЯ

В ходе биологической эволюции цветковые растения и насекомые появились независимо друг от друга, но они во многом взаимодействовали между собой и эволюционировали совместно. Эволюцию каждой из этих групп нельзя считать результатом независимого развития во времени; по-видимому, имела место *коэволюция,* при которой постепенные изменения, сохраняющиеся в одной из групп, оказывались благоприятными для другой и наоборот. Особенно отчетливо это проявляется во взаимосвязи между цветками и насекомыми-опылителями. Цветки поставляют насекомым пищу — пыльцу и нектар; насекомые в свою очередь осуществляют перекрестное опыление цветков, способствующее генетической рекомбинации и обеспе-

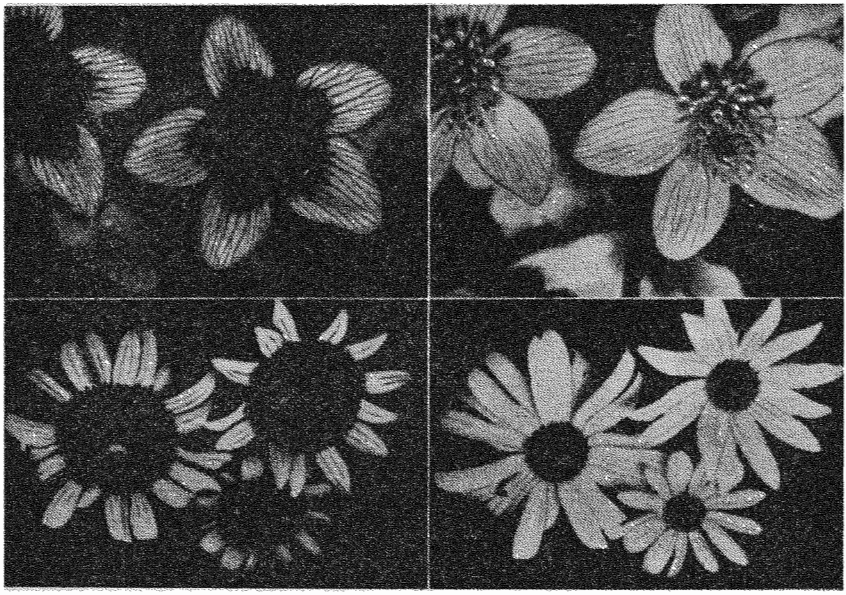


Рис. 15.1. Изображенные здесь различные цветки (фотографии слева) представляются человеку просто желтыми. Часто нам трудно отличить друг от друга два вида со сходными цветками. Однако пчелы, осуществляющие опыление цветков, всегда собирают пыльцу в каждый данный период времени только с одного какого-нибудь вида. Им это удается потому, что они обладают способностью воспринимать ультрафиолетовое излучение, для нас невидимое. Если сфотографировать те же желтые цветки на пленку, чувствительную к ультрафиолетовому излучению (фотографии справа), то они примут совершенно иной вид и станет ясно, что пчела может улавливать различия, которые от нас ускользают. На верхних фотографиях изображены цветки рудбекии *(Rudbeckia serotina),* на нижних — калужницы *(Caltha palustris).* (С любезного разрешения T. Eisner, Cornell University.)

чивающее данному виду растений изменчивость, необходимую для того, чтобы противостоять изменениям окружающей среды. Растение не выделяет, конечно, нектар «намеренно», с целью привлечь насекомых, и насекомое не осознает того, что оно переносит пыльцу с цветка на цветок, способствуя тем самым образованию семян; однако эти случайно возникшие в процессе эволюции взаимосвязи между растением и насекомыми обеспечивают прекрасное биологическое соответствие их друг другу и оказываются выгодными для обеих сторон. У некоторых растений появились в процессе эволюции цветки совершенно особой формы, облегчающей опыление насекомыми. Часто встречаются ярко окрашенные и сильно пахнущие цветки. Пчелы воспринимают не только видимый свет, т. е. цвета, доступные человеческому глазу, но также и ультрафиолетовое излучение. Если сфотографировать цветки на пленку, чувствительную к ультрафиолетовому излучению, то мы увидим их «глазами пчелы». При этом они будут выглядеть совсем для нас непривычно (рис. 15.1); обнаружатся какие-то линии, сходящиеся к нектарникам у основания лепестков и, очевидно, направляющие пчелу прямо к источнику пищи. Эти ультрафиолетовые отметки, вероятно, помогают также пчеле различать многочисленные типы цветков, которые в видимом свете кажутся очень похожими; благодаря этому насекомое может, очевидно, собирать однородный нектар и осуществлять опыление в пределах только одного вида растений.

Вещества, вырабатываемые растениями для отпугивания насекомых

Привлекая ряд насекомых-опылителей, растения в то же время страдают от того, что многие насекомые, особенно на стадии личинки, или гусеницы, на них кормятся, поедая по большей части их листья. По счастью, к пчелам это почти не относится; они только собирают с растений нектар и пыльцу и лишь иногда разрушают древесину. Для защиты от насекомых растения располагают широким набором «вторичных метаболитов», которые делают их для насекомых неприятными. Под *вторичными метаболитами* понимают различные вещества растительного происхождения, не играющие никакой роли в первичных метаболических процессах, таких, как дыхание или синтез отдельных клеточных компонентов. Мы делаем это заключение об отсутствии у них какой-либо роли в первичных метаболических процессах на основании того, что ни одно из таких специфических веществ не свойственно всем растениям или хотя бы большинству видов. Часто данный вторичный метаболит встречается только у какого-нибудь одного семейства, а иногда даже у одного вида или разновидности. Существуют тысячи вторичных метаболитов; число их столь велико, что пока еще

далеко не все они нам известны, и многие химики-органики тратят все свое время на идентификацию «новых» соединений этой группы. Биологи в течение многих лет строили догадки о роли этих веществ. Теперь, по-видимому, можно сказать с уверенностью, что вторичные метаболиты образуют защитную систему, используемую растениями против насекомых и патогенов, а иногда и против других растений.

Как могла возникнуть такая защитная система? Скорее всего случайным путем. Представим себе, что у данного растения произошла мутация, затронувшая тот или иной метаболический путь, в результате чего в растении началось образование какого-то нового соединения. Если это соединение оказалось ядовитым или неприятным для вредителей, то шансы на выживание у такого растения, естественно, повысились по сравнению с его «более вкусными» сородичами; поедать в первую очередь будут, конечно, их. Соответственно увеличились и шансы на то, что ген, контролирующий синтез этого соединения, будет передан следующему поколению растений. Если бы такое изменение произошло у всех растений, то насекомым стало бы нечем кормиться. Однако насекомые тоже обладают чрезвычайно сильной изменчивостью. Случайная мутация может сделать насекомое толерантным к яду, и оно получит возможность питаться тем, что для других непригодно; поэтому оно выживет и будет преуспевать в условиях, неблагоприятных для других особей того же вида. В результате мутантное насекомое передаст свой ген устойчивости большему числу особей в следующем поколении. Следствием этого будет параллельная эволюция, в которую вовлекаются, как уже отмечалось выше, не отдельные особи, а целые популяции растений и насекомых, изменяющиеся совместно.

Вещества, служащие растениям для защиты от насекомых, очень разнообразны. Среди них имеются ядовитые, способные убить любое животное, которое вздумает отведать такое растение; поэтому животные, лишенные соответствующего противоядия, обычно ощущают опасность и избегают ядовитых растений, не едят их. Другая группа веществ придает растениям неприятный вкус, что также отпугивает растительноядных животных, так что иногда они даже и не прикасаются к подобным «невкусным» растениям. Вероятно, именно эту роль играют у растений многочисленные *изопреноидные* соединения, в частности терпены и эфирные масла (рис. 15.3). Для любого животного, по-видимому, токсичны присутствующие в растениях алкалоиды, цианогенные гликозиды и некоторые «необычные» аминокислоты (рис. 15.3). Цианогенные гликозиды разлагаются при повреждении ткани с выделением цианистого водорода, что делает их очень мощными репеллентами. Токсичные аминокислоты, присутствующие в семенах тропических представи-

телей семейства бобовых, вызывают летальный эффект, очевидно, вследствие того, что они включаются в синтезируемые организмом белки вместо нормальных аминокислот. Насекомые, которые могут без вреда для себя кормиться на растениях, содержащих какое-нибудь ядовитое соединение, обладают способностью либо разрушать это соединение, либо связывать его химически и таким путем переводить в неактивную форму. Еще один способ избежать опасности отравления обнаруживается у зерновки (сем. *Bruchidae*), устойчивой к токсичной аминокислоте канаванину. Это насекомое питается семенами *Diodea megacarpa,* в которых содержится 8% канаванина, а между тем, как известно, даже 0,25% канаванина достаточно для летального действия. Причина такой устойчивости заключается в данном случае в том, что имеющаяся у насекомого аргинил-тРНК-синтетаза обладает способностью отличать аргинин от канаванина и выбирать «правильную» аминокислоту.

Следующим шагом на этом пути можно считать такую ситуацию, когда вещество, токсичное для всех других насекомых, не просто обезвреживается в организме адаптировавшегося к нему вида, но становится для этого вида аттрактантом; особи такого вида обнаруживаются обычно только на растении, содержащем данное вещество, и не встречаются больше нигде (рис. 15.2). Так гусеницы *Papilio ajax* кормятся лишь на листьях некоторых зонтичных, содержащих определенные эфирные масла, главным образом метилхавикол и терпен карвон (см. рис. 15.3). Только в присутствии этих веществ гусеницы приступают к кормлению; они поедают даже фильтровальную бумагу, смоченную чистым карвоном.

Естественно, возникает вопрос: выигрывают ли что-нибудь в свою очередь те ядовитые растения, к которым насекомое адаптируется? Оказывается, в иных случаях выигрывают. Насекомые, которые кормятся на них без вреда для себя, накапливают в своем организме растительный яд и приобретают в результате этого сильный запах, отпугивающий не только врагов этих насекомых, но и других растительноядных животных. Это обстоятельство порождает довольно хороший симбиоз между такими растениями и насекомыми.

Как известно, растениями питаются не только насекомые. Существует большое число растительноядных млекопитающих, и если бы они поедали ядовитые растения, то вряд ли у них было бы много шансов выжить. Они избегают таких растений, воспринимая соответствующий вкусовой сигнал; иными словами, ядовитые растения кажутся им невкусными и потому отвергаются. Конечно, мы отличаем лишь то, что невкусно для нас, и не можем быть уверены в том, что таким же оно покажется, например, корове. Однако замечено, что растения, которые кажутся нам горькими, и растения, отвергаемые животны-

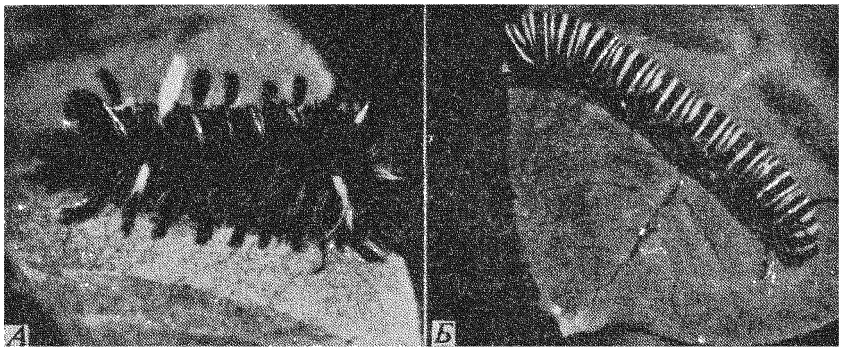
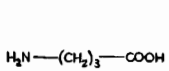


Рис. 15.2. Эти две гусеницы приспособились кормиться на ваточнике *(Asclepias syriaca)*, содержащем цианогениые гликозиды, ядовитые как для позвоночных, так и для других, не адаптированных к ним насекомых. Медведица *(Euchaetias egle, А)* либо без вреда для себя переносит эти ядовитые компоненты растения, лнбо разрушает их, тогда как у данаиды *(Danaus plexippus, Б)* цианогенные гликозиды накапливаются в организме и служат ей для защиты от насекомоядных птиц. (С любезного разрешения P. Feeny, Cornell University.)

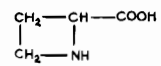
ми (в том числе и домашним скотом), довольно хорошо совпадают. Горечь, по-видимому, отпугивает всех. Важным фактором, определяющим выбор пищи у диких животных, можно считать также *терпкость,* или вяжущий вкус, обусловленный присутствием таннинов (см. рис. 15.3): животные предпочитают обычно растения, вообще не содержащие таннинов или с очень малым их содержанием. Большинство горьких или терпких веществ действительно токсичны, хотя у отдельных видов животных и могут существовать механизмы, обеспечивающие их обезвреживание. В рацион гориллы входит всего лишь несколько видов растений, причем есть сведения, что все эти растения — горькие. Гориллы, однако, привыкли к ним и предпочитают именно их, подобно тому как мы, например, привыкаем к слабой горечи чая, пива, различной зелени или наших кулинарных приправ. В то же время сладкий вкус или сладкий запах напротив обычно привлекают животных. Вещества с такими свойствами, вероятно, играют определенную роль в различного рода взаимодействиях между растениями и животными, например в распространении семян животными, поедающими сочные плоды.

Инсектициды — универсальные яды или селективные орудия?

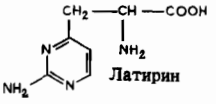
Популяция дикорастущих форм — это смесь многих видов, каждый из которых занимает отведенную ему нишу в экологической структуре сообщества. У каждого вида растений свои



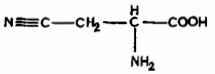
γ-Аминомасляная кислота



Азетидин-2-карбоновая кислота

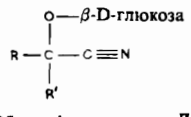


Латирин

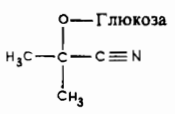


β-Цианаланин — токсичная аминокислота, характерная для бобовых; ядовита для млекопитающих

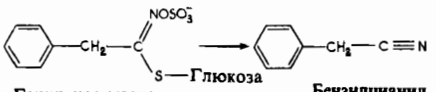
Необычные аминокислоты



Общая формула



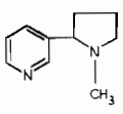
Линамарин — найден в белом клевере и во многих других растениях



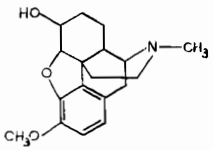
Горчичное масло

Бензилцианид

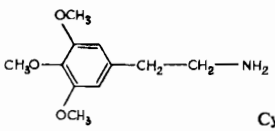
Цианогенные гликозиды



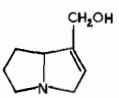
Никотин



Морфин



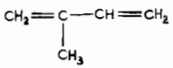
Мескалин



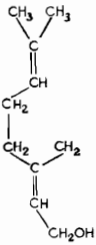
Супинидин — простой *алкалоид*, найденный у видов *Senecio*; ядовит для млекопитающих

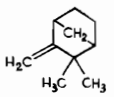
Алкалоиды

Гераниол — входит в состав геранневого масла; является также промежуточным продуктом в синтезе других терпеноидов

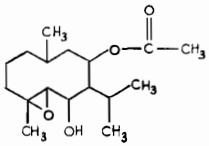


Основная изопреновая единица терпеноидов





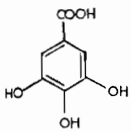
Камфен — летучий терпен, выделяемый дугласией; привлекает дугласиевого лубоеда



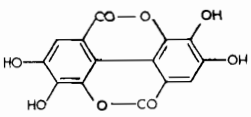
Широмодиолацетат — сесквитерпенонд; делает растение несъедобным

Эфирные масла — это летучие терпены

Терпеноиды

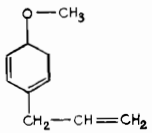


Галловая кислота

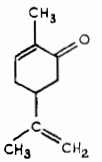


Эллаговая кислота

Таннины — вещества, делающие растения несъедобными



Метилхавикол



Карвон — эфирное масло тмина (сем. Umbelliferae)

Вещества, привлекающие кормящихся насекомых

Рис. 15.3. Соединения, обеспечивающие растениям естественную защиту от насекомых и других животных или играющие роль аттрактантов.

болезни и свои вредители, однако в стабильном естественном сообществе между жертвой и хищником устанавливается некое равновесие. Ограниченность запаса пищи держит в известных пределах также и численность популяции растительноядных насекомых и патогенов. Нередко также растительные сообщества отстоят друг от друга далеко, и переход насекомых или иных вредителей от одного сообщества к другому бывает затруднен. Кроме того, у каждого растительноядного насекомого имеются свои хищники, регулирующие его численность. Все это коренным образом меняется на возделываемых землях, где обширные площади заняты обычно какой-нибудь одной культурой. Вместо немногих подходящих для него растений в каждом из сходных сообществ, разбросанных в разных местах, насекомое-вредитель получает в свое распоряжение практически неисчерпаемый запас пищи и в придачу — возможность распространяться на весьма большие расстояния, поскольку пища имеется в достаточном количестве на всем пути. Это нередко влечет за собой взрыв численности популяции, не сдерживаемый уже никакими естественными факторами, потому что хищники этого растительноядного насекомого не способны размножаться с такой же скоростью, как сам вредитель, и соответственно уничтожать его. Подавить такое распространение вредителей, очевидно, проще и быстрее всего с помощью химических инсектицидов.

Как сложилось подобное положение в сельском хозяйстве? Его породил новый, сугубо рациональный подход к продуктивности сельского хозяйства, принятый теперь почти во всем мире. Вредители культурных растений существовали всегда, но их было сравнительно мало и они редко могли причинить хозяйству очень большой вред, потому что везде выращивалось много различных культур; под какую-нибудь одну культуру обширные площади не отводились, а поля, занятые одной и той же культурой, отстояли обычно друг от друга достаточно далеко. Положение изменилось с появлением современной сельскохозяйственной техники и современных транспортных средств. Теперь культуру выращивают в подходящих для нее местах на обширной площади, с тем чтобы можно было вести уборку мощными комбайнами. Таким образом, монокультуры навязаны нам самой экономикой нашего времени.

Во время второй мировой войны были введены в употребление такие хлорорганические соединения, как ДДТ (рис. 15.4) — весьма мощный инсектицид, который начали применять и в сельском хозяйстве, и в быту. Это соединение действует на нервную систему насекомого, нарушая процессы координации. Первоначально казалось, что применение его не влечет за собой никаких нежелательных побочных эффектов ни у человека, ни у домашних животных. Однако отдаленные результаты применения этого инсектицида породили определенные проблемы,

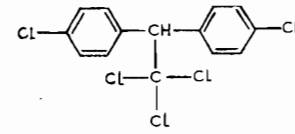


Рис. 15.4. Синтетический инсектицид ДДТ.

связанные с загрязнением окружающей среды, и теперь в США ДДТ запрещен. Использование ДДТ нежелательно по многим причинам. Во-первых, действие его неизбирательно, и значит, он губит наряду с вредными насекомыми также и полезных, т. е. насекомых-опылителей или хищников вредных насекомых. Ниже мы увидим, что такой эффект может привести к обратным результатам, т. е. численность популяции вредителя не снизится, а, напротив, возрастет. Во-вторых, дело осложняется появлением устойчивых рас вредителя, практически нечувствительных к ДДТ: а поскольку их хищники к этому времени обычно уже уничтожены с помощью того же ДДТ, эти устойчивые расы получают возможность быстро размножиться, так что в конечном счете положение оказывается еще хуже, чем до применения ДДТ. Самой главной проблемой является, однако, чрезвычайная стойкость ДДТ, вследствие того что он слабо поддается микробному разложению. В результате происходит загрязнение окружающей среды. Из-за своей стойкости, а также из-за того, что ДДТ растворим в липидах лучше, чем в воде, он удерживается в мембранах и в жировых депо у различных живых организмов и таким образом накапливается в данной пищевой цепи. Попав в реки и озера, ДДТ поглощается здесь мельчайшими планктонными организмами; их поедают мелкие рыбы, а этих в свою очередь — более крупные рыбы, другие хищные животные и, наконец, человек. На каждом этапе более крупный организм за время своего роста поглощает такое количество мелких, которое во много раз превышает его собственный вес, и в каждом звене этой пищевой цепи ДДТ удерживается и накапливается в жировой ткани более крупного животного. Таким образом, начавшись в планктонном организме с ничтожной концентрации ДДТ — порядка одной части на миллиард, — этот процесс в конце пищевой цепи, в организме какого-нибудь хищника, может завершиться совсем иным количеством инсектицида — до нескольких сотен частей на миллион.

Некоторые породы рыб настолько чувствительны к хлорорганическим соединениям, что в реках, таких, как Миссисипи, отмечалась иногда массовая гибель рыб. При этом больше всего страдают хищные птицы, питающиеся рыбой: сапсан, орел и скопа; поскольку они образуют конечное звено пищевой цепи, в их организм попадают весьма значительные количества ДДТ. Одним из побочных эффектов ДДТ у птиц является нарушение кальциевого обмена, вследствие чего яичная скорлупа оказывается более тонкой. Такие яйца при насиживании раздавливаются, и птицы не выводят птенцов. Почти с полной уверенно-

стью можно утверждать, что резкое снижение численности популяций хищных птиц, отмеченное в США в 50-е и 60-е гг., было вызвано применением ДДТ и других аналогичных соединений. К счастью, после запрещения ДДТ в США некоторые из этих популяций постепенно восстанавливаются. Сказывается токсичность ДДТ и на растительных популяциях, потому что между растениями и птицами существуют многообразные экологические связи. Выяснилось также, что ДДТ нарушает и некоторые важные процессы в самих растениях; так, например, он подавляет фотосинтез у водорослей.

Сказанным, однако, не исчерпывается вся сложность проблемы ДДТ. Более того, дело не ограничивается только теми районами, где распыляют этот инсектицид. ДДТ загрязняет весь земной шар, потому что это соединение не только стойкое, но и летучее. Значительная часть распыленного ДДТ попадает в атмосферу и разносится воздушными течениями повсюду, так что теперь его можно обнаружить даже в жировых тканях пингвинов Антарктиды, за тысячи миль от ближайшего места его применения. Все это, разумеется, порождает тревогу. И тем не менее есть люди, которые полагают, что нам следует и далее применять ДДТ, потому что это очень дешевый и чрезвычайно мощный инсектицид. Противники такой точки зрения указывают, что человек — это лишь один из членов сообщества природы и что резкое нарушение хрупкого экологического баланса нашей планеты принесет человеку в конечном счете не столько пользы сколько вреда. Всего больше опасений вызывает мысль о том, что ДДТ, быть может, вовсе не безвреден для человека: ведь мы, в сущности, пока еще не представляем себе отдаленных результатов его применения. Какими будут, например, последствия пятидесятилетнего контакта с ДДТ? Срок этот еще не миновал. Кто может предсказать, что́ именно лежит в этом ящике Пандоры, который может открыться в результате столь широкого применения химиката? Окажется ли ДДТ действительно безвредным для человека веществом? Явится ли он мощным канцерогеном, мутагеном или тератогеном? Общее правило в таких делах гласит, что лучше перестраховаться, чем ждать сложа руки, надеясь на благоприятный исход. Поскольку у нас есть лишь одна глобальная экосистема и мы не можем ею рисковать, нам следует, вероятно, принять какие-то дополнительные меры для того, чтобы полностью изъять из употребления этот инсектицид, казавшийся вначале великим благом и обернувшийся теперь злом. Желательно было бы, очевидно, запретить ДДТ везде. Однако в настоящее время некоторые страны «третьего мира», видимо, более озабочены искоренением мухи цеце и малярийного комара, нежели отдаленными результатами применения инсектицидов, их возможным вредным воздействием на окружающую среду и на здоровье людей.

Природные репелленты и токсины

Производство достаточного количества пищи для всего населения Земли, достигающего уже и сейчас 4 млрд. и растущего со скоростью 1,8% в год, требует интенсивного сельского хозяйства, в котором очень важную роль играют инсектициды и гербициды. У растений имеются кое-какие защитные механизмы, а насекомые в чем-то уязвимы, и человек, очевидно, может использовать в своих интересах и то и другое. Работы в этой области находятся по большей части еще на стадии исследования или только развертываются, так что до их практического приложения пока далеко; и все же новые, более эффективные препараты получат, вероятно, широкое распространение уже в ближайшем будущем. Однако, до тех пор пока это не произошло, приходится пользоваться другими инсектицидами, хотя они и не вполне отвечают тем требованиям, которые предъявляются к идеальному препарату. Такой препарат должен: 1) убивать лишь тот организм, для которого он предназначен (организм-мишень); 2) быть дешевым, простым в изготовлении и удобным в обращении; 3) не оказывать токсического действия на человека и домашних животных, не загрязнять окружающую среду; 4) быстро распадаться до нетоксичных соединений. Многие синтетические соединения не распадаются по той причине, что их химическая структура не имеет аналога в природе и потому микроорганизмы не способны их расщеплять. Выход следует искать в том, чтобы при создании новых пестицидов использовать в качестве модели какие-либо природные соединения; в растительном мире и у насекомых имеется много веществ, которые можно применить для снижения численности популяции насекомых-вредителей.

Содержащиеся во многих растениях вещества, делающие растения несъедобными, не представляют в этом смысле особой ценности, потому что опрыскивание ими не обеспечивает достаточно надежной и длительной защиты; они могут эффективно воздействовать на насекомое лишь в роли эндогенных компонентов растений. Однако два таких вещества растительного происхождения, а именно пиретрин (монотерпен) и ротенон (флавоноид) (рис. 15.5), все же нашли применение в качестве инсектицидов. При опрыскивании растений этими веществами насекомые погибают; кроме того, их можно получать из растений в достаточном количестве, т. е. производить на продажу. Пиретрин получают из ромашки, *Pyrethrum*, культивируемой в Африке специально для этой цели. Как пиретрин, так и ротенон, будучи природными соединениями, обладают по крайней мере одной отличительной особенностью: они разлагаются бактериями и недолго удерживаются в среде. К сожалению, пиретрин нестоек также и к ультрафиолетовому излуче-

нию, так что он может разложиться еще до того, как успеет подействовать; недавно, однако, удалось добиться существенного успеха — были получены синтетические производные пиретрина, стойкие к ультрафиолетовому излучению и потому представляющие собой гораздо более мощные инсектициды. Бактерии, к счастью, распознают и разлагают также и эти синтетические производные пиретрина; следовательно, можно считать, что нам в какой-то мере удалось осуществить поставленную цель — создать идеальный инсектицид. Правда, эти соединения действуют на разные виды насекомых неизбирательно и, значит, их следует и далее совершенствовать.

По всей вероятности, самый надежный путь к созданию идеального инсектицида связан с учетом особенностей жизненного цикла самого насекомого. Химический препарат, ядовитый для насекомого, скорее всего окажется ядовитым и для человека, поскольку метаболизм насекомого и человека в общих чертах сходен. Иное дело системы, регулирующие развитие у насекомых и у человека: эти системы различаются очень сильно и поэтому воздействие должно быть направлено именно на них. Прежде всего следует установить, влияют ли интересующие нас соединения на те стадии жизненного цикла, которые свойственны лишь насекомым, и действуют ли они специфически только на один вид насекомых. При таком подходе к этой проблеме намечаются три возможных пути ее решения. Переход от одной стадии развития к другой подчинен у насекомых гормональному контролю. Ювенильный гормон (рис. 15.6) подавляет превращение личинки во взрослое насекомое. Для того чтобы это превращение произошло, уровень ювенильного гормона должен понизиться. Уязвимость метаморфоза насекомых определяется тем, что насекомое, независимо от его возраста, не может произвести потомства до тех пор, пока не завершено его превращение во взрослую форму. В некоторых растениях содержатся вещества, весьма близко напоминающие ювенильные

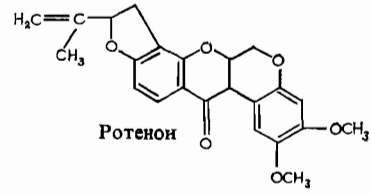
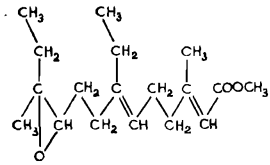
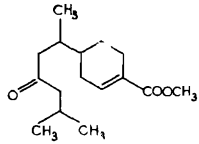


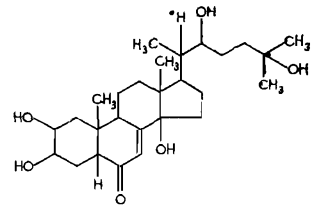
Рис. 15.5. Инсектициды, получаемые из растений.



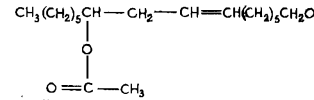
Ювенильный гормон насекомых



Ювабион — вещество, действующее как ювенильный гормон насекомых; найдено в хвойных породах



Экдизон — гормон линьки насекомых; найден также в некоторых папоротниках. Окснэкдизон (в котором отмеченный здесь звездочкой атом H заменен на OH-группу) обнаружен во многих растениях



Половой аттрактант непарного шелкопряда (терпен)

Рис. 15.6. Природные соединиения, на основе которых могут быть созданы новые инсектициды избирательного действия.

гормоны насекомых. Впервые этот факт был замечен, когда обнаружилось, что личинки клопа *Pyrrhocoris apterus* не могут завершить превращение во взрослую форму, если выращивать их на бумажных салфетках из любой бумаги, изготовленной в США. Так, выяснилось, что в хвойных деревьях, и в первую очередь в бальзамической пихте *(Abies balsamea),* содержится особое эффективное вещество — ювабион (рис. 15.6). Подобные вещества вполне могут защитить растения от целого ряда насекомых. Опрыскивая насекомых ювенильным гормоном, можно было бы, очевидно, предотвратить их размножение. Поскольку в отсутствие взрослой формы следующее поколение появиться не может, гибель личинок, обработанных этим гормоном, означала бы полное искоренение вредителя или во всяком случае резкое сокращение его численности (если бы каким-то личинкам удалось избежать контакта с препаратом).

Другое возможное воздействие носит прямо противоположный характер. В известном декоративном растении *Ageratum* найдены два вещества, обладающие способностью подавлять секрецию ювенильного гормона и вызывать преждевременное превращение неполовозрелых личинок в аномальную взрослую форму — в крошечных стерильных имаго. Научившись выделять эти вещества из растений или синтезировать их, мы получили бы в свое распоряжение безвредные для человека инсектициды, поскольку их действие направлено на систему ювенильного гормона, которая имеется только у насекомых. Есть у них и еще одно достоинство, заключающееся в том, что они превращают прожорливых личинок в зрелые особи, которые более уже не кормятся на растениях, что также способствует сбережению

урожая. Мы, конечно, не можем ожидать от подобных инсектицидов строго избирательного действия, однако вполне вероятно, что им все же присуща известная степень избирательности в отношении той или иной группы насекомых. Явным достоинством инсектицидов этого типа следует считать и то обстоятельство, что устойчивость к ним у насекомых, очевидно, развиться не может, точно так же как не может у насекомых возникнуть устойчивость к своим собственным гормонам. Инсектицидные вещества из *Ageratum* вызывают также у насекомых состояние, напоминающее спячку. Если опрыскать такими инсектицидами посев, то к тому времени, когда их действие прекратится, урожай будет сбережен и убран, а зимой мороз убьет вредителей. Подобные системы защиты от насекомых представляются нам чем-то новым, однако растения почти наверняка используют их с самых давних пор, поскольку насекомые во все времена причиняли им существенный вред.

Среди вторичных метаболитов растений также встречаются вещества, способные влиять на жизненный цикл насекомых. У самых разных растений обнаружен ряд *фитоэкдизонов* — соединений, имитирующих экдизоны, или гормоны линьки насекомых. Совсем недавно выяснилось, что эти производные стероидов содержатся в растениях в весьма значительных количествах; у папоротника *Polypodium*, например, на их долю приходится до 2% сухой массы корневища. Нередко у одного какого-нибудь вида растений имеется целый набор родственных соединений такого типа. Эффективность этих соединений в защите растений от насекомых-вредителей остается пока под сомнением, поскольку при скармливании их насекомым никакого эффекта не наблюдается. Существует предположение, что в присутствии некоторых других природных веществ фитоэкдизоны приобретают способность проникать сквозь кутикулу насекомого. Однако роль фитоэкдизонов в естественной защите растений нуждается еще в доказательствах.

Феромоны и разного рода химические сигналы

Большое число сходных соединений у растений и насекомых свидетельствует о том, что многие насекомые заимствуют у растений скелеты ряда молекул, которые они не способны синтезировать сами. Они, в частности, получают от растений скелеты изопреноидных соединений и, соответствующим образом их модифицируя, строят из них молекулы своих гормонов и различных защитных веществ. Любопытный пример мы находим во взаимоотношениях дугласии *(Pseudotsuga taxifolia)* и дугласиевого лубоеда *(Dendroctonus pseudotsugae)*. Дугласия выделяет при повреждении летучие терпены, привлекающие первую самку лубоеда, которая затем выделяет аттрактант, привлекающий

издалека других самок и самцов. И хотя все это не мешает лубоедам кормиться на дугласии, человек мог бы использовать это явление как надежнейшее орудие борьбы с насекомыми-вредителями. Самки многих насекомых выделяют половые аттрактанты (см. рис. 15.6), относящиеся к *феромонам;* нескольких молекул такого аттрактанта достаточно для того, чтобы привлечь самцов, находящихся за много километров от этого места. К настоящему времени удалось идентифицировать, а затем и синтезировать в лабораторных условиях свыше 50 таких феромонов. Эти соединения можно использовать для того, чтобы заманить всех самцов с какой-нибудь обширной площади в ловушку и уничтожить их. Можно поступить и по-другому: опрыскав все вокруг, дезориентировать самцов настолько, чтобы они не смогли отыскать самок, и тем самым предотвратить воспроизведение популяции насекомых.

Среди химических сигналов насекомых имеется и предупреждающий сигнал. Потревоженная тля, например, выделяет особое вещество — сигнал тревоги, под влиянием которого другие, находящиеся поблизости тли падают на землю. Подобное вещество или какие-нибудь простые его аналоги можно использовать в качестве постоянно действующего репеллента. Для этого достаточно совсем небольших количеств феромона, так что к опрыскиванию иногда вообще не требуется прибегать; а поскольку имеющиеся у насекомых феромоны видоспецифичны, действие вещества ограничивается в этом случае одним только видом-мишенью. Хищники насекомых-вредителей при этом не страдают и, следовательно, могут расправиться с уцелевшими особями. Данный биологический метод также может послужить для борьбы с насекомыми-вредителями, и, хотя пока он признан достаточно эффективным лишь в отдельных случаях, в будущем он, вероятно, найдет широкое применение. Одна из самых существенных особенностей инсектицидов избирательного действия заключается в том, что с их помощью естественный биологический контроль можно осуществлять непрерывно. (Подробное обсуждение опасностей, связанных с применением хлорорганических пестицидов, и сведения о других возможных методах защиты растений читатель найдет в прекрасной книге Рейчел Карсон «Безмолвная весна» (Rachael Carson «Silent Spring») и в ее продолжении, написанном Фрэнком Грэхемом, «После безмолвной весны» (Frank Graham «Since Silent Spring».)

ГРИБЫ, БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ И УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ

Большинство болезней растений вызывается паразитными грибами. Для того чтобы вызвать инфекцию, спора одного из таких грибов (довольно мелких, бесцветных, нитевидных орга-

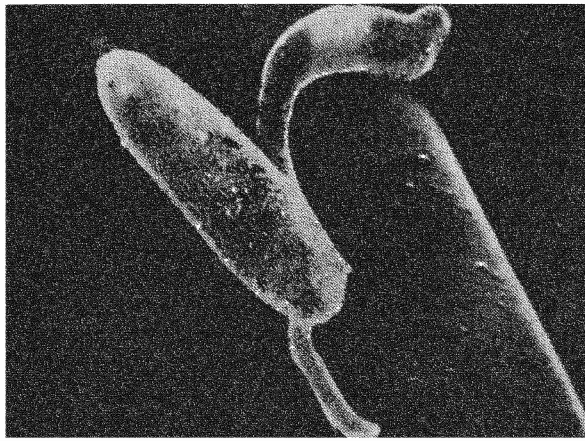


Рис 15.7. Электронная микрофотография (×5000; растровый электронный микроскоп) прорастающей споры (конидии) возбудителя ложной мучнистой росы ячменя *(Erisyphe graminis hordei)* на эпидермисе листа ячменя *(Hordeum vulgare)*. Бороздки указывают границы клеток эпидермиса. Верхняя ростковая трубка плотно прижалась к поверхности во впадине, образованной клеточными стенками двух соседних эпидермальных клеток. Гриб проникает в эпидермальную клетку, которая находится позади кончика ростковой трубки. Клетка растения реагирует на это выделением с внутренней стороны клеточной стенки особых веществ, препятствующих заражению. Если заражение осуществилось, грифы гриба, ветвясь по поверхности листа, из клеток которого они добывают питательные вещества, образуют на листе налет, характерный для ложной мучнистой росы. (С любезного разрешения H. Kunoh, Cornell University.)

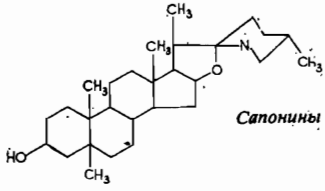
низмов, близких по своей природе к растениям) должна попасть на поверхность растения и здесь прорасти (рис. 15.7). Вырастающая из споры гифа проникает в растительные клетки, из которых гетеротрофный гриб добывает питательные вещества. При этом гриб вызывает в растении симптомы болезни, связанные либо с повреждением клеток, либо с действием грибных токсинов. У растений существуют различные механизмы для защиты от такого вторжения; в сущности, уже сам тот факт, что грибы, как правило, поражают лишь один какой-нибудь вид растений или группу родственных видов, свидетельствует о том, что другие растения устойчивы к ним в силу тех или иных причин. Даже среди восприимчивых видов часто можно обнаружить экземпляры растений, в какой-то мере устойчивые. Селекционеры используют это обстоятельство при выведении новых, болезнеустойчивых сортов методом отбора и скрещивания.

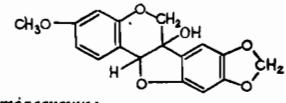
Болезнеустойчивость растений может иметь самую разную природу. Чаще других встречается так называемая структурная устойчивость. Если растение имеет толстую кутикулу, через которую прорастающая спора гриба не в состоянии проник-

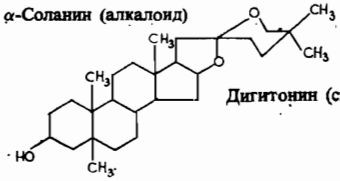
нуть, то уже одно это может предотвратить заражение. Вторую линию обороны растений составляют различные химические их компоненты, опять-таки из числа вторичных метаболитов (которые, как мы уже отмечали, служат растениям также и для защиты от насекомых и прочих растительноядных животных). Для удобства эти химические соединения делят на две группы, в зависимости от того присутствуют ли они в растении еще до заражения (предсуществующие вещества) или образуются в нем в ответ на заражение. Эти две группы в какой-то мере перекрываются, но те вещества, содержание которых до заражения бывает очень низким и резко возрастает после заражения, принято относить ко второй группе.

Предсуществующие вещества

Многие предсуществующие вещества обеспечивают растениям некоторую степень устойчивости к паразитным грибам. Главную роль играют в этом, очевидно, *сапонины* (рис. 15.8), к которым принадлежат алкалоиды и тритерпены; в их молекуле имеется особым образом присоединенная гликозильная группа, придающая им водорастворимость. Среди защитных веществ много *гликозидов* этого типа; при отщеплении гликозильной группы их водорастворимость утрачивается. Эти соединения обладают выраженным антигрибным действием и, кроме того, способностью влиять на проницаемость и специфические транспортные свойства мембран. По-видимому, эти две их особенности как-то связаны, потому что сапонины заключены в вакуоли, и если гриб проникает в клетку, то клеточные мембраны повреждаются и высвобождают соответствующий сапонин. Нередко сапонин хранится в неактивной форме и активируется, только вступив в контакт с особым ферментом цитоплазмы. Если в мембране гриба присутствует фермент β-гликозидаза, то он от-







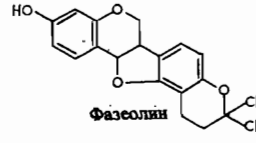


Рис. 15.8. Природные соединения, обладающие антигрибным действием.

щепляет от молекулы сапонина гидроксильную группу, в результате чего сапонин утрачивает водорастворимость и переходит теперь уже в липидную часть клеточной мембраны. Здесь он воздействует на некоторые стерины мембраны, переводя их из жидкого в более плотное состояние,— это повреждает клеточную мембрану гриба и убивает грибную клетку. Не все грибы, однако, в равной мере чувствительны к такому воздействию; у некоторых грибов в мембране отсутствуют соответствующие стерины, другие же обладают способностью инактивировать сапонин и вследствие этого сохраняют устойчивость к такого рода защите.

Почему растения, обладающие таким защитным средством, как сапонины, могут быть тем не менее восприимчивы к болезни? Дело в том, что эти механизмы, по определению, неэффективны против настоящих патогенов. Их роль заключается в том, чтобы не дать другим организмам стать патогенами. Таким образом, каждое растение поражается какими-то специфическими патогенными организмами и остается устойчивым к другим, которые могут в свою очередь поражать другие виды растений. Предсуществующие защитные вещества действуют главным образом на те грибы, которые сильно повреждают клетки растения-хозяина и при этом высвобождают или же активируют эти защитные вещества. Паразиты, которым удается обосноваться в растении, часто вводят в клетку свои *гаустории* — небольшие отростки гиф; гаустории проникают сквозь клеточную мембрану и извлекают из клетки питательные вещества, не слишком ее повреждая и потому не вызывая в ней никаких защитных реакций. В других случаях успешный паразитизм обеспечивается устойчивостью гриба к антигрибным веществам или его способностью разрушать такие вещества, благодаря чему инфекционный процесс развивается беспрепятственно.

Фитоалексины

Фитоалексины — это антигрибные соединения, образующиеся в растении в ответ на его заражение грибом. Название «фитоалексины», означающее в переводе с греческого «отвращающие вещества», закрепилось в науке в то время, когда исследователи неправильно полагали, будто в подобных веществах проявляется иммунный ответ растения, равноценный иммунному ответу животных. В действительности же в этих веществах проявляется вовсе не специфический ответ на грибную инвазию, а некий общий ответ — на любое повреждение.

В настоящее время из широкого круга растений выделен целый ряд соединений этого типа. По своей химической структуре они оказались очень различными. Каждое из них, по-видимому, специфично для того растения, в котором оно образу-

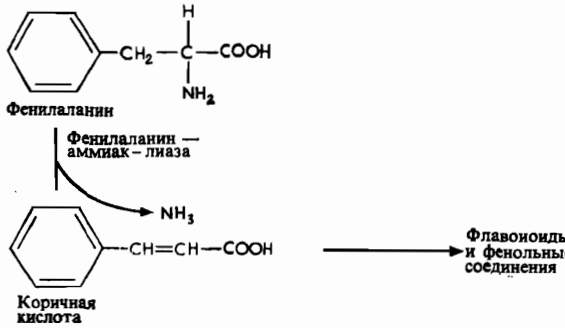


Рис. 15.9. Феннлаланин служит главным предшественником флавоноидов и фенольных соедннений, многне нз которых нграют важную роль в устойчнвости растенний к болезням.

ется, путь же образования зависит от природы данного фитоалексина. Так, для образования пизатина (рис. 15.8), вырабатываемого в растениях гороха, не требуется особых изменений в метаболизме растительных тканей, потому что у представителей семейства Leguminosae, к которому принадлежит горох, широко распространены изофлавоноиды, по своей структуре близкие к пизатину. Очевидно, пизатин образуется из аминокислоты фенилаланина, которая при этом сначала дезаминируется под действием фенилаланин—аммиак-лиазы с образованием коричной кислоты, а это — путь, общий для всех флавоноидов (рис. 15.9).

Сможет ли данный фитоалексин сообщить растению устойчивость, это зависит от многих факторов. Чрезвычайно важно, насколько быстро растение распознаёт инфекционный агент и реагирует на него. Нередко фитоалексин начинает вырабатываться после заражения слишком поздно, когда гриб уже успел распространиться по ткани. В других случаях оказывается, что гриб обладает способностью разлагать данный фитоалексин и благодаря этому также распространяется. Гриб *Botrytis cinerea* чувствителен к фитоалексину конских бобов *(Vicia faba)* и поэтому ограничен в своем распространении местом заражения, так что на листьях он вызывает лишь появление мелких бурых пятнышек (откуда и само название этой болезни — «шоколадная пятнистость»). Родственный же вид гриба, *Botrytis fabae,* разрушает этот фитоалексин, что позволяет ему распространяться по всему листу.

На примере антракноза фасоли (*Phaseolus vulgaris*), возбудителем которого является гриб *Colletotrichum lindemuthianum*, можно продемонстрировать взаимосвязи, существующие между растением-хозяином, грибной инфекцией и образованием фитоалексинов. Устойчивость или восприимчивость различных сор-

тов фасоли к этой болезни не удается связать с усиленным образованием фитоалексина *фазеолина* (см. рис. 15.8), которое наблюдается у них спустя 24 ч после искусственного заражения растений. Растения устойчивого сорта отвечают на внедрение гриба немедленной гибелью клетки-хозяина, так что ростковая трубка гриба, образовавшая на поверхности клетки шаровидный *апрессорий*, проникнуть глубже уже не может. Иначе ведет себя гриб в растениях восприимчивых сортов: ростковая трубка прорастает здесь сквозь стенку клетки-хозяина и продолжает расти между этой клеточной стенкой и протопластом, не причиняя клетке существенных повреждений. Таким образом гифы гриба растут на протяжении нескольких дней, распространяясь от клетки к клетке, по-прежнему без особых следов повреждения. Затем внезапно проявляются типичные симптомы антракноза: побурение, некрозы и гибель тканей. У устойчивого растения быстрое образование фазеолина начинается на второй день после заражения, одновременно с появлением мелких бурых пятнышек, свидетельствующих о сверхчувствительности. У восприимчивого растения фазеолин не вырабатывается до тех пор, пока на листьях не появятся типичные антракнозные поражения, а в это время фитоалексин помочь уже не может! Мы видим, таким образом, что, хотя этот фитоалексин, по-видимому, и способен сыграть свою роль в предотвращении болезни, существенное различие между устойчивыми и восприимчивыми сортами определяется их способностью распознавать патогена и соответствующим образом реагировать. И наоборот, специфичность болезни, очевидно, может зависеть от того, способна ли данная раса патогена избежать повреждения клеток (т. е. не спровоцировать ведущие к этому процессы или подавить их) и таким путем избежать ответной реакции растения — образования фитоалексинов. Возможно, следовательно, что реакция *сверхчувствительности* — это одна из главных реакций, обеспечивающих растению устойчивость к грибной инвазии. При сверхчувствительности быстро отмирает зараженная ткань, а часто и примыкающие к ней участки ткани, так что гриб, оказавшись в изоляции среди мертвых клеток, заразить другие клетки растения уже не может. В настоящее время это интереснейшее явление усиленно изучается.

Защита растений от болезней

Успешное ведение сельского хозяйства предполагает снижение потерь от болезней растений или предупреждение этих болезней. Как и в мире животных, здесь существуют два подхода: профилактический и лечебный. Профилактические мероприятия там, где они возможны, обходятся дешевле и дают обычно лучший эффект. Различные агротехнические приемы

также могут помочь предупредить болезнь; очевиден эффект, например, от уничтожения любого зараженного материала или от чередования различных культур в пространстве и во времени, с тем чтобы ограничить выживание и распространение патогена в посевах. Возбудители некоторых болезней распространяются при помощи других организмов (их называют *переносчиками* или *векторами*); в этих случаях желательно также вести борьбу с переносчиками.

Фунгициды. Эти препараты при их использовании либо создают защитное покрытие на поверхности растений, либо проникают внутрь растения и оказывают на него системное действие. Грибы, развивающиеся на растениях снаружи, подобно возбудителям ложной мучнистой росы, чувствительны к фунгицидам первой группы, и потому воздействовать на них несколько легче, чем на грибы, растущие внутри растительной ткани. Биологически грибы более удалены от человека, чем насекомые, так что фунгицидные вещества обычно не столь ядовиты для него, как инсектициды, но осторожность в их применении все же следует соблюдать. Все фунгициды можно подразделить на три главных класса. В первый класс входят давно известные неорганические соединения, в значительной мере вытесненные в настоящее время другими препаратами, но все еще употребляемые. К ним относится, например, молотая сера — очень эффективное средство против некоторых грибов, развивающихся на поверхности растений. Широко применяется до сих пор также и бордоская жидкость — смесь гидроокиси кальция и медного купороса. При смешивании два этих соединения вступают в реакцию, в результате которой медь — активный ингредиент смеси — оказывается в более «доступном» состоянии; в этом состоянии она подавляет рост гриба, но не действует на само растение. Бордоская жидкость была впервые применена для того, чтобы предотвратить хищение винограда; однако при этом выяснилось, что она хорошо защищает виноград от мильдью, и с тех пор ее используют в качестве фунгицида. Второй класс фунгицидов — это органические соединения, действующие на поверхности растений, но более эффективные, нежели неорганические фунгициды. Важнейшую, наиболее разностороннюю и широко используемую группу составляют среди них органические соединения, содержащие серу (рис. 15.10). Очень эффективен, в частности, каптан, широко применяемый для протравливания семян с целью предохранить всходы от болезней, передающихся через семена.

Самым существенным достижением в области защиты растений следует считать появление третьего типа защитных веществ — фунгицидов или инсектицидов *системного действия.* Эти вещества проникают в растение и затем транспортируются по ксилеме или флоэме, поэтому они быстро ликвидируют гриб-

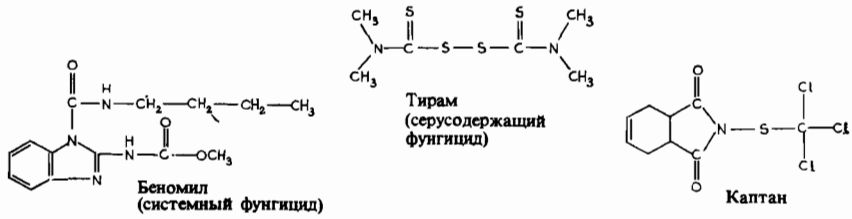


Рис 15.10. Синтетическне фунгициды.

ную инфекцию или инвазию насекомых-вредителей в самых разных растительных тканях. Защитные вещества системного действия должны обладать такой химической структурой, которая позволяла бы им проникать в растение и двигаться по проводящим тканям вместе с транспирационным током или с током питательных веществ; эти два требования предполагают жирорастворимость и водорастворимость. Кроме того, вещества системного действия должны сохранять в растении относительную стабильность, в противном случае они не смогут обеспечить надежную защиту.

К наилучшим новым системным фунгицидам принадлежит *беномил,* обладающий широким спектром фунгитоксического действия. Наносить его удобнее всего на листья; введение в почву обеспечивает, правда, длительное поступление фунгицида через корни, но зато расход препарата при этом сильно увеличивается; инъекции в ствол дерева дают некоторый эффект при голландской болезни вяза, но полного излечения таким способом достичь не удается. Беномил транспортируется по ксилеме, поэтому из опрысканных старых листьев в молодые поступают лишь небольшие его количества. Это, конечно, некоторый недостаток данного фунгицида, поскольку новый прирост требуется опрыскивать заново. Однако это означает также, что фунгицид не попадает в плоды, так что с деревьев, обработанных до завязывания плодов, можно собирать плоды без всякого опасения. Механизм действия беномила связан с нарушением образования митотического веретена, т. е. этот фунгицид подавляет клеточное деление гриба. В целом беномил мог бы считаться почти идеальным фунгицидом, если бы не проблема возникновения устойчивости у патогенных грибов. На той стадии клеточного цикла, на которой действует этот фунгицид, одной генной мутации достаточно, чтобы сообщить организму устойчивость. Такие случаи известны, и число их постепенно растет. Приходится думать поэтому, что беномилу недолго суждено играть заметную роль в практической защите растений и что потребуется дальнейшая непрерывная работа над созданием новых соединений такого типа.

Бактерии и вирусы. Некоторые болезни растений вызываются бактериями и вирусами. Защита растений от бактериальных болезней полностью сходна с их защитой от патогенных грибов; устойчивость же растений к вирусам (не являющимся клеточными организмами) зависит от способности растительной клетки помешать вирусу воспользоваться клеточным аппаратом синтеза нуклеиновых кислот. В сельском хозяйстве защита от вирусных болезней достигается частично посредством изоляции растений от источника инфекции и частично с помощью борьбы с насекомыми-переносчиками вирусов (путем опрыскивания инсектицидами).

В садоводстве для избавления от вирусных инфекций есть два пути. Первый из них — это тепловая обработка растительных тканей. Растения, находящиеся в состоянии активного роста, выдерживают в течение длительного времени при 35 °С, а ткани в состоянии покоя прогревают в течение 30 мин при 55 °С; таким путем удается достичь разрушения вируса без заметного повреждения самой растительной ткани (хотя предел безопасности при этом довольно легко переступить). Более безопасный путь заключается в использовании меристематических культур (см. гл. 14), но этот способ пригоден лишь для отдельных видов растений. У некоторых растений, например у хризантем, отделенные концы побегов быстро растут в культуре. Размножение вируса отстает при этом от роста растительной ткани, вследствие чего верхушка побега оказывается через какое-то время свободной от вируса; эту верхушку отделяют и выращивают из нее целое растение, не зараженное вирусом.

Химиотерапия вирусных болезней растений делает пока еще только первые шаги, хотя и в этой области отмечен уже один явный успех. Речь идет о вирусе западной желтухи салата-латука. Листья растений, зараженных этим вирусом, желтеют и опадают; болезнь может уничтожить практически весь урожай. Однако если внести в почву препарат системного действия *карбендазим*, то он будет поглощаться корнями, что предотвратит вызываемое вирусом разрушение хлорофилла. Таким образом, хотя в клетках вирус и сохранится, листья салата-латука будут иметь вид совершенно здоровых, т. е. сохранят свои товарные качества. В будущем мы, возможно, научимся таким же способом вести борьбу и с другими вирусами.

Паразитические высшие растения. Паразитам из числа высших растений большого значения обычно не придают, однако при сильном поражении они могут извлекать из сосудистой системы растения-хозяина такое количество воды и питательных веществ, что недостаток их становится уже весьма ощутимым. Омела (*Phoradendron flavescens*), используемая для традиционного украшения дома на рождество, является опасным паразитом дуба и хвойных пород, способным существенно замедлять

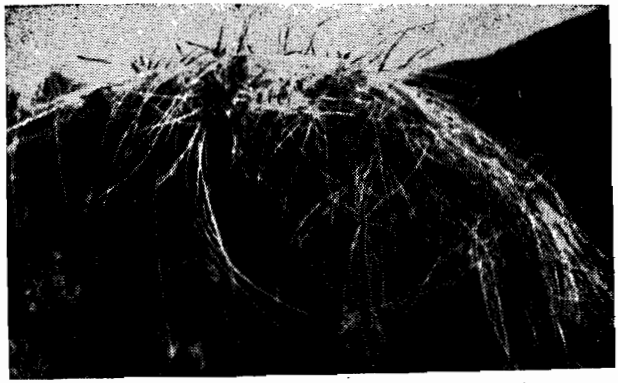


Рис. 15.11. Повилика *(Cuscuta gronovii)* — паразитическое высшее растение. Здесь изображена повилика, обвившая кустик утесника *(Ulex europaeus)*.

рост этих деревьев. Повилика (*Cuscuta gronovii*), вьющееся растение-паразит, тоже может причинять значительный вред, особенно в районах с более теплым климатом (рис. 15.11). Два паразита из этой группы поражают корни растений: стрига (*Striga*) встречается на субтропических злаках, таких, как кукуруза и сорго, а заразиха (*Orobanche*) паразитирует на многих видах растений, в том числе на бобовых культурах, томатах и табаке. В некоторых районах земного шара стрига составляет серьезную проблему в сельском хозяйстве. Низкие урожаи кукурузы в Северной Африке, приписываемые обычно бедности здешних почв, на самом деле часто объясняются тем, что посевы кукурузы заражены стригой. В США, особенно в средней части Атлантического побережья, грузы, предназначенные для морских перевозок, часто задерживаются карантинной инспекцией из-за того, что зерно содержит примесь семян этого корневого паразита. Стрига — неполный паразит; у нее имеются мелкие зеленые листья (обычно они видны у основания зараженного растения кукурузы). Поэтому стрига может в какой-то мере осуществлять фотосинтез, но все же она очень сильно истощает растение-хозяина. Борьба со стригой при помощи гербицидов не дала пока результатов. Главным звеном жизненного цикла стриги, на которое следует направить удар, можно считать прорастание семян. Семена стриги долгое время остаются в почве в состоянии покоя и прорастают лишь под стимулирующим воздействием некоторых соединений, вырабатываемых корнями растений-хозяев. Недавно удалось выяснить химическую структуру этих стимуляторов прорастания. Активное вещество, *стригол,* оказалось в некоторой степени сходным с гиббереллинами. Можно, очевидно, синтезировать это вещество и попробовать бороться со стригой, внося его в почву, чтобы вызвать про-

растание семян стриги в то время, когда растений кукурузы на поле нет; молодые проростки паразита не смогут выжить без дополнительного питания, которое они получают от растения-хозяина, и будут, вероятно, обречены на гибель. Обрабатывать почву такими стимуляторами прорастания, для того чтобы уничтожить в ней семена стриги, придется, по-видимому, в течение нескольких лет подряд, потому что маловероятно, чтобы все семена этого паразита прорастали одновременно.

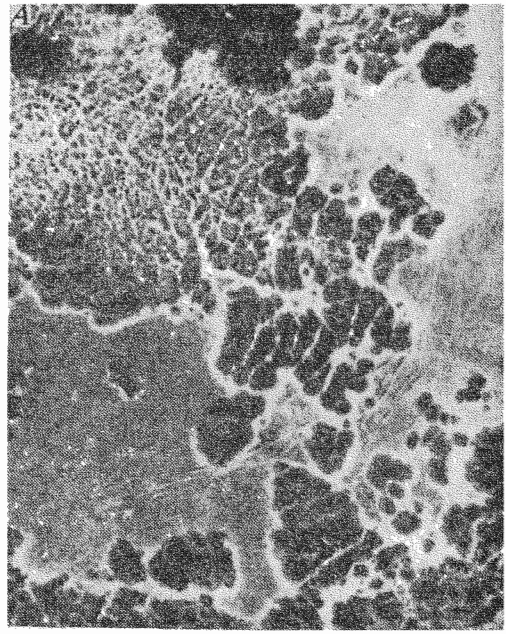
КОНКУРИРУЮЩИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ЧЛЕНАМИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Большинство растений произрастает в пределах растительных сообществ, состоящих из многих особей одного и того же вида или разных видов. Если важнейшие жизненные ресурсы, которыми располагает такое сообщество, т. е. пространство, питательные вещества, вода и свет, ограничены, то каждое растение конкурирует со своими соседями за эти ресурсы. Доминируют обычно те растения, которые с самого начала развиваются быстро, захватывают бóльшую часть питательных веществ, воды и т. п. и обгоняют в росте своих соседей. В сельском хозяйстве мы почти всегда имеем дело с монокультурой — нам требуется только один какой-нибудь вид, а все остальное мы относим к «сорнякам». (Под словом «сорняк» понимают обычно такое растение, которое в данном месте и в данный момент нам не нужно.) К несчастью, хорошо приспособленные к условиям обитания сорняки нередко растут быстрее, чем возделываемые культурные растения, выведенные в расчете на высокую хозяйственную продуктивность, а вовсе не по признаку конкурентоспособности. Поэтому культурные растения часто нуждаются в помощи человека, для того чтобы их не одолели конкурирующие с ними сорняки. В прежние времена сорняки удалялись вручную или при помощи мотыги; на небольших участках этот способ применяется и теперь. Однако в сельскохозяйственной практике западных стран, т. е. там, где обширные площади заняты какой-нибудь одной культурой и где дело часто упирается в нехватку и дороговизну рабочих рук, вместо ручной прополки прибегают обычно к гербицидам. После удаления сорняков остается еще конкуренция между самими культурными растениями, принадлежащими к одному и тому же виду, но эта конкуренция не имеет для нас особого значения, поскольку нас интересует урожай не с одного растения, а с единицы площади. Если растения, для того чтобы дать урожай, должны достичь каких-то минимальных размеров (примером этого может служить ананас или сахарная свекла), то такие растения приходится рассаживать или прореживать, что, впрочем, тоже часто удается делать механизированным способом.

Фитотоксины

Мы уже отмечали, что природа часто опережает человека в своих «изобретениях». Не составляют в этом смысле исключения и гербициды. У многих растений существуют собственные «гербициды», или *фитотоксины,* которыми они подавляют рост своих конкурентов. Отрицательное влияние, оказываемое растениями друг на друга при помощи веществ, выделяемых в окружающую среду, носит название *аллелопатии.* По большей части примеры аллелопатии наблюдаются в полузасушливых областях, потому что обильные дожди вымывают водорастворимые фитотоксины и облегчают также их микробное разложение. Об аллелопатии свидетельствует отсутствие поблизости от данного типа растений других, конкурирующих с ним растений. Нередко растение, вырабатывающее фитотоксин, окружено полоской голой земли, и, хотя на этой голой земле воды, света и питательных веществ вполне достаточно, другие виды растений растут лишь на известном расстоянии от источника фитотоксина (рис. 15.12).

Фитотоксины могут быть летучими или могут распространяться с помощью воды. Рассмотрим два примера, чтобы познакомиться с той и другой ситуацией. *Salvia leucophylla* (шалфей) — это небольшой полукустарник, которым в Калифорнии зарастают луга. Ни в самой заросли *Salvia,* ни в примыкающей зоне шириной 1—2 м трава не растет. Даже на расстоянии нескольких метров от *Salvia* встречаются лишь отдельные экземпляры травянистых растений, рост которых заметно угнетен. Выяснилось, что и в воздухе вокруг кустиков *Salvia,* и в почве возле этих растений присутствуют два летучих терпена — *цинеол* и *камфора* (рис. 15.17), токсичные для травянистых растений, резко подавляющие прорастание их семян. *Salvia* выделяет эти терпены в конце весны, когда дожди практически уже прекратились. Терпены поглощаются почвенными частицами и остаются в почве на протяжении всего долгого сухого лета. Когда с наступлением сезона дождей семена трав начинают прорастать, терпены проникают в корни проростков, растворяясь в воскообразном кутине, покрывающем их поверхность. При этом они подавляют рост молодых проростков настолько сильно, что те уже не могут выжить, если дождливая погода вновь сменяется сухой, а в здешних местах это бывает нередко. После нескольких недель дождя терпены в почве уже не обнаруживаются, однако возобновление их образования по окончании сезона дождей вновь восстанавливает их уровень и обеспечивает постоянное доминирование *Salvia.* Корни *Salvia* образуют вблизи поверхности почвы плотную массу, которая поглощает почти всю имеющуюся воду, что также затрудняет развитие других растений.



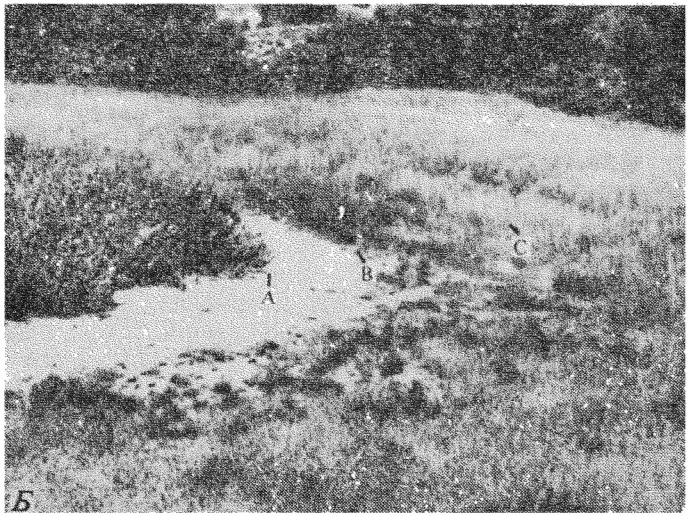


Рис. 15.12. *А.* На этом аэроснимке хорошо видно подавление роста одних растений в присутствии других. Здесь снят луг в Калифорнии, на котором растут однолетние травы и который постепенно заселяется полукустарниками *Salvia leucophylla* и *Artemisia californica.* Обратите внимание на светлые полосы вокруг темных участков — это голая земля вокруг тех мест, где растут *Salvia* и *Artemisia. Б.* О фитотоксическом действии, которое оказывает *Salvia leucophylla* на однолетние травы, свидетельствует полоса голой земли, окружающая заросли *Salvia* (границами ее служат точки *А* и *В*). По соседству с этой совершенно бесплодной зоной (в полосе, ограниченной точками *В* и *С*) травы хотя и растут, но рост их угнетен. Нормальный рост (справа от точки *С*) можно наблюдать не ближе чем в нескольких метрах от *Salvia* (С любезного разрешения C. H. Muller, University of California Santa Barbara.)

Широкий набор веществ включает группа фитотоксинов, распространяемых с помощью воды. Калифорнийский чапараль состоит из кустарниковой растительности, занимающей обычно нижнюю часть сухих склонов горных хребтов. Доминирует в этом сообществе *Adenostoma fasciculatum*, травянистые же растения здесь почти полностью отсутствуют. Фитотоксины, накапливающиеся в почве чапараля, попадают туда не из подстилки и не с корневыми выделениями, а с каплями дождя, стекающими с листьев. Они накапливаются на листьях в сухую погоду и затем очень быстро смываются с них даже самым слабым дождем, а иногда и во время тумана. Поэтому вблизи растений, вырабатывающих фитотоксины, подавлен и рост травянистых растений, и прорастание их семян. При исследовании в листовых смывах было обнаружено 9 фенольных соединений с фитотоксическими свойствами. После вырубания кустарников токсичные вещества недолго сохраняются в почве; поэтому заросли *Adenostoma* могут удерживать свое доминирующее, обусловленное аллелопатией положение лишь в том случае, если их листья периодически омываются водой. Другие виды растений вырабатывают более стойкие токсины. Например, *Arctostaphylos glandulosa* образует стойкий фитотоксин, который накапливается и в корнях растения, и в подстилке. Некоторые виды дубов вырабатывают *юглон* — вещество из класса хинонов, очень сильно подавляющее под большими деревьями рост конкурирующей с ними растительности. В прошлом такие природные фитотоксины практически не рассматривались как потенциальные гербициды; однако со временем мы, возможно, возьмем их на вооружение, поскольку эти природные гербициды ценны тем, что они безвредны.

Гербициды

Гербицидами называют химические вещества, применяемые для уничтожения растительности. Гербициды общего действия, убивающие все виды растений, используются для уничтожения растительности на беговых дорожках стадионов, на железных дорогах, под линиями высоковольтных электропередач и т. п. В сельском хозяйстве находят применение гербициды избирательного действия. Ценность того или иного соединения в качестве гербицида зависит от его токсичности для сорняков-мишеней, от степени избирательности его действия, от отсутствия нежелательных побочных эффектов как в экологическом плане, так и с точки зрения здравоохранения, и, наконец, если это органическое вещество, от его способности подвергаться биологическому разложению. Одним из первых гербицидов была серная кислота; она убивает растения, обжигая их листья, и даже обладает в какой-то степени избирательным действием, так как

она уничтожает только широколиственные сорняки, а листьям злаков не вредит. Однако у серной кислоты есть существенный недостаток — ее разъедающее действие. В конце 1930-х годов исследователи занялись поисками соединений, способных избирательно регулировать рост растений. Эти работы, многие из которых во время второй мировой войны проводились в закрытых лабораториях, привели к открытию хлорфеноксиуксусных кислот — 2,4-Д и 2М-4Х. Оказалось, что эти соединения по еще не выясненным причинам обладают желательным свойством — токсичностью для одних только широколиственных растений (рис. 15.13); поэтому после войны их начали производить и применять в качестве гербицидов избирательного действия. С тех пор создан широкий набор соединений этого типа для сельского хозяйства. Многие из них рассчитаны на какое-нибудь специальное применение, в основном на уничтожение определенного вида сорняков тех или иных пищевых культур. Имеющиеся теперь в нашем распоряжении препараты столь разнообразны, что появилась даже возможность уничтожать однолетние и многолетние сорные злаки в посевах зерновых, принадлежащих к тому же семейству (рис. 15.14). Обсудить здесь все эти гербициды не представляется возможным; мы рассмотрим лишь некие общие принципы, на которых основывается применение гербицидов.

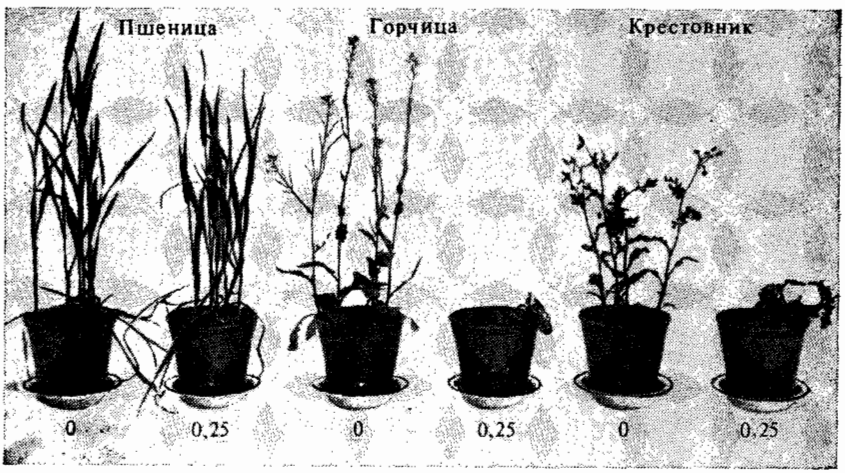


Рис. 15.13. Ауксиноподобные гербициды уничтожают двудольные растения, но не влияют на злаки. На этой фотографии виден эффект от применения 2,4-Д (цифры на фотографии указывают дозу гербицида в кг/га) у растений пшеницы, горчицы *(Sinapis arvensis)* и крестовника *(Senecio vulgaris)*. (С любезного разрешения Agricultural Research Council, Weed Research Organization, Oxford, England.)

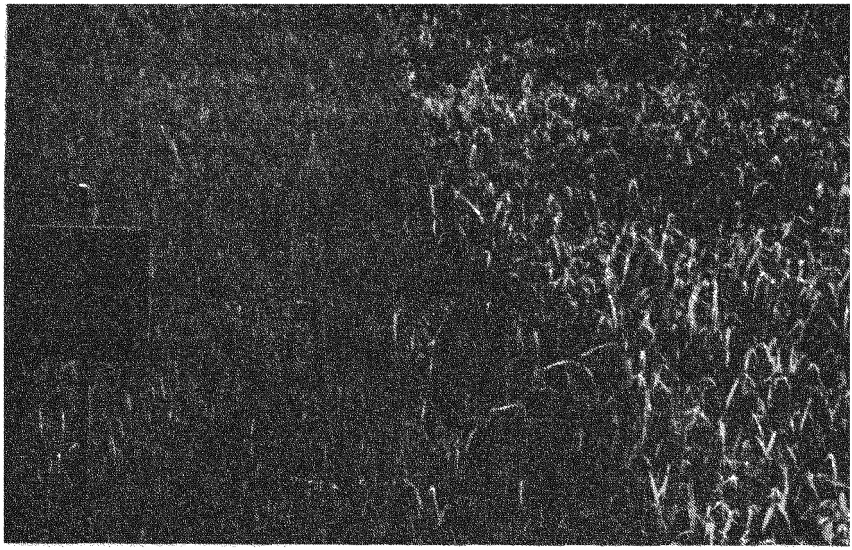


Рис. 15.4. У старых ауксиноподобных гербицидов избирательность проявлялась лишь в отношении очень далеких друг от друга растений, а некоторые из новых гербицидов способны уничтожать сорные злаки в посевах зерновых, принадлежащих к тому же семейству. На фотографии виден эффект от обработки почвы барбаном (4-хлорбутинил-2-N-м-хлорфеннлкарбамат), внесенным в количестве 0,35 кг/га. В левой, обработанной, части посева овсюг *(Avena fatua)* отсутствует, а на необработанном участке посев очень сильно нм засорен. (С любезного разрешения Agricultural Research Council, Weed Research Organization, Oxford, England.)

Гербициды должны быть токсичны для растений в низких концентрациях; при таких концентрациях они должны быть способны нарушать многочисленные реакции в растительных клетках. Некоторые гербициды, например *диурон*, подавляют фотосинтетический перенос электронов и быстро убивают растения, потому что в таких условиях на свету фотолиз воды приводит к накоплению высокоокисленных соединений, которые воздействуют на клеточную мембрану и нарушают ее целостность. Вещества, оказывающие влияние на рост растений, например 2,4-Д, по своей структуре близки к ауксинам и в малых концентрациях действуют как они. Однако в более высоких концентрациях эти вещества вызывают несбалансированный рост, нередко заканчивающийся гибелью растений. Хотя 2,4-Д известен уже свыше 35 лет, мы так до сих пор, в сущности, и не знаем, каков механизм его действия. Можно предположить, что этот гербицид воздействует на локализованные в мембране протонные насосы, а также на синтез нуклеиновых кислот и бел-

ка, стимулируемый, как известно, и природным ауксином — индолилуксусной кислотой (ИУК). Однако такое воздействие отнюдь не равноценно нормальной регуляции; причина, возможно, заключается в том, что 2,4-Д не разрушается ИУК-оксидазой и не очень эффективно связывается с другими соединениями. Вследствие этого концентрация 2,4-Д постепенно растет и наконец достигает уровня, при котором он становится уже токсичным; нормальный ход клеточных процессов в результате этого нарушается, наступает распад и в конце концов — гибель растения. Некоторые другие гербициды, например уничтожающий однодольные сорняки *далапон*, действуют, вероятно, индуцируя изменения в конформации ферментных и мембранных белков, что приводит к нарушению метаболических процессов и к распаду различных клеточных структур.

Любой гербицид эффективен лишь в том случае, если он способен проникать в растение; для этого ему, так же как и системным фунгицидам, требуется определенная степень как жирорастворимости, так и водорастворимости. Основной способ применения гербицидов — опрыскивание водными растворами; однако для проникновения через кутикулу и через клеточную мембрану гербицид должен быть в какой-то степени жирорастворим. Иногда, для того чтобы облегчить прохождение гербицида через кутикулу, к его раствору добавляют *адъюванты*, т. е. агенты, понижающие поверхностное натяжение воды и тем самым способствующие проникновению гербицида в вещество кутикулы, близкое по своей природе к воску. Наиболее эффективные гербициды распространяются по всему растению, двигаясь по ксилеме или флоэме. Для того чтобы уничтожить какой-нибудь корневищевый многолетник, например вьюнок или укореняющийся сумах, гербицид должен проникнуть по флоэме к запасающим органам и к верхушкам молодых развивающихся побегов на концах корневища. Такой способностью обладает, например, новый гербицид глифосат.

Избирательность гербицидов зависит от ряда свойств, причем каждое из них в отдельности, вероятно, не может обеспечить избирательности, т. е. преимущественного действия на какой-нибудь один вид растений. Перечень этих необходимых свойств меняется в зависимости от природы гербицида, и особенно от способа его применения, например от того, обрабатывают ли им почву до появления всходов культурного растения и сорняков или опрыскивают листья уже после появления всходов. Если гербициды вносятся в почву, то на избирательность их действия заметно влияет локализация препарата в почве. Например, если гербицид содержится только в верхнем слое почвы, то он, очевидно, будет убивать любые прорастающие в этом слое семена сорняков, тогда как корни культурных растений, семена которых заделаны на большую глубину, не

будут его поглощать. Семена овсюга (*Avena fatua*) прорастают ниже «гербицидного» слоя, и тем не менее препарат их уничтожает, тогда как на пшеницу и другие культурные злаки он не действует; объясняется это тем, что удлиняющийся стебель овсюга выталкивает меристематическую зону в тот слой почвы, который содержит гербицид, а у культурных злаков такого удлинения не происходит, и потому их меристематическая зона остается ниже этого слоя. Некоторые гербициды избирательного действия вносятся в почву после появления всходов культурных растений, но до того, как начнут расти сорняки. Для уничтожения на газонах росички (*Digitaria*) используется ряд препаратов, подавляющих прорастание семян этого однолетнего сорняка, но не действующих на многолетние злаки, образующие травянистый покров газона.

Эффективность гербицида, применяемого после появления всходов, зависит от того, достигнет ли он в растении клеток-мишеней. А это в свою очередь определяется рядом обстоятельств. Количество попадающего на листья гербицида зависит, например, от того, как расположены листья: вертикальные листья злаков перехватывают значительно меньше гербицида, чем широкие горизонтально располагающиеся листья двудольных. Капли гербицида могут удерживаться на листе и могут с него стекать. Это зависит от характера листовой поверхности и от наклона листа: с наклонной, покрытой восковым налетом поверхности капли легко скатываются, а на горизонтальных, слабо кутинизированных листьях они обычно задерживаются. Горох с его толстой кутикулой часто совершенно нечувствителен к гербицидам, но те же гербициды становятся для него высокотоксичными, если каким-либо образом заставить их удержаться на листьях. После того как препарат попал на листья и удержался на них, его эффективность определяется тем, сумеет ли он проникнуть в клетки. И здесь восковой налет кутикулы служит барьером: водорастворимые соединения проникают через кутикулу медленнее, чем через некутинизированную поверхность.

Если гербицид не распространяется по растению на сколько-нибудь значительное расстояние от места проникновения, то важным фактором, от которого зависит его токсичность, оказывается морфология растения. У злаков, например, стебли по большей части короткие и верхушечная почка защищена листовым влагалищем, а у двудольных растений и верхушечная почка, и стебель доступны для опрыскивания. Поэтому злаки при обработке мало страдают от «ожога» листьев и легко оправляются, тогда как тяжелые повреждения почки и стебля у широколиственных сорняков вызывают гибель растений. Способность к перемещению внутри растения также может влиять на избирательность действия. Гербицид, проникающий из листа в

почку, уничтожает, например, данный вид растений, тогда как другой, родственный вид остается к нему нечувствительным только по той причине, что в нем этот гербицид не способен переместиться на сколько-нибудь значительное расстояние от места проникновения.

Когда препарат уже в достаточной мере распространился по растению, в силу вступают другие факторы, определяющие его избирательность. Самый наглядный пример такой ситуации — это случай, когда устойчивый вид растений способен разрушать гербицид до нетоксичных соединений, а чувствительный не способен. Хорошо известно, например, что гербицид *симазин* обезвреживается в растениях кукурузы. Прямо противоположным образом обстоит дело, когда используемый для опрыскивания препарат сам по себе не обладает фитотоксичностью и превращается в фитотоксичное вещество только в самих растениях, после чего убивает их; при такой ситуации любое растение, не способное осуществить это превращение, будет устойчиво к данному препарату. Исследовав под этим углом зрения хлорфеноксиалкилкарбоновые кислоты с боковой цепью различной длины, можно убедиться в том, что некоторые растения обладают способностью осуществлять так называемое β-окисление этих кислот, при котором от боковой цепи отщепляется в каждом цикле окисления двууглеродный фрагмент. Если исходная цепь содержит за вычетом карбоксильной группы нечетное число атомов углерода, то конечным продуктом β-окисления оказывается всегда токсичное производное уксусной кислоты; если же она содержит четное число атомов, то образуется относительно слабо токсичное фенольное производное (рис. 15.15). Однако не все растения способны осуществлять β-окисление хлорфеноксиалкилкарбоновых кислот; совершенно не способны к этому, например, представители сем. Leguminosae. Поэтому если обработать, например, какую-нибудь бобовую культуру и присутствующие в ней сорняки, не относящиеся к семейству бобовых, раствором хлорфеноксимасляной кислоты (2,4-ДМ), имеющей в боковой цепи три промежуточных атома углерода, то в сорняках это соединение превратится в хлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д), которая их убьет; в бобовых же растениях оно останется неизменным и соответственно не причинит им вреда. Это дает возможность применять 2,4-ДМ в качестве гербицида в смешанных посевах, состоящих из злаков и какой-нибудь бобовой культуры, используемой на корм скоту после уборки злаков. Можно представить себе также, что избирательность действия гербицида зависит от его влияния на какой-то важный биохимический процесс, который у чувствительного вида растения имеется, а у устойчивого или отсутствует вообще, или не столь чувствителен к данному гербициду, или, наконец, каким-то образом защищен. Конкретный пример такого рода

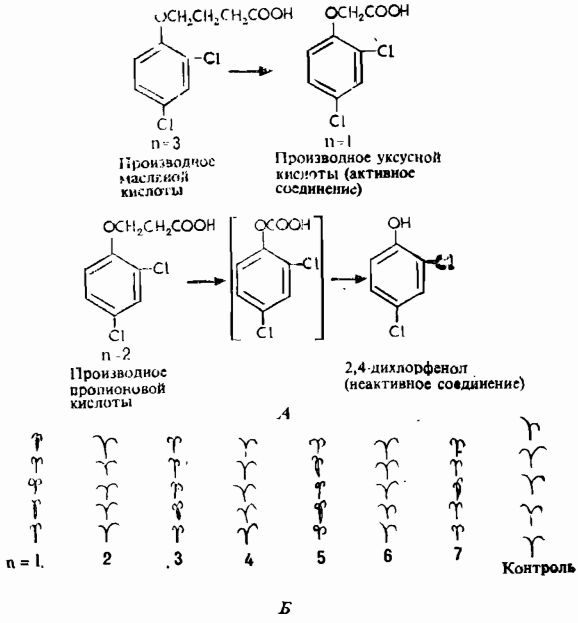


Рис. 15.15. *А.* В процессе β-окисления от боковой цепи ω-(4-хлорфенокси)алкилкарбоновых кислот отщепляется в каждом цикле по два атома углерода. Если в конечном продукте такого окисления присутствует один углерод метиленовой группы, то этот продукт активен, но если этот углерод утрачивается, то отсутствует и активность. *Б.* Соединения, у которых в боковой цепи содержатся 2 атома углерода (производные уксусной кислоты), 4 (масляной), 6 (капроновой) и 8 (октановой), активны, тогда как соединения с 3 атомами углерода (производные пропионовой кислоты) 5 (валериановой) и 7 (гептановой) не обладают активностью. В нижней части рисунка изображены результаты теста на активность, проводимого с расщепленным стеблем гороха. Мерой активности служит в этом тесте степень изгибания двух половинок расщепленного стебля. Под воздействием активных соединений в концентрации 1 ч. на млн. половинки стебля перекрещивались и завивались. *n* — число атомов углерода в боковой цепи за вычетом карбоксильной группы. (Wain. 1964. In: Audus (ed.), The Physiology and Biochemistry of Herbicides. Academic Press, New York, p. 465—481.)

мы пока назвать не можем, но есть основания думать, что нечто подобное лежит в основе устойчивости определенных видов растений к некоторым гербицидам (например, в основе устойчивости злаков к 2,4-Д). Вообще же судить о специфических причинах избирательной фитотоксичности такого гербицида, как 2,4-Д, можно будет лишь после того, как нам станет вполне ясен механизм его действия.

Большинство гербицидов в достаточной мере безопасны для человека, если не отклоняться от предписанных доз и соб-

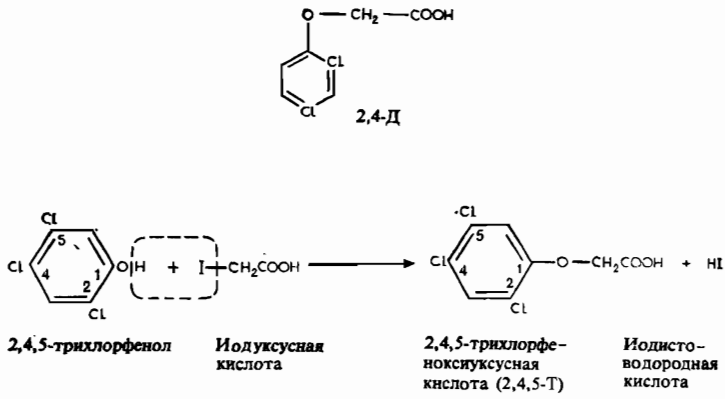
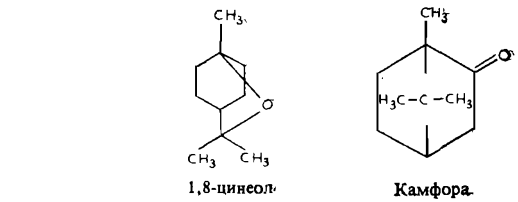


Рис. 15.16. Гербициды избирательного действия — 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д) и 2,4,5-трихлорфеноксиуксусная кислота (2,4,5-Т). Показан также путь синтеза 2,4,5-Т.

людать все правила их применения. Впрочем, с введением новых, еще недостаточно опробованных препаратов возникают иногда и новые проблемы. Весьма серьезная проблема возникла, например, в связи с применением гербицида 2,4,5-Т (рис. 15.16). Он был предназначен для уничтожения древесной растительности и широко применялся в качестве дефолианта в лесах и мангровых болотах Вьетнама во время недавней войны. Вначале он считался безвредным для человека и животных, однако позже лабораторными исследованиями было доказано, что имеющиеся в продаже препараты этого гербицида вызывают многочисленные аномалии развития у эмбрионов мышей и крыс. Удалось показать, что эта *тератогенная* способность (способность вызывать уродства) связана с присутствием в продажных препаратах 2,4,5-Т примеси 2,3,7,8-тетрахлордибензодиоксина (ТХДД; рис. 15.17), образующегося при синтезе 2,4,5-Т в качестве нежелательного побочного продукта. Старые препараты 2,4,5-Т содержали ТХДД в количестве около 25 ч. на млн., в новых же образцах эта примесь составляет уже менее 0,1 ч. на млн.; поэтому, исходя из того, что такой низкий уровень безопасен, 2,4,5-Т стали применять для прореживания лесонасаждений даже вблизи жилья. Между тем недавно выяснились новые тревожные обстоятельства, заставляющие серьезно задуматься над целесообразностью дальнейшего применения 2,4,5-Т. Во-первых, в лабораторных экспериментах на грызунах и приматах обнаружилось, что даже пяти частей ТХДД на *триллион* (!) в рационе этих животных достаточно для того, чтобы заметно повысить у них частоту возникновения различного рода злокачественных опухолей. Во-вторых, у растений под влиянием ничтожных количеств ТХДД наблюдались нарушения



Летучие *фитотоксины*

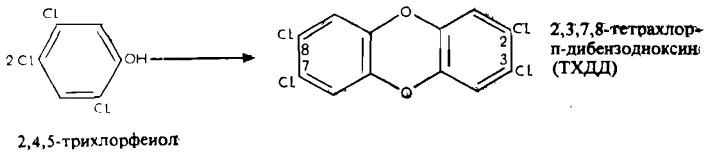


Рис. 15.17. Строение ТХДД, содержащегося в препаратах 2,4,5-Т в качестве нежелательной токсичной примеси. ТХДД образуется в результате побочной реакции в процессе синтеза 2,4,5-Т.

митоза, а это указывает на то, что данное соединение может обладать не только канцерогенными или тератогенными, но и мутагенными свойствами. Наконец, выяснилось, что в тех районах, где 2,4,5-Т применялся для прореживания лесонасаждений или для обработки пастбищных угодий, значительные количества ТХДД обнаруживаются не только в говяжьем жире, но и в женском молоке. Опасность, которую представляет ТХДД для популяции человека, не получила еще должной оценки, потому что пока не известно, накапливается ли это соединение в пищевой цепи и может ли оно разрушаться и выводиться из организма.

Все эти данные вынудили Управление по охране окружающей среды запретить применение 2,4,5-Т. Те, кто настаивает на дальнейшем его использовании, указывают, что связанные с ним опасности намного меньше, чем выгоды, которые он дает. Сторонники его запрета возражают, что даже один-единственный случай рождения мертвого ребенка, возникновения рака или врожденного уродства — слишком дорогая цена за то, что по сути дела представляет собой просто средство для облегчения нашего труда. Прореживание лесонасаждений, полагают они, можно вести и вручную; на самый худой конец можно еще в течение какого-то времени использовать 2,4,5-Т, но лишь до тех пор, пока не будут найдены какие-нибудь другие гербициды, лишенные такого вредного побочного действия.

Недавно обнаружилось также, что гербицид атразин, чаще всего применяемый для обработки посевов кукурузы, образует в растениях производные, обладающие мутагенным действием;

продемонстрировать это мутагенное действие удалось на растениях и микроорганизмах. Таким образом, хотя сам атразин был в свое время испытан и признан немутагенным, продукты его метаболических превращений в растительном организме оказались вредными. Отказаться сейчас от применения этого ценного гербицида трудно, потому что это несомненно повлекло бы за собой сокращение производства кукурузы. И все же мы, может быть, будем вынуждены пойти на этот шаг — ради здоровья людей. Гербициды — огромное благо для современного сельского хозяйства, но их применение требует постоянной бдительности; только при этом условии оно может быть безопасным.

Биологические методы борьбы с сорняками

Мысль о борьбе с сорняками при помощи других организмов не нова; насекомые, например, уже и ранее применялись для уничтожения тех или иных сорняков на пастбищах и в других подобных местах. Такой метод, однако, позволяет просто в какой-то мере контролировать распространение данного сорняка; о полном его искоренении, естественно, не может быть речи, поскольку насекомые кормятся на этих растениях и, значит, от них зависят. Именно по этой причине насекомые оказались мало пригодными для уничтожения сорняков в посевах культурных растений.

С гербицидами произошло то же самое, что и с инсектицидами: потребность в более селективных и менее токсичных агентах вновь привлекла внимание к биологическим методам борьбы. Оказалось, однако, что бóльшие перспективы в этом деле сулят не насекомые, а паразитные грибы. Если бы, например, удалось добиться достаточно сильной пораженности того или иного сорняка какой-нибудь болезнью, то это могло бы обеспечить полное и быстрое искоренение данного сорняка в посеве. Пример успешного применения этого метода — борьба с сорняком *Aeschynomene* на рисовых полях в южной части США. Этот сорняк снижает урожай риса, и примесь его семян делает рис непригодным для продажи. Бороться с *Aeschynomene* можно при помощи 2,4,5-Т, но это не дает полного эффекта; кроме того, 2,4,5-Т способен повреждать сам рис и находящиеся поблизости посевы других культур, не говоря уже о его вредном побочном действии, которое мы обсудили выше. Удалось найти высокоспецифичную расу гриба *Colletotrichum gleosporioides*, заражающую *Aeschynomene*, но не способную заражать другие растения. Споры этого гриба получают теперь промышленным способом (в ферментерах), при котором их выход измеряется сотнями килограммов. Опрыскивая посевы суспензией этих спор (10 млн/мл; 95 л/га), можно добиться полного уничтожения *Aeschynomene*. Обнадеживающие результаты были получе-

Рис. 15.18. Прелестный водяной гиацинт (*Eichhornia*) — один из самых злостных сорняков тропической и субтропической зон; он очень быстро распространяется, так что каналы и озера сразу же им зарастают.

Испытываются различные меры борьбы с этим сорняком, в том числе и такие, как заражение грибными болезнями.

ны также в опытах с применением гриба *Cercospora rodmanii* для борьбы с водяным гиацинтом (рис. 15.18); это растение очень быстро распространяется и сильно засоряет водные пути в тропиках и субтропиках. Такой метод борьбы можно будет, вероятно, постепенно распространять на все большее и большее число сорняков, если только нам удастся отыскать соответствующие специфичные расы паразитных грибов, поражающие эти сорняки, но безвредные для культурных растений и соседней дикой растительности.

Используя для борьбы с вредителями, патогенами и сорняками те методы, которые подсказаны нам природными системами, мы сможем, очевидно, обеспечить высокую продуктивность сельского хозяйства на основе селективной защиты, не причиняя никакого вреда ни человеку, ни другим компонентам экосистемы.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Растения страдают не только от неблагоприятной температуры или недостатка воды; им причиняют вред также бесчисленные микроорганизмы, насекомые или другие растения. У дикорастущих форм имеются выработанные в процессе эволюции защитные механизмы, дающие им возможность противостоять неблагоприятным условиям и сопротивляться атакам различных вредителей и паразитов. Культурные растения часто лишены таких защитных механизмов и нуждаются в помощи, для того чтобы выжить; иногда для этого достаточно каких-нибудь чисто физических средств, но часто приходится также применять и химические препараты, отпугивающие вредителей или смягчающие эффект неблагоприятного воздействия.

От водного дефицита и от неподходящих температур расте-

ния защищаются либо тем, что избегают их (переходя в состояние покоя), либо при помощи разнообразных структурных и химических приспособлений, позволяющих *преодолеть* опасность; восковой налет кутикулы ограничивает, например, потерю воды, а волоски, покрывающие листья и отражающие свет, предотвращают перегревание листьев. *Холодостойкость* обусловливается рядом приспособительных механизмов, приводимых в действие различными факторами среды, такими, как короткий фотопериод; сюда относятся и повышенная концентрация растворенных веществ, и накопление сильно гидратируемых белков, способных связывать воду и предотвращать ее замерзание, и, наконец, появление в мембране липидов с пониженной точкой замерзания.

Растения и насекомые на протяжении долгого времени эволюционировали совместно, вследствие чего возникли различные связывающие их теперь благоприятные и неблагоприятные взаимодействия. В растениях вырабатывается много *вторичных метаболитов,* таких, как фенолы, алкалоиды, изопреноиды, флавононды и таннины, неприятные на вкус и потому отпугивающие насекомых и других животных. Насекомые в результате мутации становятся иногда нечувствительными к такому репеллеиту, а растения в свою очередь нередко начинают вырабатывать новый репеллент. Некоторые необычные аминокислоты и цианогенные соединения, содержащиеся в растениях, способны убивать насекомых, кормящихся на таких растениях. Защитить растения можно при помощи синтетических *инсектицидов,* иапример ДДТ; однако у насекомых происходят мутации, которые иногда приводят к возникновению рас, обладающих способностью в процессе метаболизма разлагать ДДТ и переводить его в безвредные вещества. Синтетические инсектициды полезны и необходимы, но часто они вызывают и какой-нибудь нежелательный побочный эффект, например уничтожают наряду с вредителями также и многих полезных насекомых, подавляют почвенную микрофлору или оказываются вредными для животных и человека. При переходе от растений к потребителям первого, второго и третьего порядка такие соединения часто накапливаются, в результате чего их биологическая токсичность возрастает. В будущем эти проблемы мы, возможно, сумеем в какой-то мере разрешить, научившись использовать природные защитные вещества растений, такие, как инсектицид *пиретрин,* или гормоны насекомых, способные нарушать нормальное завершение их жизненного цикла. Некоторые из таких гормонов вырабатываются и у растений. Перспективны также *феромоны* — соединения, обеспечивающие у насекомых привлечение других особей или играющие роль сигнала тревоги; с их помощью можно заманивать вредителей в ловушки или отпугивать их от посевов.

Защитой от грибных болезней служат растениям как структурные приспособления (плотный эпидермис), так и химические вещества (токсины, предсуществующие или вырабатываемые в ответ на внедрение паразита). *Фитоалексины* — это вещества, подавляющие рост грибов и образующиеся в растениях в ответ на грибную инвазию. Они неоднородны в химическом отношении и специфичны только отчасти. Среди предсуществующих веществ встречаются гликозиды, неуглеводный компонент которых токсичен, но только в свободном виде; патоген может отщеплять от такого гликозида сахар и тем самым продуцировать токсин, способный уничтожить этого патогена. Для защиты от грибных болезней, так же как и для защиты от насекомых, растения опрыскивают или опыляют различными химическими препаратами; эти препараты либо оказывают локальное действие, либо проникают в растение и распространяются по нему, т. е. действуют *системно*. Вирусы (их переносчиками часто служат насекомые) иногда удается «убить», инкубируя растения при повышенной температуре. Паразиты из числа высших растений нередко нуждаются в специфических веществах, выделяемых растением-хозяином; синтетические аналоги таких веществ можно использовать для защиты от этих паразитов.

Некоторые растения выделяют органические вещества, оказывающие неблагоприятное действие на другие растения, находящиеся поблизости. Это явление *аллелопатии* играет иногда важную роль в экологических взаимосвязях, особенно в трудных условиях существования, например в пустынях. Среди синтетических гербицидов имеются соединения, токсичные для всех растений вообще, и соединения, токсичность которых распространяется лишь на определенные группы растений. Один из наиболее широко применяемых гербицидов, 2,4-Д, токсичен для однодольных в гораздо меньшей степени, чем для двудольных, что и дает возможность использовать его как гербицид избирательного действия. Гербицид считается эффективным, если он дешев и прост в изготовлении, легко проникает в растения, быстро их уничтожает и не накапливается в среде, т. е. подвержен биологическому разложению. В некоторых случаях сами гербициды, или продукты их метаболических превращений, или же примеси в их препаратах обладают нежелательным побочным действием, которое создает угрозу здоровью людей. Эти случаи требуют тщательной проверки и принятия соответствующих мер.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Действие неблагоприятных внешних условий

Levitt J. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses, New York, Academic Press.

Естественная защита

Deverall B. J. 1977. Defence Mechanisms of Plants, New York, Cambridge University Press.
Harborne J. B. 1977. Introduction to Ecological Biochemistry, New York, Academic Press.
Harborne J. B., ed. 1972. Phytochemical Ecology, London, Academic Press.
Herout V. 1970. Plants, insects and isoprenoids, Progress in Phytochemistry, 2, 143—202.
Rice E. L. 1974. Allelopathy, New York, Academic Press.
Swain T. Secondary compounds as protective agents, Annual Review of Plant Physiology, 28, 479—501.
Wallace J. W., Mansell R. L. 1976. Biochemical interaction between plants and insects, Recent Advances in Phytochemistry, Vol. 10, New York, Plenum.

Болезни растений и фунгициды

Agrios G. N. 1969. Plant Pathology, New York, Academic Press.
Erwin D. C. 1973. Systemic fungicides, Annual Review of Phytopathology, 11, 389—422.
Heitefuss R., Williams P. H. 1976. Physiological Plant Pathology, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 4, Berlin-New York, Springer-Verlag.
Roberts D. A., Boothroyd C. W. 1972. Fundamentals of Plant Pathology, San Francisco, Freeman.
Siegel M. R., Sisler H. D. 1977. Antifungal Compounds, New York, M. Dekker.

Борьба с сорняками

Anderson W. P. 1977. Weed Science, Principles, St. Paul, West Publishing Co.
Ashton F. M., Crafts A. S. 1973. Mode of Action of Herbicides, New York, Wiley.
Audus L. J. 1976. Herbicides: Physiology, Biochemistry, Ecology, New York, Academic Press.
Klingman G. C., Ashton F. M. 1975. Weed Science, Principles and Practices, New York, Wiley.

Популярные книги

Carson R. 1962. Silent Spring, Boston, Haughton Mifflin.
Graham A. 1970. Since Silent Spring, Boston, Houghton Mifflin.

ВОПРОСЫ

15.1. Как преодолевают растения воздействие неблагоприятных внешних условий: а) низких температур? б) засухи?

15.2. Следующие факторы могут, очевидно, влиять на географическое распространение данного вида растений: а) среднегодовая температура, б) минимальная ночная температура, в) максимальная дневная температура, г) максимальная ночная температура, д) общее число дней с отрицательной температурой. Какие из этих факторов играют главную роль? Почему?

15.3. У теплокровных животных температура тела поддерживается на постоянном уровне, независимо от резких температурных колебаний внешней среды. Растения не обладают такой способностью, но имеют другие приспособительные механизмы, дающие им возможность противостоять резким колебаниям температуры. Что это за механизмы?

15.4. В чем первичная причина повреждения растений морозом? Как сделать растение более устойчивым к воздействию низких температур? Чем предположительно определяется эта возросшая устойчивость?

15.5. Какими качествами должен обладать гербицид для того, чтобы он обеспечивал эффективную защиту растений и при этом был безопасным с экологической точки зрения?

15.6. Какими механизмами располагают растения для защиты от а) конкурирующих с ними растений, б) паразитных грибов, в) растительноядных насекомых?

15.7. Растения вырабатывают много токсичных соединений, которые служат им средством защиты от растительноядных животных. Почему эти яды никак не влияют на их собственный метаболизм?

15.8. Как может насекомое, адаптировавшееся к какому-то определенному виду растений, использовать те растительные продукты, которые отпугивают других насекомых?

15.9. Что означает термин «вторичные метаболиты»? Как возникло это название? Какова вероятная роль этих веществ у растений?

15.10. Какого типа инсектициды способны обеспечить надежную защиту от определенного вида насекомых?

15.11. Что представляют собой фитоалексины и какова их роль в устойчивости растений к болезням?

15.12. Утверждают, что «сверхчувствительность» играет важную роль в защите растений от болезней. Что понимается под «сверхчувствительностью» и как может она служить защитным механизмом?

15.13. Какие приемы в полеводческой и садоводческой практике способствуют защите посевов от болезней и вредителей?

15.14. Чем вредят сорняки культурным растениям?

15.15. Некоторым растениям удается избежать конкуренции с другими растениями с помощью *аллелопатии.* Поясните смысл этого термина и расскажите, как осуществляются такого рода воздействия.

15.16. Укажите некоторые способы действия гербицидов, благодаря которым гербицид может уничтожать какой-то один вид растений и не вредить при этом другому.

15.17. Нередко, знакомясь с каким-нибудь изобретением, мы убеждаемся в том, что природа «изобрела» это уже давно. В какой мере это относится к тем химическим препаратам, которые человек производит для защиты растений от болезней и вредителей?

Глава 16

Растения и человек

ВЗГЛЯД В ПРОШЛОЕ И ВЗГЛЯД В БУДУЩЕЕ

Первобытный человек был охотником и собирателем, и пропитание его целиком зависело от щедрот природы. Небольшие кочующие популяции человека могли прокормиться, путешествуя по достаточно обширной территории и собирая с нее «урожай» плодов, орехов, злаков и диких животных, уровень которого поддерживался равновесием экосистемы. По имеющимся оценкам, для того чтобы обеспечить пищей в течение года одного кочующего охотника-собирателя, была необходима территория площадью примерно 25 км^2. При таком положении вещей воздействие человека на его экологическое окружение было, вероятно, ничтожным; он ел то, что хотел, распространяя при этом семена растений, а его отбросы не загрязняли экосистему и не вызывали существенных изменений в видовом составе окружавших его организмов.

Дикие растения давали человеку возможность удовлетворять и многие другие свои потребности. Для разведения огня он собирал древесину, образующуюся в результате роста стенок растительных клеток. Для защиты от непогоды он использовал листья, солому, ветки и стволы деревьев. В результате случайных и беспорядочных наблюдений он обнаружил, что некоторые дикие растения обладают лечебными свойствами, а другие имеют специфический запах или приятный вкус. Он узнал также, что некоторые растения вырабатывают такие любопытные вещества, как каучук, смола и волокна, которые можно выделить и использовать для разных целей. Бóльшая часть возделываемых в настоящее время культурных растений была, вероятно, случайно «открыта» теми, кого мы теперь называем «первобытными людьми»; современный человек сделал очень мало добавлений к основному набору растений, имеющих экономическое значение.

Когда и как люди начали выращивать растения для удовлетворения своих потребностей, точно неизвестно, однако первый человек, догадавшийся, что семена можно собирать, хранить и высевать в *больших количествах*, чтобы обеспечить себя постоянным источником пищи, произвел переворот не менее важный, чем те, которые были вызваны укрощением огня, промышленной революцией или открытием атомной энергии. Самым важным следствием выращивания и разведения растений и животных, т. е. зарождения сельского хозяйства, был переход

от кочевого образа жизни к оседлому. В результате территориальные потребности снизились до менее чем 0,25 км² на одного человека, что на два порядка величины ниже по сравнению с потребностями кочевника. Разведение растений положило начало процессу непрерывного их улучшения. Человек отбирал и выращивал экземпляры растений, обладавшие наибольшей урожайностью, а их семена сохранял для высевания в последующие годы. Такой *отбор* и *разведение* организмов, обладающих ценными признаками, вели к получению все более и более высоких урожаев и все более продуктивных животных. Однако реализация генетически обусловленной способности новых сельскохозяйственных растений давать высокие урожаи была возможна лишь при внесении в почву *удобрений:* навоза, разлагающихся остатков растений и веществ животного происхождения (например, костяной муки или гуано) — использовались любые доступные источники органических веществ. Вначале люди вносили эти вещества в почву, действуя, вероятно, чисто эмпирически, т. е. не ставя перед собой каких-либо определенных задач. Вряд ли восточные племена американских индейцев, которые клали селедку или несколько рыбьих голов на каждый холмик, засеянный несколькими зернами кукурузы, имели хоть какое-то представление об агрохимических последствиях своих действий, однако без этого источника органических и минеральных веществ урожаи на каменистых почвах, которые они возделывали, были бы ничтожно малы. Наша современная технология в значительной мере основана на таких эмпирически выработанных приемах, введенных в практику задолго до того, как им можно было дать теоретическое объяснение, если учитывать состояние науки в то время, когда они впервые стали применяться. Подобное положение вещей сохраняется и до наших дней; так, например, в медицине эффективно используются различные вещества (в том числе и растительного происхождения), хотя способ их действия остается неясным.

Растения, обладающие ценными генетическими качествами, при внесении в почву удобрений могут хорошо расти и давать богатые урожаи, однако, как мы уже видели, они могут также служить привлекательным источником пищи для самых разнообразных потенциальных врагов — от бактерий, грибов и насекомых до птиц, грызунов и более крупных млекопитающих. Поэтому земледельцу, для того чтобы быть уверенным, что плоды его трудов достанутся ему, а не всем этим организмам, в конце концов пришлось создать целый арсенал физических и химических средств, удерживающих, отпугивающих или убивающих организмы, посягающие на его урожай. Обычно для этих целей используют самые разнообразные средства — от колючей проволоки, сеток, пугал и находящихся под напряжением оград до *пестицидов.* Наиболее важное из этих средств — пестициды,

которые оказались весьма эффективными почти во всех случаях и стали совершенно необходимыми для развития современного интенсивного земледелия. Однако они не лишены недостатков; как уже говорилось, большинство пестицидов не обладает достаточной специфичностью в отношении тех организмов, против которых они применяются; биологический распад некоторых из них происходит недостаточно быстро, а другие содержат ядовитые примеси; кроме того, во многих случаях организмы-мишени мутируют или же в их популяции происходит отбор на устойчивость к данному пестициду, так что пестицид, который прежде был эффективным, становится бесполезным. Несмотря на создание и разработку ряда других методов защиты растений, таких, как севооборот, использование растений-ловушек, привлекающих к себе вредителей, или биологические методы борьбы с вредителями, в настоящее время нельзя ни отказаться от применения пестицидов, ни даже сколько-нибудь существенным образом сократить его, так как это немедленно повлекло бы за собой серьезные потери урожая и вызвало бы голод.

Даже выращивание сортов с ценными генетическими признаками совместно с применением обильных удобрений и защитой от вредителей не гарантирует от потерь. Богатый урожай пшеницы перед самой уборкой может быть уничтожен ураганом или сильным градом, который прибьет растения к земле. Защитить растения от таких стихийных бедствий могут помочь *вещества, изменяющие характер роста,* подобно препарату ССС (хлорхолинхлорид, или цикоцель), под действием которых получаются более низкорослые и крепкие растения с более короткими междоузлиями. Таких же результатов можно добиться без применения химических веществ, путем улучшения генетических признаков. Аналогичным образом богатый урожай плодов на дереве может погибнуть в результате преждевременного опадения; этой беды нередко удается избежать путем своевременного опрыскивания ауксиноподобными веществами, например НУК. Химические вещества, оказывающие влияние на прорастание, период покоя, цветение, плодоношение, закладку корней, старение листьев и опадение цветков, плодов и т. п., играют все более важную роль в сельском хозяйстве, причем следует ожидать дальнейшего развития этого направления.

Существует ряд опасностей, грозящих урожаю и после того, как он собран. Многие плоды и овощи, будучи сняты с растения, не могут долго храниться. Приходится не только оберегать их от паразитов и вредителей, но и создавать такие условия хранения, при которых разрушительное влияние их собственных метаболических процессов сводилось бы к минимуму. Так, например, яблоки, принадлежащие к числу плодов, вырабатывающих этилен, часто хранят при относительно низких темпе-

ратурах, замедляющих образование этилена, в помещениях с высоким содержанием двуокиси углерода, которая ослабляет воздействие образовавшегося этилена на плоды. В современных контейнерах для перевозки плодов создают низкое атмосферное давление, при котором вырабатываемый тканями этилен выделяется и рассеивается, прежде чем он успевает нанести вред плодам. Конечно, в будущем следует ожидать дальнейшего совершенствования условий хранения пищевых продуктов и способов их обработки; многие лаборатории заняты, например, созданием новых методов сушки путем сублимации с последующим восстановлением исходного состояния продуктов, методов радиационной стерилизации упакованных в полиэтилен мясных продуктов и овощей и способов предохранения их от порчи путем химической обработки.

Конечный этап длительного процесса производства пищевых продуктов заключается в *доведении их до потребителя.* Мы все знаем, что в некоторых частях земного шара, например в Северной Америке и Австралии, имеется избыток пищевых продуктов, которые экспортируются, тогда как в другие места, например в Африку, Азию и Южную Америку, приходится импортировать значительные количества продуктов. Почему та или иная страна становится экспортером пищевых продуктов? Причин здесь, конечно, много, но для создания избытка пищевых продуктов необходимы прежде всего хорошая почва и климатические условия; эффективное ведение сельского хозяйства, подкрепленное хорошо развитыми биологическими, химическими и техническими возможностями и методами; развитая экономика и достаточно низкая скорость роста населения. Страны с высоким уровнем развития техники имеют возможность проводить программы исследований, направленных на получение улучшенных генетических линий растений и животных, повышение количества и качества удобрений, пестицидов и регуляторов роста, создание оросительных сооружений, а также средств и условий для хранения и перевозки пищевых продуктов. Менее развитые страны не в состоянии обеспечить все эти условия или хотя бы некоторые из них. К сожалению, наибольшие трудности в потреблении уже произведенных пищевых продуктов всем населением часто возникают при таких экономических и политических системах, которые неэффективны; несправедливы, репрессивны или неустойчивы. Таким образом, хотя политику и экономику обычно не принято считать частью биологии растений, они, несомненно, оказывают влияние на сельское хозяйство, а тем самым и на характер производства и потребления пищи. Даже в такой богатой стране, как Соединенные Штаты Америки, и в городских, и в сельских районах имеются очаги нищеты, где люди страдают от недостаточного питания, причем особенно это касается детей и стариков. Делаются попытки

исправить положение при помощи разного рода социальных мероприятий, таких, как пособия по безработице, продуктовые талоны и горячие завтраки в школах, однако пока еще не удалось добиться того, чтобы «ни один американец не ложился спать голодным». Предстоит сделать еще очень многое, и дальнейшая политика в этой области будет в значительной мере зависеть от мудрости и подготовленности тех, кто составляет нынешнее поколение учащихся и в число которых, я надеюсь, войдут некоторые читатели этой книги.

«ЗЕЛЕНАЯ РЕВОЛЮЦИЯ»

В 60-х годах нашего столетия некоторые склонные к фантазиям прорицатели рисовали картины полностью механизированного сельского хозяйства 80-х годов с резко возросшими урожаями всех основных культур. Говорилось об урожаях кукурузы, которые достигнут 500 бушелей на акр, т. е. возрастут в шесть раз. Быстрое развитие техники, подстегиваемое стремлением к освоению космического пространства, послужило основой для первого предсказания, а невероятное повышение урожаев, последовавшее за применением результатов научной селекции растений в сочетании с интенсивным использованием удобрений и пестицидов, породило уверенность, что подобное улучшение может продолжаться вечно. Полагали, что «зеленая революция», основанная на использовании созданных селекционерами высокоурожайных сортов при соответствующем количестве удобрений, воды и пестицидов, послужит фундаментом для построения некой сельскохозяйственной Утопии. Однако до наших дней на обширных территориях люди продолжают голодать, а значительная часть огромных прежних запасов зерна тает. «Зеленая революция» в том виде, в каком она была задумана, потерпела неудачу. Что же было тому причиной?

Прежде всего, и это самое главное, в шестидесятые годы мир не предвидел возможности энергетического кризиса, который теперь стал реальностью. В то время нефть была дешевой, а запасы ее казались неограниченными, но сейчас вследствие слишком расточительного потребления и некоторых политических событий цена на нефть возросла в несколько раз. Теперь мы понимаем, что мировые запасы нефти будут истощены в ближайшие сто лет, а может быть, даже раньше и что до того, как это произойдет, цена на нее будет неуклонно расти. Между тем как создание, так и использование сельскохозяйственных машин, удобрений, пестицидов и оросительных сооружений целиком зависит от ископаемого топлива. Огромное большинство земледельцев земного шара теперь не в состоянии выращивать капризные сорта, созданные в эпоху «зеленой революции», и возвращаются к старым сортам, которые, хотя и менее продук-

тивны, но зато обеспечивают более стабильные урожаи, не требуя или почти не требуя удобрения и орошения почвы; к тому же они обладают известной устойчивостью к вредителям и возбудителям болезней, т. е. позволяют обходиться без пестицидов.

В период «зеленой революции» не только создавались сорта, процветавшие в условиях интенсивного сельского хозяйства, потреблявшего много энергии, но и раздвигались границы областей возделывания земли, и сельское хозяйство стало проникать в районы, где выращивание растительных культур было прежде экономически невыгодно или даже невозможно. Влажные тропические леса, как, например, леса Амазонки с их пышной растительностью, казались высоко продуктивными и подходящими для возделывания. Но, после того как их раскорчевали с применением техники, поглотившей большие количества энергии, оказалось, что из них можно извлекать выгоду лишь в течение короткого времени. Латеритные почвы этих областей на самом деле нестабильны и бедны питательными элементами; бóльшая часть питательных веществ содержится в растительности этого влажного леса, через которую они постоянно проходят, совершая свой круговорот. Лес предотвращает эрозию и способствует сохранению структуры почвы частично благодаря выделению и отложению органического вещества, которым питаются микроорганизмы, участвующие в поддержании стабильности почвы. Когда деревья вырубают, питательные вещества вымываются, поверхность латеритных почв часто подвергается эрозии, а остальная ее часть может превратиться в твердую массу, на которой ничто не будет расти. Драгоценное стабилизирующее влияние сбалансированного сообщества влажного тропического леса, если его однажды нарушить, трудно или даже невозможно восстановить. Надо надеяться, что мы извлечем из этого урок, прежде чем все влажные тропические леса будут уничтожены. Следует сохранить бóльшую часть этих лесов уже хотя бы потому, что они оказывают стабилизирующее воздействие на обмен CO_2—O_2 в масштабе всего земного шара.

Другое разочарование принесла попытка возделывать некоторые засушливые или полузасушливые земли. Некоторые культуры, прижившись в полузасушливых областях, могут прекрасно расти, если их корни проникают в почву до уровня подземных вод, которые не может использовать местная растительность с более поверхностной корневой системой. Однако такие подземные воды, возможно, накапливались в течение многих лет, и их запасы при истощении не могут пополняться так быстро, как это необходимо для непрерывного выращивания культуры. Кроме того, при истреблении местной растительности ветер часто сдувает с обнажившейся сухой почвы плодородный верхний слой, оставляя лишь относительно неплодород-

ную подпочву и вызывая пыльные бури. При соответствующем орошении положение изменяется и пустыня расцветает, но опять-таки нередко лишь на время. Вода, используемая для искусственного орошения, почти всегда содержит значительные количества растворенной соли, которая остается в почве после того, как вода транспирируется или испаряется. Такое накопление соли можно предотвратить только усиленным ее вымыванием, но лишь в редких случаях существует возможность затратить достаточное количество воды, чтобы удалить из почвы накопившуюся в ней соль. Таким образом, плодородные почвы постепенно становятся все более засоленными и в конце концов оказываются непригодными для земледелия. Количество земель на земном шаре, пригодных для возделывания, на самом деле ограничено, и почти все они в настоящее время уже используются.

Даже в наиболее развитых в техническом отношении странах урожаи сельскохозяйственных культур возрастают теперь не с такой быстротой, как на протяжении последних пятидесяти лет. Все «легкие» способы повышения урожаев — введение гибридных сортов и усиленное применение удобрений, искусственного орошения и пестицидов — уже использованы. Добиться дальнейшего повышения урожайности теперь труднее. Так, урожайность кукурузы, по-видимому, достигла максимального уровня — чуть выше 100 бушелей на акр — и стабилизировалась на этом уровне. Дальнейшего увеличения производства зерна, вероятно, можно будет достичь, изменяя растения таким образом, чтобы повысить качество конечного продукта, как, например, в случае кукурузы с высоким содержанием лизина, и устранить имеющие место потери, а также в результате более разумного использования областей с неблагоприятными условиями среды. Социологи, критикуя «зеленую революцию», указывали также на то, что введение сортов, требующих применения новейшей сельскохозяйственной техники, давало преимущество крупным хозяйствам («агробизнесу») над мелкими, семейными фермами, что часто приводило к нежелательным с социальной точки зрения результатам.

СОЗДАНИЕ НОВЫХ РАСТЕНИЙ

Селекция растений

Высокие нынешние урожаи сельскохозяйственных культур стали возможны в значительной мере благодаря искусству селекционеров, которым удалось создать немало продуктивных болезнеустойчивых сортов. Один из выдающихся успехов был достигнут с кукурузой. Современная кукуруза — это *гибрид*, соединивший в себе гены от нескольких инбредных линий.

Генетикам было давно известно, что длительный инбридинг понижает мощность и продуктивность большинства сельскохозяйственных культур и домашних животных. Скрещивание же некоторых высокоинбредных линий нередко вызывает явление, называемое *гетерозисом,* или *гибридной силой.* Потомки от таких скрещиваний гораздо крупнее и отличаются от родительских сортов большей мощностью и продуктивностью, очевидно, вследствие наличия в их клетках особых сочетаний генов. Несмотря на новейшие сведения, полученные в области молекулярной биологии, мы не можем дать точного биохимического объяснения этому усиленному росту гибридов.

Для создания современной гибридной кукурузы были использованы четыре отдельные линии. Сначала эти линии скрещивали попарно, а затем два полученных таким образом гибрида скрестили между собой и в результате этого «двойного скрещивания» получили гибридную кукурузу (рис. 16.1). Разумеется, семена, производимые такими растениями при самоопылении, не «размножаются в чистоте», а отличаются высокой изменчивостью. Поэтому фермерам приходится ежегодно поку-

Рис. 16.1. Современная «гибридная кукуруза» была создана путем постепенного объединения генетического материала четырех различных инбредных линий. Свойства конечного сорта, естественно, зависят от генетической природы исходных инбредных линий.

пать новые семена, производимые на специальных семенных фермах. Несмотря на такие дополнительные расходы, американские фермеры идут на это, поскольку при достаточном внесении удобрений затраты на семена окупаются повышением урожайности. Прибыли, полученные в результате повышения урожайности за счет выращивания *одной лишь* гибридной кукурузы, могли бы покрыть всю сумму, затраченную на изучение растений в США за все время существования страны. Первоначальное повышение урожаев кукурузы в 30-х годах и позже было обусловлено введением этих генетических гибридов, а дальнейшее их повышение связано с возрастающим применением химических удобрений, а затем и пестицидов. Гибридные сорта выведены теперь и для многих других растительных культур, и, несмотря на высокую стоимость производства гибридных семян, именно эти семена обеспечивают почти по всему земному шару богатые урожаи и хорошие доходы.

При помощи отбора и скрещивания также можно повысить урожайность культур, создавая сорта, приспособленные к особым местным условиям. Многие старые местные сорта, издавна выращиваемые в данной области, хотя и малоурожайны, при внесении в почву небольших количеств удобрений оказываются более продуктивными, чем высокоурожайные сорта, созданные для интенсивного земледелия; к тому же они более устойчивы к заболеваниям. Подобные сорта содержат ценный генофонд, ожидающий того, чтобы его начали использовать для областей с экстремальными условиями.

В настоящее время селекционеры уделяют особенно много внимания поискам солеустойчивых растений для выращивания их в областях, почвы которых стали засоленными (см. также гл. 14). Некоторые дикорастущие виды томатов, например, произрастают в приморских районах, куда доходят соленые брызги океана. Гены, имеющиеся у этих видов, могли бы повысить солеустойчивость культурных сортов томатов. Проводятся также испытания на солеустойчивость хранящихся в семенных банках хлебных злаков; при этом уже удалось выявить у них значительные различия, которые могут послужить основой для выведения солеустойчивых сортов. Это показывает, какую важную роль играют семенные банки, даже если в них хранятся «устаревшие» сорта. Аналогичные программы проводят в поисках холодо- или засухоустойчивых сортов.

Изменение старых сортов растений с помощью новых методов

Скрещивания между существующими растениями, конечно, не исчерпывают всех потенциальных возможностей получения новых сочетаний геномов. Обычные скрещивания следует про-

должать не только для повышения урожайности сельскохозяйственных растений и их качества, но также для их защиты от новых рас микроорганизмов и насекомых-вредителей. Кроме того, необходимо развивать дальше новые методы, в основе которых лежат использование тканевых и клеточных культур и соматическая гибридизация путем слияния протопластов, хотя все это остается пока еще лишь на уровне любопытных лабораторных экспериментов. Недавно в результате слияния протопластов был получен настоящий соматический гибрид между картофелем и томатом. При выращивании в культуре таких гибридных клеток в начале образовывалась масса недифференцированной ткани (каллус), а затем и целые растения с некоторыми признаками обоих родителей. Чтобы доказать гибридную природу этих растений, из них выделяли и анализировали рибулозобисфосфат-карбоксилазу — фермент цикла Кальвина, состоящий из больших субъединиц белка, определяемых генами, содержащимися в хлоропластах, и малых субъединиц, определяемых ядерными генами. Было показано, что у гибрида большие и малые белковые субъединицы происходят от разных родительских особей. Это первый случай, когда путем соматической гибридизации было создано растение, которое нельзя (или во всяком случае не удалось до сих пор) получить с помощью обычных методов полового скрещивания. Метод соматической гибридизации в ближайшем будущем преподнесет нам, несомненно, немало других неожиданностей.

Для экспериментов по трансформации растительной клетки наиболее подходящим объектом, почти наверное, окажутся протопласты. Мы уже располагаем рядом факторов, способных переносить гены из одной клетки в другую; самым многообещающим из таких переносчиков служит Ti-(tumor inducing) плазмида *Agrobacterium tumefaciens* (возбудителя рака корневой шейки). Эту небольшую кольцевую молекулу ДНК, обусловливающую превращение нормальных клеток в клетки раковой опухоли, можно «надрезать» и разомкнуть, используя *рестрикционные эндонуклеазы*, выделяемые из различных микроорганизмов (рис. 16.2). К разомкнутому таким образом кольцу плазмидной ДНК можно добавить другие фрагменты ДНК, полученные аналогичным образом из клеток, гены которых подлежат переносу. В присутствии соответствующих источников энергии и ферментов, называемых *лигазами*, можно вызвать соединение разомкнутых концов молекул ДНК. В некоторых случаях при этом получаются гибридные плазмиды, в замкнувшееся кольцо которых включаются желаемые гены эукариотических клеток. Такие плазмиды можно затем использовать для заражения протопластов растения-хозяина, в которое предполагается перенести эти гены. В случае удачи эксперимента плазмида проникает в клетку и реплицируется вместе с хромосом-

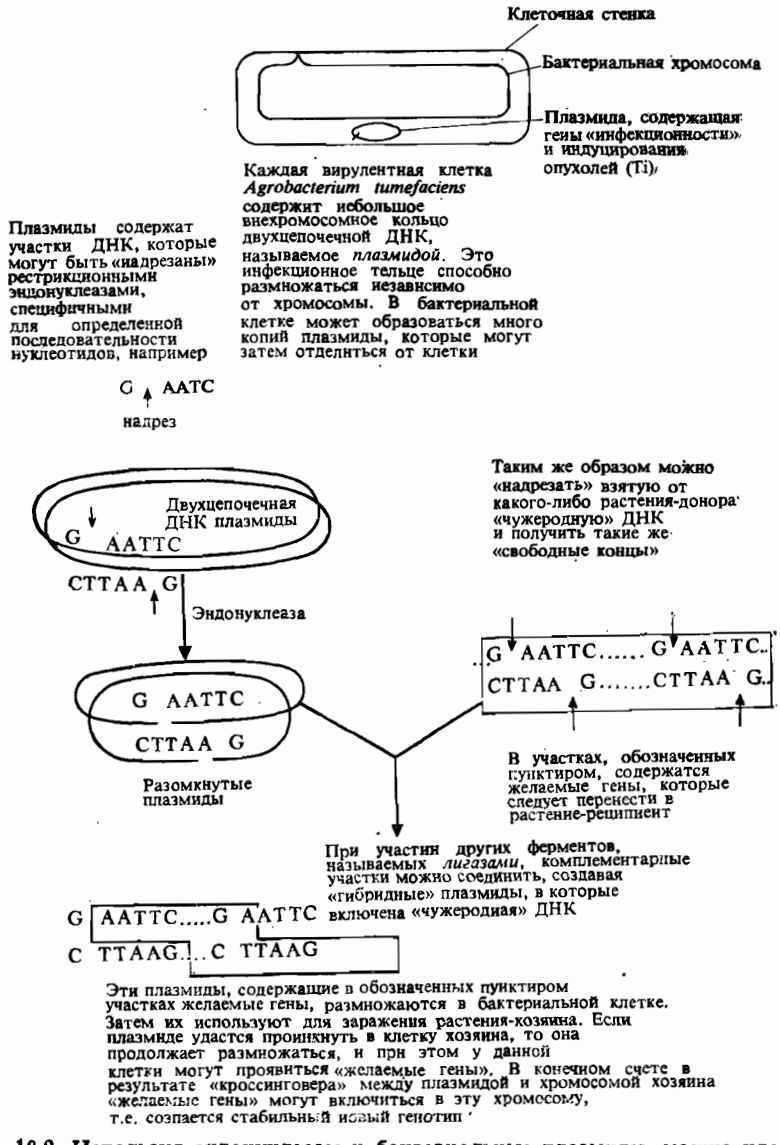
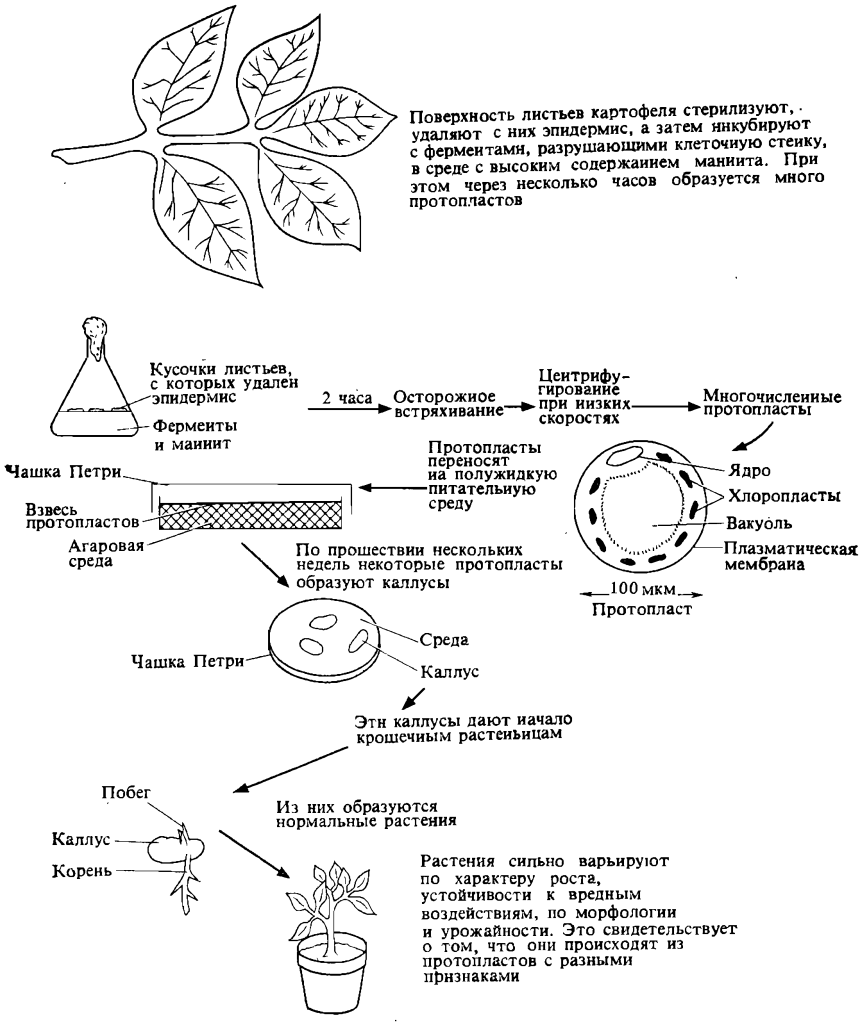


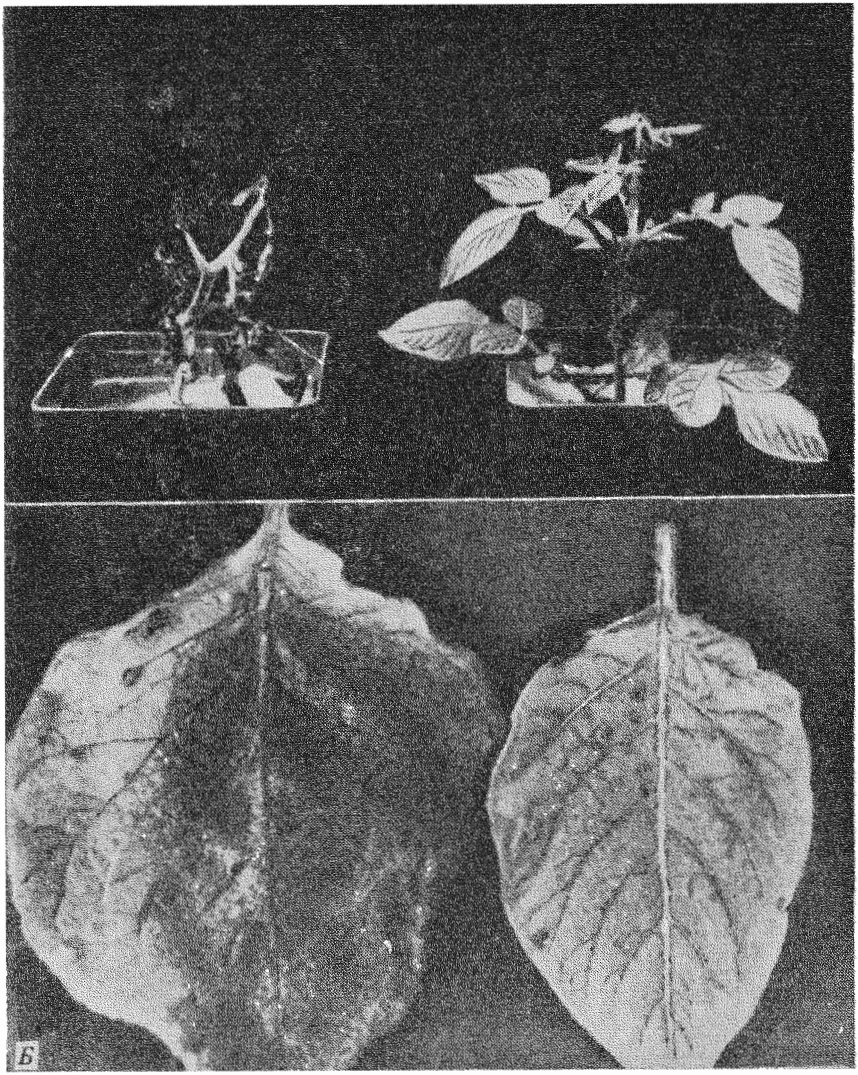
Рис. 16.2. Используя эндонуклеазы и бактериальные плазмиды, можно клонировать гены высших растений, а быть может, и вводить их новым растениям-хозяевам.



А

Рис. 16.3. Протопласты, выделенные из листьев картофеля, можно использовать для регенерации целых растений (*А*).
У таких растений наблюдается высокая изменчивость (*Б*), что указывает на изменчивость клеток (протопластов), из которых они возникли.

ной ДНК. Части плазмидной ДНК могут затем высвободиться из кольцевидной молекулы и включиться в геном-рецептор, превратившись в постоянную часть генетического аппарата теперь уже измененного растения-хозяина. Предлагалось много планов для проведения экспериментов по переносу генов, опре-



деляющих фиксацию азота, устойчивость к возбудителям болезней, более высокую аминокислотную продуктивность и более мощный габитус. Хотя в настоящее время эти планы кажутся несколько фантастичными, их следует иметь в виду на будущее. Генная инженерия почти несомненно будет играть большую роль в сельском хозяйстве XXI в.

Протопласты, полученные из листьев картофеля, уже используются для отбора вариантов, наиболее устойчивых к не-

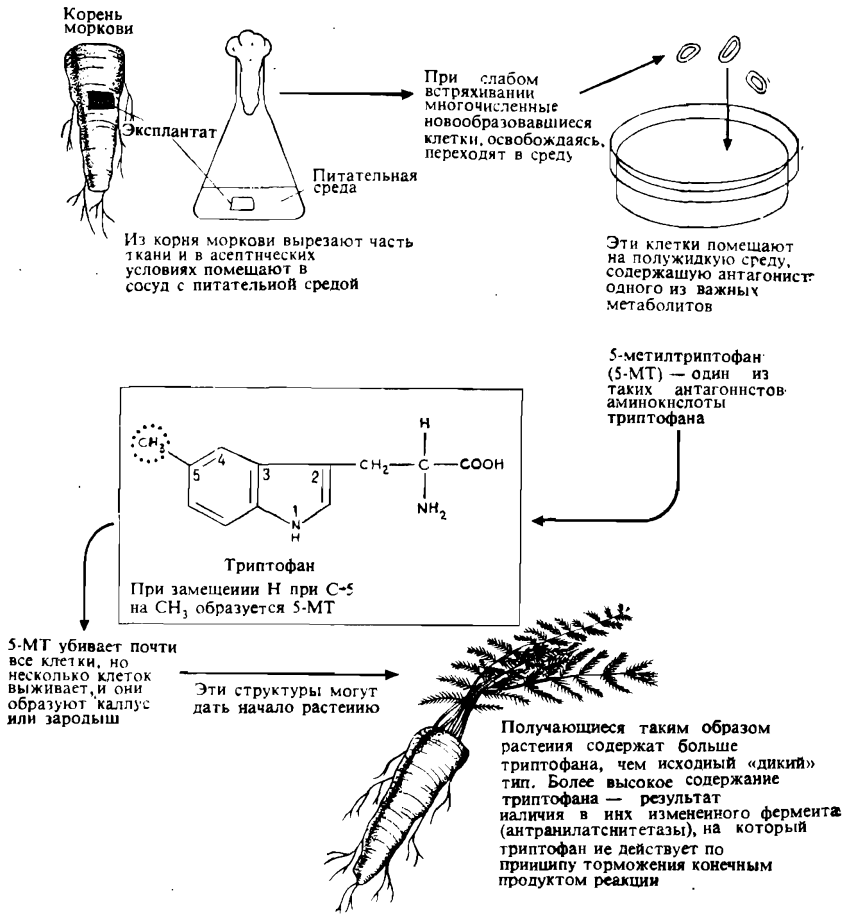


Рис. 16.4. Нормальную изменчивость клеток можно использовать для отбора клеток с желаемыми признаками и регенерации из них растений с улучшенными свойствами. Для этого удобно воспользоваться антиметаболитами аминокислот или витаминов.

благоприятным воздействиям и к болезням (рис. 16.3). Создается впечатление, что каждый лист представляет собой мозаику из клеток, различающихся по своему генетическому составу; эти различия могут быть обусловлены генными мутациями, такими хромосомными изменениями, как делеции, или неравномерным распределением плазмид при клеточном делении. В чем бы ни состояла причина генетического изменения, эти клетки можно выделять в виде протопластов, из которых в результате регенерации сначала вновь образуются клетки, а затем каллусы и целые растения; полученные таким образом экземпляры можно исследовать, с тем чтобы выявить имеющиеся между

ними различия. Этот мощный метод, очевидно, найдет широкое применение в будущем.

Близкий метод — культура клеток в присутствии антиметаболитов (рис. 16.4). Следует ожидать, что любая клетка, выращиваемая в присутствии антиметаболита, будет производить избыточное количество нормального метаболита. Если такую клетку выращивать в культуре, то она, возможно, даст начало растению, продуцирующему желаемый метаболит в бóльших количествах. Такой эксперимент был успешно проведен с клетками моркови. При введении в среду 5-метилтриптофана (5-МТ) большинство клеток гибнет, поскольку 5-МТ — эффективный антагонист триптофана. Но некоторые клетки при этом не гибнут; они, как оказалось, содержат большие количества эндогенного триптофана, потому что имеющийся у них фермент — антранилатсинтетаза, участвующая в образовании индольного кольца триптофана, — не подавляется, как это обычно бывает, конечным продуктом реакции. В результате этот фермент обусловливает «избыточную продукцию» триптофана, а растения, регенерированные из таких отобранных клеток, богаче триптофаном, чем те линии, из которых они происходят. Этот метод, несомненно, будет использоваться в будущем для создания линий важных сельскохозяйственных растений с повышенным содержанием витаминов, аминокислот, стероидов и других желательных продуктов, вырабатываемых растениями.

ВВЕДЕНИЕ В КУЛЬТУРУ НОВЫХ ВИДОВ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ

Одно из направлений в развитии сельского хозяйства — это введение в культуру новых растений, отобранных среди дикорастущих форм. Из примерно четверти миллиона существующих в настоящее время видов покрытосеменных экономическое значение имеют лишь несколько сотен видов, а число основных сельскохозяйственных культур не превышает нескольких десятков. Среди невероятного разнообразия еще неиспользуемых семенных растений, несомненно, имеется много таких, которые могли бы стать полезными для человека. Огромное большинство этих растений обитает в тропиках и субтропиках и поэтому не привлекало к себе внимания нашего сельского хозяйства, приуроченного к умеренному поясу. С проникновением земледелия в новые области, многие из которых лежат в тропиках, в круг сельскохозяйственных культур, вероятно, можно было бы ввести новые виды для получения от них как продуктов питания, так и других новых продуктов.

Гваюла

Поучительным примером служит гваюла — кустарник, родственный одуванчику и произрастающий в пустыне Сонора в

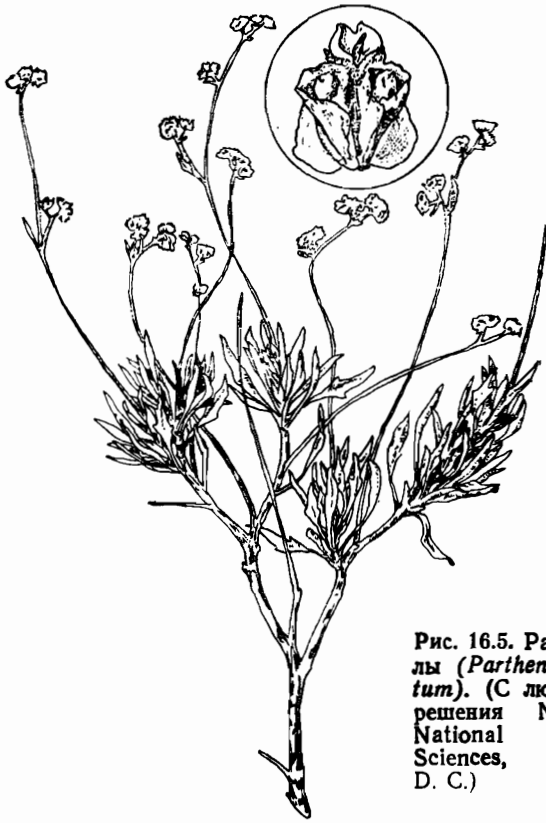


Рис. 16.5. Растение гваюлы (*Parthenium argentatum*). (С любезного разрешения N. Vietmeyer, National Academy of Sciences, Washington, D. C.)

Мексике и в некоторых засушливых областях юго-запада США. (рис. 16.5). Это выносливое растение вырабатывает большие количества каучука, откладывающегося в виде частиц в его кортикальных клетках. Гваюла была известна индейским племенам, проживавшим в Мексике и Центральной Америке до Колумба; индейцы жевали это растение, выделяя из его волокон каучук, из которого они делали маленькие резиновые мячики для своих игр, напоминающих футбол и баскетбол.

Во время второй мировой войны, когда Япония захватила полуостров Малакка и почти полностью лишила США возможности получать гевею, из которой добывался каучук, был создан чрезвычайный каучуковый проект с целью превращения гваюлы в культурное растение. Затратив большие средства и использовав весь имеющийся научный персонал и сельскохозяйственных рабочих, удалось быстро превратить этот дикорастущий кустарник в достаточно продуктивный источник каучука, выращиваемый на плантациях. Но затем дело было внезапно

прекращено, когда в середине войны научились получать синтетический каучук из нефтяных продуктов. Однако сейчас, когда нефтяных продуктов становится мало, а цена на них постоянно растет и все большее значение приобретает проблема использования возобновляемых ресурсов, не загрязняющих среду, выращивание гваюлы вновь представляется заслуживающим внимания. Из хранилищ извлекаются старые запасы семян, закладываются новые плантации, используются методы тканевых культур для изучения продукции каучука и создается совершенно новый подход к потенциально полезному культурному растению. Поскольку гваюла хорошо растет на землях, не особенно пригодных для каких-либо иных сельскохозяйственных культур, можно полагать, что она вновь станет экономически ценной культурой.

Echinochloa

Другое многообещающее растение—малоизвестный дикорастущий австралийский злак *Echinochloa* (рис. 16.6). Это растение никогда не возделывалось человеком, но те, кому известна его биология, предсказывают, что его легко можно превратить в важную кормовую и зерновую культуру для выращивания в областях с засушливым и полузасушливым климатом. Его семена не прорастают после слабых дождей (возможно, из-за какого-то ингибитора, содержащегося в семенной оболочке); для прорастания требуется сильное затопление. Такое затопление вызывает быстрое прорастание семян и быстрый рост, что дает возможность растению завершить весь свой жизненный цикл до иссушения почвы. *Echinochloa* дает вкусное питательное зерно, которое охотно поедают крупный рогатый скот, овцы и лошади; вегетативные части растения также идут на корм скоту, и из них можно приготовить сено. В настоящее время *Echinochloa* выращивают лишь в одной из внутренних областей Австралии, однако нет никаких причин, которые бы препятствовали ее дальнейшему распространению.

Хохоба

В последнее время большое внимание привлекло к себе малоизвестное растение, из которого можно получать растительный заменитель китового жира, что позволило бы спасти неуклонно сокращающуюся популяцию китов. Хохоба (*Simmondsia chinensis*) — выносливый кустарник, произрастающий в засушливых районах северной Мексики (рис. 16.7). Его главный ценный продукт — жидкий воск, который, как и китовый жир, состоит из высших жирных кислот, этерифицированных высокомолекулярными спиртами. Современный кризис китобойного

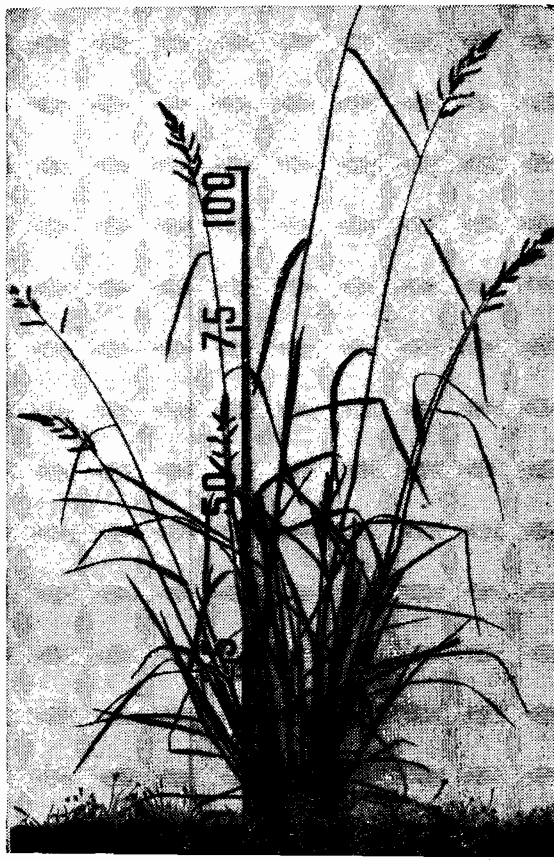


Рис. 16.6. Растение *Echinochloa turnerana.* (С любезного разрешения W. Vietmeyer, National Academy of Sciences, Washington, D. C.)

промысла, вызванный сокращающейся численностью китов в Мировом океане, заставил ученых начать поиски заменителей китового жира, а поскольку хохобу, подобно гваюле, можно выращивать в полузасушливых областях, на землях, малопригодных для других культур, она представляется перспективной в качестве такого заменителя. Хохоба устойчива к высоким температурам пустыни (до 35—45 °С в тени) и к засухе, т. е. прекрасно растет на таких почвах и при такой влажности, которые непригодны для большинства других сельскохозяйственных культур.

Семена хохобы содержат до 50% жидкого воска, который можно выжимать из них или же экстрагировать растворителя-

ми. Этот воск содержит так мало примесей, что его можно почти без переработки использовать в качестве смазочного средства; он выдерживает многократное нагревание до высоких температур, не изменяя своей вязкости. Воск, выделяемый из хохобы, настолько сходен с китовым жиром, что его можно вполне применять для всех тех целей, для которых сейчас используют этот жир. Ценными качествами обладает не только сам воск, но и остающиеся после его выделения жмыхи, в которых содержание белков составляет примерно треть их общего веса. Эти жмыхи имеют один недостаток, состоящий в том, что какие-то содержащиеся в них химические вещества подавляют аппетит у лабораторных крыс, на которых их испытывали; однако в результате систематических исследований, быть может, удастся найти способ, который позволит избавляться от этих веществ, что сделает жмыхи пригодными на корм домашнему скоту. Кроме того, возможно, что вещество, подавляющее аппетит, удастся использовать в медицине в случаях ожирения.

Рис. 16.7. Растение хохобы *(Simmondsia chinensis).* (С любезного разрешения N. Vietmeyer, National Academy of Sciences, Washington, D. C.)

Спаржевый горох

Другое многообещающее тропическое растение — спаржевый горох (*Psophocarpus tetragonolobus*) (рис. 16.8). Это тропическое бобовое растение сравнительно мало подвержено нападениям вредителей и заболеваниям, а при обильном поливе оно может прекрасно расти и на относительно бедной почве. На его корнях имеются крупные азотфиксирующие клубеньки, оно дает съедобные семена, стручки, клубневидные корни и листья с высоким содержанием белков, а из его семян можно получать масло, пригодное для употребления в пищу. Этот быстро растущий многолетник можно выращивать на небольших фермах в тропических областях, жители которых страдают от трудновосполнимого недостатка белка в их диете. Большинство людей, которым знакомо это растение, считают, что спаржевый горох мог бы легко играть для тропиков ту же роль, какую играет соя для умеренного пояса. В настоящее время он выращивается в значительных количествах только в юго-восточной Азии, а также на территории Папуа — Новая Гвинея. По своим

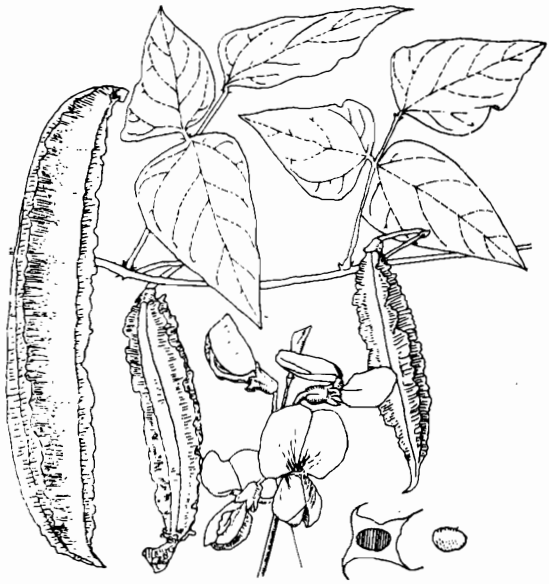


Рис. 16.8. Растение спаржевого гороха *(Psophocarpus tetragonolobus)*. (С любезного разрешения N. Vietmeyer, National Academy of Sciences, Washington, D. C.)

питательным качествам семена спаржевого гороха сходны с соевыми бобами; в них имеется белок с высоким содержанием лизина, много масла с высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, и они очень богаты витаминами. Урожай, составляющий более одной тонны на гектар, по-видимому, обычное явление. Клубневидные корни этого гороха, которые можно употреблять в пищу, так же как мы употребляем картофель, особенно ценны еще и тем, что они содержат около 20% белка. Даже вегетативные части спаржевого гороха могут служить хорошим питательным кормом для животных.

Для того чтобы решить, как лучше выращивать растения, вновь вводимые в культуру, необходимо провести множество исследований как по физиологии растений, так и по агротехнике. Мы еще мало знаем о биохимии синтеза каучука у гваюлы или воска у хохобы, о периодах покоя и роста у *Echinochloa* или азотном обмене и белковом синтезе у спаржевого гороха. Между тем такие сведения необходимы для составления программ селекции и скрещивания и для подбора оптимальных условий выращивания. Потребуются дальнейшие испытания условий выращивания, чтобы получать от этих растений максимальное количество продуктов, нужных для человека.

ЛЕСА БУДУЩЕГО

До недавнего времени лес не выращивали, а только рубили. С увеличением потребности в древесине и бумаге все возрастающее значение стало приобретать выращивание быстрорастущих древесных пород. Поскольку леса обычно бывают очень смешанного генетического происхождения, для выведения быстрорастущих пород деревьев необходимы интенсивный отбор и скрещивание. Главная проблема при этом состоит в том, что многие древесные породы созревают и воспроизводятся медленно. Если удастся найти или создать быстрорастущие виды деревьев, то как разработать программу их скрещивания, которая укладывалась бы в приемлемые сроки? И как можно размножать созданный материал, с тем чтобы быстро получать столько деревьев, сколько необходимо для того, чтобы они покрыли площадь в сотни тысяч гектаров? Физиология растений позволила решить некоторые из стоящих перед нами проблем, создав быстро растущие, быстро созревающие, устойчивые к болезням древесные породы, в частности хвойные. Эти новые типы деревьев достигают размеров, при которых их можно использовать, в несколько раз быстрее, чем прежде. Хотя быстрый рост обычно снижает прочность древесины для строительных целей, древесные породы новых линий идеально подходят для производства бумаги, для которого важна лишь масса производимой древесины. Одна из проблем состоит в том, что такие хвойные породы очень трудно размножать черенками, так как они плохо укореняются, а при размножении семенами не получается однородной популяции с желаемыми признаками. Все шире применяемый метод тканевых культур позволил в ряде случаев получить новые клоны сеянцев, генетически идентичных исходному дереву желаемого типа. Хотя попытки размножать все древесные породы с желательными признаками при помощи тканевых культур не всегда были успешными, можно с уверенностью утверждать, что в ближайшем будущем этот метод станет общепринятым для многих линий древесных пород.

Для дальнейшего улучшения генотипов древесных пород следует продолжать стандартные программы скрещиваний. Это затрудняется тем, что хвойные, подобно многим другим древесным породам, обладают длительным ювенильным периодом, предшествующим наступлению зрелости и цветению. Ювенильный период у некоторых видов может продолжаться до двадцати лет, а иногда и дольше, если условия среды, например обильное выпадение осадков, благоприятствуют вегетативному росту. Недавно было установлено, что ювенильный период у хвойных регулируется путем изменений природы их эндогенных гиббереллинов и что поэтому при помощи некоторых из этих гормонов можно ускорить наступление половой зрелости. Гиб-

берелловая кислота ($ГК_3$), т. е. обычный имеющийся в продаже гиббереллин, эффективна только для некоторых видов, не принадлежащих к Pinaceae — семейству, включающему большинство наиболее ценных древесных пород. Более того, у дугласии высокое содержание $ГК_3$ связано с ювенильным периодом, а не с периодом половой зрелости. Недавно выяснилось, однако, что у таких деревьев с наступлением зрелости возрастает содержание неполярных гиббереллинов; с помощью этих гиббереллинов можно индуцировать репродуктивную активность даже у четырехлетних деревьев. В настоящее время получать такие гиббереллины трудно и поэтому они стоят дорого, однако следует ожидать, что их производство расширится, а цена понизится, так как теперь продемонстрирована их практическая ценность. Сейчас уже можно приобрести смесь эффективных неполярных гиббереллинов $ГК_4$ и $ГК_7$; оптимальные результаты получаются при непрерывном введении этих гиббереллинов в растения на протяжении длительного времени через трубку.

Индуцировав репродуктивную активность, можно затем регулировать даже число и пол шишек. Длинный световой день благоприятствует развитию мужских, а короткий — развитию женских шишек; воздействие же холодом часто повышает общую продукцию шишек. Наконец, продукцию семян можно ускорить, применяя в сочетании с неполярными гиббереллинами такой ауксин, как НУК.

РАСТЕНИЯ И ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ

Загрязнение воздуха и воды — это порождение нашей современной промышленной эпохи, и причина его кроется в представлении о неограниченной способности среды поглощать химические отходы. За несколько последних десятилетий мы поняли, что некоторые из наших отходов остаются при нас, нанося вред многим живым организмам, в том числе и растениям. Примеры этого слишком многочисленны, чтобы можно было сохранять спокойствие.

Загрязнители атмосферы

В областях с развитой горнорудной промышленностью, где выплавляют металл из руды, содержащей серу, огромные площади, тянущиеся на многие километры с подветренной стороны от труб плавильных заводов, часто совершенно лишены растительности из-за выбрасываемой в воздух двуокиси серы. Живые организмы необычайно чувствительны как к SO_2, так и к сильным кислотам, образующимся при ее соединении с содержащейся в атмосфере влагой; при этом образуется сначала сернистая, а затем серная кислота. Даже в сублетальных концент-

рациях SO_2 наносит вред растениям, вызывая хлороз и задерживая рост. Результаты воздействия SO_2 проявляются не только у растений, произрастающих вблизи плавильных заводов, но и в областях и даже странах, находящихся далеко от них. SO_2 разносится на большие расстояния, выпадая в конечном счете на землю в виде «кислого» дождя с pH 3,5 или ниже. Кислые дожди, возникающие в результате выбрасывания в атмосферу газообразных промышленных отходов где-то далеко от места их выпадения, иногда на расстоянии многих сотен и даже тысяч километров, в настоящее время выпадают над всеми северо-западными территориями США, над Англией и Скандинавским полуостровом. Такой кислый дождь наносит вред растительности и подавляет ее рост, вымывая из почвы питательные вещества, после чего растения, главным образом лесные деревья, вырастают менее мощными; некоторые чувствительные к кислотам растения могут при этом совершенно исчезнуть. Другой токсичный для растений компонент, выбрасываемый в атмосферу при сгорании ископаемого топлива, — это фторид (F^-).

Некоторые загрязнители воздуха, оказывающие сильное воздействие на растения, подобно озону (O_3) и пероксиацетилнитрату (ПАН), представляют собой обычные компоненты «смога», образующегося в результате взаимодействия интенсивного ультрафиолетового излучения и выхлопных газов. Соединения, непосредственно наносящие вред растениям, — это нестойкие перекиси (продукты реакции между образующимся под действием ультрафиолета озоном и ненасыщенными углеводородами) и ПАН (образующийся в результате реакции ненасыщенных углеводородов с азотной кислотой, двуокисью азота и атмосферным кислородом также под действием ультрафиолета). Содержание в воздухе этих загрязнителей особенно велико в районах с очень сильным автомобильным движением, таких, как район Лос-Анджелеса в Калифорнии. В результате многие наши привычные растения не могут больше существовать в больших городах и в их окрестностях. Первыми жертвами оказываются многие деревья, высаженные вдоль улиц, и декоративные растения в палисадниках. Симптомами вредного воздействия служат бронзовая окраска листьев, а также хлоротичные пятна и некрозы. Некоторые аномалии, которые прежде считали проявлениями инфекционных болезней растений, на самом деле оказались следствием загрязнения воздуха. Некоторые деревья, например лондонские платаны, более устойчивы к загрязнениям воздуха, чем другие, и поэтому их преимущественно высаживают в городах. Загрязнения губят также сельскохозяйственные и плодовые культуры в окрестностях городов, особенно если данный район, как в случае района Лос-Анджелеса или Мехико-Сити, окружен горами, препятствующими рассеиванию за-

грязнений воздушными течениями. Прежде окрестности Лос-Анджелеса утопали в апельсиновых рощах, однако загрязнение воздуха настолько токсично для апельсиновых деревьев, что оно скоро погубит те рощи, которые еще не пали жертвой разделов земельных участков.

Другая близкая проблема, возникшая в промышленных районах, — это все возрастающее выделение CO_2, образующейся при сжигании ископаемого топлива. Такое выделение в сочетании с вырубанием лесов на обширных пространствах, что препятствует нормальному удалению из воздуха больших количеств CO_2 в процессе фотосинтеза, вызвало повышение содержания CO_2 в атмосфере. Не приведет ли это к «парниковому эффекту», что повлекло бы за собой повышение температуры на земном шаре, сдвиги климатических поясов и расширение зон, занятых пустыней? Или же увеличение содержания CO_2 и повышение температуры будут компенсироваться более пышным ростом растительности, что приведет к понижению уровня CO_2 и в конечном счете — к стабилизации температуры? Ответить на эти вопросы мы пока не можем, хотя высказывается немало различных соображений.

Загрязнители воды

Бóльшая часть промышленных отходов в конечном счете попадает не в атмосферу, а в водоемы. Такие загрязнители не оказывают непосредственного влияния на рост растений, за исключением тех случаев, когда загрязненная вода используется для орошения. Однако загрязнение воды может оказаться крайне опасным для большинства организмов и в том числе для человека; во многих водоемах, служащих источниками питьевой воды, содержатся канцерогенные, мутагенные, тератогенные и просто токсичные соединения, и притом в больших количествах. Один водорастворимый загрязнитель распространяется исключительно человеком и наносит огромный вред растительности; это обычная соль, используемая в районах с холодным климатом для борьбы с обледенением шоссейных дорог. Когда снег и лед тают, соль, содержащаяся в стекающей воде, наносит вред растениям, даже находящимся на значительном расстоянии от дороги. Более того, у дорог могут образоваться засоленные участки, иногда совершенно лишенные растительности. В некоторых областях на дороги высыпают такие большие количества соли, что многие близлежащие водоемы становятся солеными. Так, например, в некоторых частях озера Онтарио вблизи Рочестера (шт. Нью-Йорк) вода зимой по содержанию соли приближается к морской воде. Следовало бы ограничить применение соли для борьбы с обледенением и использовать ее только на самых главных дорогах и на крутых

спусках, а в других местах использовать такие более приемлемые с экологической точки зрения способы, как расчистка дорог от снега и посыпание их песком.

Загрязнение водоемов некоторыми химическими веществами представляет собой прямой результат агротехнических мероприятий. Например, внесение в почву больших количеств растворимых азотных удобрений может привести после сильного дождя к повышению содержания азота в соседних реках и озерах. А это в свою очередь может вызвать эвтрофикацию прежде прозрачных водоемов. Избыточное содержание нитратов в питьевой воде также опасно, особенно для маленьких детей, так как восстановление нитратов до нитритов в организме может быть сопряжено с переходом гемоглобина из Fe^{2+}-формы в Fe^{3+}-форму, что ведет к развитию *метгемоглобинемии* и снижает способность крови к переносу кислорода. Частичное решение этой проблемы состоит в использовании более медленно растворяющихся азотных удобрений.

Сточные воды

Во многих областях земного шара продуктивность растительных культур нередко ограничивается недостатком минеральных питательных веществ. Увеличение количества вносимых в почву удобрений несомненно позволяет повысить продуктивность, однако стоимость удобрений непрерывно растет и их становится все меньше. Поскольку запасов удобрений мало и они часто слишком дороги, странам «третьего мира» следует прибегнуть к дешевому и благоприятному с экологической точки зрения способу повышения урожаев, используя ресурсы, которые в настоящее время пропадают попусту.

Так, например, перед многими густо населенными центрами земного шара стоит сейчас трудно разрешимая и требующая больших затрат проблема: как избавиться от огромного количества отходов, создаваемых человеком? В прежние времена, когда плотность населения во многих странах была невелика, нечистоты без всякой обработки сбрасывали в реки и озера, но с увеличением плотности такой способ стал неприемлемым. Тогда сточные воды стали при помощи микроорганизмов превращать в ил, который затем сваливали куда-нибудь, часто в море. Подобная практика, которая прежде была допустима, теперь влечет за собой ряд неблагоприятных последствий, в том числе загрязнение морских побережий и возникновение обширных подводных пустынь с анаэробными условиями, где уловы рыбы понижены, а видовой состав ее изменен. Поэтому мы вынуждены искать новые решения проблемы. Одна очевидная возможность — воспользоваться способом, применявшимся на Востоке на протяжении тысячелетий, т. е. вносить соответст-

вующим образом сброженное органическое вещество снова в почву в качестве удобрения. Мы отказываемся от использования нечистот отчасти по эстетическим соображениям, а отчасти потому, что в человеческих фекалиях могут содержаться многочисленные болезнетворные факторы. Хотя вызывающие инфекционные болезни вирусы, микроорганизмы и цисты болезнетворных организмов действительно содержатся в человеческих испражнениях, на Востоке с этой проблемой успешно справляются. Нечистоты собирают в большие отстойники, где они подвергаются анаэробному брожению и их температура при этом заметно повышается; в результате такой обработки нечистоты превращаются в пастеризованную жидкость янтарного цвета, лишенную запаха и не вызывающую никаких ассоциаций, которую можно прямо использовать для удобрения рисовых полей и других сельскохозяйственных культур без каких-либо неблагоприятных последствий. В настоящее время в США проводятся эксперименты по использованию такого ила на лесных посадках и на плантациях других непродовольственных культур. Одна из проблем, возникших в связи с использованием ила из городских канализационных систем, состоит в том, что он нередко содержит большие количества токсичных веществ промышленного происхождения, например тяжелые металлы. Такие вещества подавляют рост растений, а содержание их в пищевых продуктах совершенно недопустимо. Решение этой проблемы заключается не в отказе от использования ценных питательных веществ, содержащихся в сточных водах, а в предотвращении сбрасывания промышленных отходов в канализацию. С увеличением численности населения и углублением энергетического кризиса нам неизбежно придется заняться вопросом об использовании городских сточных вод для удобрения посевов продовольственных культур, так как содержащиеся в этих нечистотах органические и минеральные питательные вещества могут стать слишком драгоценными, чтобы терять их попусту.

В некоторых случаях культурные растения не просто извлекают из сточных вод питательные вещества, но и служат природным заводом по обработке этих вод. В этом плане успешно применяют два метода. Один из них состоит в разбрызгивании сточных вод над полями, засеянными травой или другими культурами, которые извлекают из этих вод многие питательные вещества и облегчают разрушение остальных веществ микроорганизмами, так что в конечном счете в систему грунтовых вод просачивается совершенно чистая вода. Эффективными очистителями воды могут служить также травяные болота, если пропускать поток сильно разведенных нечистот через густую растительность этих болот. Такой процесс особенно удобен для палаточных городков, лагерных стоянок и аналогичных мест, которые слишком малы для того, чтобы имело смысл строить спе-

циальные установки для обработки нечистот. Образующийся в результате растительный материал можно запахивать в почву в качестве зеленого удобрения или же использовать на корм скоту.

Водные растения, в особенности водоросли, могут помочь примирить наблюдающееся в настоящее время сопротивление использованию сточных вод в качестве удобрения и все возрастающую потребность в удобрениях. Сточные воды с высоким содержанием органического вещества спускают в отстойные пруды, засеянные водорослями; это позволяет получать огромные количества зеленой массы, которую можно собирать и без всякого риска скармливать домашним животным, вместо того чтобы использовать для этого другие растения, например соевые бобы, которые пригодны не только на корм скоту, но и могут употребляться в пищу человеком. Одна из сине-зеленых водорослей, *Spirulina*, может даже расти в щелочных засоленных водах. В Африке жители областей, прилегающих к озеру Чад, употребляют эту водоросль в пищу, и она служит для них главным источником белка. В настоящее время в Мексике и в США проводятся эксперименты, с тем чтобы определить возможность ее использования в качестве пищевого продукта. По-видимому, добавление *Spirulina* в каши и другие продукты не изменяет их вкуса и не создает никаких нежелательных побочных эффектов.

РАСТЕНИЯ В ЗАКРЫТЫХ СИСТЕМАХ И В КОСМИЧЕСКИХ КОРАБЛЯХ

В гл. 14 было рассмотрено выращивание растений при искусственном освещении и при снабжении их минеральными веществами методом питательных пленок. Выращивание растений таким способом, несмотря на его сложность и высокую стоимость, будет расширяться, особенно в таких районах, как Аляска, где вегетационный период слишком короткий или слишком холодный, а стоимость перевозки так велика, что цена овощей оказывается невероятно высокой. Преимущества этого метода состоят в возможности создавать условия, при которых достигаются максимальная скорость роста и наивысшая урожайность в сочетании с совершенно закрытой средой, свободной от вредителей и возбудителей болезней. Развитие исследований в этом направлении естественным образом привело к мысли о возможности выращивания растений на космических станциях, за пределами воздействия гравитационного поля Земли.

В наши дни путешествия и жизнь в космосе стали реальностью. После того как были совершены посадки на Луну, стало ясно, что человек неизбежно будет пытаться проникнуть и дальше. Когда он устремится к другим планетам, то космиче-

ские путешествия будут продолжаться не несколько дней или недель, а многие месяцы и годы. Если при коротких путешествиях всю необходимую пищу и воду можно захватить с Земли, то для путешествий на большие расстояния или для постоянных космических станций потребуются более независимые и замкнутые системы жизнеобеспечения. Растения, очевидно, будут служить ценным и, вероятно, важнейшим компонентом такой системы, потому что они могут обеспечить не только постоянное снабжение пищей, но и переработку продуктов выделения человека. Люди, совершающие космическое путешествие, будут поглощать при дыхании кислород и выдыхать углекислый газ; зеленые растения при помощи фотосинтеза совершают обратный процесс. Продукты выделения человека могут частично удовлетворить потребности растений в питательных веществах, а выделяемая ими при транспирации вода, соответствующим образом конденсированная, могла бы служить питьевой водой для людей. В настоящее время на Земле уже проводятся эксперименты в замкнутых капсулах, с тем чтобы показать возможность успешного функционирования таких закрытых систем.

Растения в космосе можно было бы выращивать примерно так же, как и в регулируемых средах, создаваемых на Земле, внеся в этот метод некоторые изменения. Освещение будет создаваться электрическими лампами, а необходимую для этого энергию будут поставлять солнечные элементы, находящиеся вне космического корабля. Хотя растения будут находиться в среде, свободной от действия гравитационных сил, на их ориентацию в пространстве могут влиять слабые центробежные силы; ориентации растений может также способствовать фототропизм. Для того чтобы удерживать воду вокруг корней, можно использовать искусственное поле центробежных сил или же в отсутствие гравитации помещать корни в запаянные сосуды, так чтобы наружу выступали только побеги. Кроме того, может понадобиться улавливать многочисленные выделяемые растениями летучие вещества на фильтры из активированного угля, которые, вероятно, так или иначе будут нужны для очистки воздуха. Для получения пищи, очистки воздуха и переработки отбросов можно использовать также такие одноклеточные водоросли, как хлорелла, выращиваемая в гигантских герметически закрытых освещаемых контейнерах. Возможно, что для увеличения объемности пищи и ее разнообразия, а также для оптимального использования очистных свойств двух описанных систем будут применяться как одноклеточные водоросли, так и многоклеточные растения.

Освоение космического пространства явилось для нас неожиданным источником новых сведений, которые оказывают влияние на использование человеком растений на Земле. Наб-

людения за растительностью, производимые выведенными на околоземные орбиты спутниками с использованием фотографирования при разных длинах волн, позволяют определять характер растительности, степень распространения болезней и крупномасштабные экологические тенденции. На основании полученных таким образом данных можно планировать важные сельскохозяйственные и лесоводческие мероприятия. Наблюдения со спутников пока еще находятся в зачаточном состоянии, и следует ожидать, что в будущем они будут использоваться гораздо шире.

РАСТЕНИЯ КАК НЕПИЩЕВЫЕ ВОЗОБНОВЛЯЕМЫЕ ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ

С усилением энергетического кризиса роль растений в качестве преобразователей солнечной энергии становится все более важной. Растения покрывают обширные пространства земного шара и непрерывно переводят солнечную энергию в органическое вещество, которое может быть использовано как источник энергии, высвобождающейся при его окислении. Большое преимущество растений в качестве источника энергии состоит в том, что они возобновляются, т. е. либо продолжают расти после частичного сбора урожая, либо могут быть высеяны вновь. За последнее время внезапно повысился интерес к дереву как к топливу, особенно в лесистой северо-восточной части США, где дерева много. Дрова можно использовать не только для отопления жилых домов, сжигая их в современных экономичных дровяных печах; некоторые бытовые приборы переводят с электричества на дровяные щепки. Таким образом, в будущем древесина сможет обеспечить часть наших потребностей в тепловой энергии. Обращаясь к этому виду топлива, запасы которого кажутся бесконечными, следует позаботиться о том, чтобы не уничтожить его источник в результате чрезмерной эксплуатации. Необходимо напомнить, что весь европейский континент был когда-то покрыт лесами, от которых в наши дни остались лишь небольшие рощи. Все остальное вырубили на дрова еще в средние века, не заботясь о восстановлении леса. Если не принять соответствующих тщательно продуманных мер, то все это может повториться где-нибудь в другом месте. Такая тенденция уже наблюдается в некоторых слабо развитых странах, где уничтожение деревьев опережает их рост. Если не произойдет увеличения лесных посадок, усовершенствования методов ведения лесного хозяйства и некоторой стабилизации численности населения, то в странах «третьего мира» возникнет недостаток дров, последствия которого преодолеть будет гораздо труднее, чем последствия недостатка нефти в западном мире.

Другой способ использования растений в качестве источника энергии — это превращение растительных продуктов в спирт. Практически любой растительный материал ферментативным или химическим путем можно разложить до простых сахаров, а сбраживая эти сахара при помощи дрожжей, можно получить этиловый спирт. Таким способом можно превращать в спирт излишки зерна, сахарного тростника, стебли кукурузы, древесные отходы, водоросли и даже отбросы, содержащие большие количества растительного материала. При этом часто в качестве побочного продукта получается богатая белком дрожжевая масса, которую вместе с неперебродившим растительным материалом можно использовать на корм скоту. Полученный спирт можно смешать с бензином в соотношении 1:9 или даже 1:4; этой смесью («газохол» или бензоспирт) можно заправлять обычные двигатели внутреннего сгорания, произведя в них небольшие изменения. Используя таким образом растительный материал, который в противном случае пошел бы на выброс, можно существенным образом компенсировать наблюдающуюся нехватку нефти. Вряд ли, однако, удастся добиться больших выгод, выращивая растительные культуры специально для производства спирта, так как нередко, чтобы вырастить культуру, приходится затратить на машины и на удобрения столько же энергии, сколько удастся получить из нее.

ЭПИЛОГ. БОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И БУДУЩЕЕ

Научные исследования в области ботаники, как фундаментальные, так и прикладные, лежат в основе многих успехов, благодаря которым современное сельское хозяйство оказалось способным кормить все увеличивающееся население земного шара. Снабжение человечества продуктами питания в будущем зависит от продолжения исследований роста растений и создания таких способов ведения хозяйства, которые бы гарантировали оптимальный рост. Интенсивность таких исследований и их уровень зависят в свою очередь от того, какое значение придают люди (через свои правительства) сельскому хозяйству и научным работам в области растениеводства. В периоды изобилия пищевых продуктов или финансовых спадов таким исследованиям часто отводится относительно скромное место. Подобная политика близорука, ибо только непрерывные исследования в этой области могут обеспечить человечеству необходимую ему пищу и поддержание экологического равновесия на Земле.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Разведение растений позволило человеку перейти от кочевого образа жизни к оседлому, сократить площадь, необходи-

мую для того, чтобы прокормить одного человека, и увеличить свою численность. Последующее повышение продуктивности растений обеспечили селекция, гибридизация, применение удобрений, искусственное орошение, создание пестицидов и химических регуляторов роста. «Зеленая революция» не оправдала возлагавшихся на нее надежд вследствие непредвиденных затруднений, в особенности повышения цен на источники энергии и малой пригодности почв в тропических и засушливых областях.

Помимо привычных методов гибридизации современный селекционер может воспользоваться для улучшения растительных культур методами молекулярной генетики. К их числу относятся введение в растительную клетку новой генетической информации с помощью *плазмид,* отбор новых типов из изолированных протопластов и *соматическая гибридизация* протопластов. Человек выращивает для своих нужд лишь небольшое число растений, а между тем существует множество еще неизученных растений, которые можно было бы широко использовать. К числу наиболее многообещающих видов относятся *гваюла,* дающая каучук, *хохоба,* дающая воск и масло, *Echinochloa,* выращиваемая на зерно, и *спаржевый горох,* используемый для получения растительного белка. Новые методы разведения растений с применением тканевых культур и регулируемого воспроизведения могут быть полезны также и в лесоводстве.

Растениям наносят вред загрязнения атмосферы, почвы и воды, но сами они могут помочь удалению из среды некоторых вредных веществ. Человеческие нечистоты, которые в настоящее время в странах Запада просто выбрасывают, на Востоке подвергают брожению, а затем используют для удобрения почвы. Этот материал богат минеральными и органическими веществами, а поэтому следует ожидать, что он будет шире использоваться в сельском хозяйстве на Западе. Растения могут также служить пищей и применяться для очистки среды в закрытых системах, например на космических кораблях; кроме того, они представляют собой возможный источник возобновляемой непищевой энергии. Дальнейший прогресс в значительной степени зависит от продолжения научных исследований.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Ранние этапы земледелия

Carrier L. 1923. The Beginnings of Agriculture in America, New York, McGraw-Hill.

Leonard J. N. 1973. The Emergence of Man, The First Farmers, New York, Time-Life Books.

«Зеленая революция», селекция и всестороннее изучение растений

Abelson P. H., ed. 1975. Food: Politics, Economics, Nutrition and Research, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science.

The Green Revolution. 1970. Symposium on Science and Foreign Policy. Proceedings of the Subcommittee on National Security Policy and Scientific Developments of the Committee on Foreign Affairs, House of Representatives, Ninety-First Congress, First Session, Dec. 5, 1969. U. S. Gov't, Printing Office, Washington, D. C.

Wortman S. and others. 1976. Food and Agriculture, Scientific American, September.

Введенне в культуру новых видов растений

Национальная академия наук США опубликовала следующие брошюры:
Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value, 1975.
Agricultural Production Efficiency, 1975.
The Winged bean; A high protein crop for the tropics, 1975.
Guayule: An alternative source of natural rubber, 1977.

Загрязнение окружающей среды

Ehrlch P. R., Ehrlich A. H., Holdren J. P. 1977. Ecoscience: Population, Resources, Environment, San Francisco, W. H. Freeman and Co.

Mansfield T. A. 1976. Effects of Air Pollutants on Plants, Cambridge, Cambridge University Press.

Naegele J. A. 1973. Air Polluton Damage to Vegetation, Washington, D. C., American Chemical Society.

Ormrod D. P. 1978. Pollution in Horticulture, New York, Elsevier.

Леса будущего

Pharis R. D., Ross S. D. 1976. Gibberelins: Their Potential Uses in Forestry, Outlook on Agriculture, 9, 82—87.

Spurr S. H. February 1979. Silviculture, Scientific American.

ВОПРОСЫ

16.1. Превращение дикорастущего растения в высокоурожайную культуру осуществляется путем ряда последовательных действий. Рассмотрите некоторые из этих действий, указав тот порядок, в котором нх следует применять, чтобы добиться максимальной урожайности.

16.2. Опишнте процесс создания современной гнбридиой кукурузы. Имеет лн этот процесс под собой теоретическую осиову и в чем она состонт?

16.3. Каким образом методы молекулярной генетнки, созданные для микроорганизмов, могут быть использованы для генетической модификацнн высших растений?

16.4. Из протопластов, выделенных из одиого листа картофеля, регенерируются растеиия с сильио различающимися признаками, которые иногда не похожи ни друг на друга, ни на исходное растение. Поскольку счнтается, что все соматическне клетки каждого многоклеточного органнзма содержат ндентнчиую генетическую информацню, постарайтесь объясинть, в чем прнчина разного фенотипического проявления предположительио идентичных протопластов.

16.5. Что означают слова. а) плазмида? б) эндонуклеаза? в) рак корневой шейки? г) *Agrobacterium*?

16.6. Какие методы можно использовать для выделения желаемых вариантов из большой популяции клеток или протопластов?

16.7. Как можно прнменять биохимнческие методы для гнбрнднзацнн in vitro культур протопластов?

16.8. Многие из иадежд, возлагавшнхся на «зеленую революцию», не оправдались. Обсудите этот вопрос.

16.9. Опишите несколько перспективных некультивируемых растений, которые можно начать выращивать в широких масштабах в ближайшем будущем. Почему их до сих пор не используют в полной мере?

16.10. Растения реагируют на ряд осиовных классов загрязнителей и способны изменить их воздействие на среду. Обсудите этот вопрос.

16.11. В чем заключается та большая роль, которую растения могли бы сыграть в экономии эиергии в будущем н которую они не играют в настоящее время?

16.12. Какие проблемы возникают в связи с ростом растенний во время длнтельных космических полетов и какую пользу могут прннести растения в этих полетах?

Предметный указатель

Абсцизовая кислота 258, 318—326
— — влияние света 353, 354
— — глюкозид 321
— — н движеиия устьиц 192, 325
— — — завядаиие 190
— — — опадение листьев 313, 320, 326
— — — покой 320—323
— — — прорастание семян 323, 386
— — — проявление женских признаков 380
— — — рост корией 265, 266, 272
— — — стареиие 313
— — — цветение 376
— — инактивация 321
— — ингибитор трансляции 324
— — механизм действия 326
— — предшественники 158
— — содержание 325
Авокадо 310
Автотрофы 54, 105, 400
Агар 260, 433, 435
Агеотропизм 305
Адеиин 37, 38, 43, 292, 294, 295, 299
S-аденозилметионин 311
Аденозиндифосфат (ADP) 50, 118, 149, 155, 157, 280
Адеиозиндифосфоглюкоза 146
Адеиознитрифосфат (ATP) 49, 50, 58, 61, 75, 119, 121—124, 142—146, 148—151, 153—157, 210, 217, 228, 229, 270, 280, 402
— энергия 49, 124, 143
Адсорбция клеточными структурами 21
Адъюванты 485
Азот 205, 206, 208, 236, 395, 409
— двуокись 519
Азотистая кислота 219
Азотфиксация 205, 214—221, 237, 509, 515
Акклиматизацня 454, 455
Активный транспорт 223, 226—229, 235
Актии 75
Актиномицин D 292
Акцептор углерода 136
Аланин 41, 42
Алар 445
Алейроновый слой 289, 290, 292, 293
Алкалоиды 34, 158, 435, 458, 471
Аллофикоциании 116
Альдегидоксидаза 45
Амилаза 148, 291, 292
Амилоза 145
Амилопектин 145
Аминирование 157
Аминогруппа 43, 64, 218
Аминокислоты 36, 41, 43, 292, 293
— буферов 63
— во флоэме 242
— образование 157, 219
— серусодержащие 209
— строение 41
— токсичные 458
— хлоропластов 54
1-аминоциклопропан-1-карбоиовая кислота 311
Аммоний 208, 214, 217
АМО-1618 286, 291, 445
Анаболические реакции 145
Анеуплоиды 36
Антеридии 99, 100
Антибиотики 28
Антигиббереливовые ингибиторы роста 440
Антикодон 299
Антифитохромный иммуиоглобулии 349
Антоцианы 59, 157
Антракноз 473, 474
Антранилатсиитетаза 511
Анцимидол 445, 447
Апекс 434
Апельсин 441, 454, 520
Апикальиое домииирование 275, 297, 307, 427
Апикальный изгиб 307
Апопласт 92, 180, 231, 235
Апофермент 44, 45
Аппозиция 67
Апрессорий 474
Арабииогалактан 70, 148
Арабиноза 69, 148
Аргинил-тРНК-синтетаза 459
Аргинин 41, 42, 459

Артишок 442
Архегонии 99
Аскорбатоксидаза 212
Аспарагин 42, 219—220
Аспарагиновая кислота 41, 42, 131, 133, 219
Атразии 490, 491
АТРаза 123, 229, 254
Ауксии 258—283, 431, 440
— апикальное доминирование 275, 297, 427
— биотест 262, 263
— в вакуоли 272
— — культуре ткани 273, 296, 432
— влияние света 353, 354
— диффузия 272
— завязывание плодов 440
— закручивание усиков 402, 404
— и геотропизм 265
— — движение цитоплазмы 276
— — камбиальная активность 273, 431
— — клеточное делеиие 273
— — корнеобразование 271, 431, 432, 440
— — рост клеток 72, 276—283
— — синтез белка 282
— — — клеточиой стенки 283
— — — полисахаридов 283
— — — РНК 283, 485
— — — этилена 307
— — старение 314, 317
— — цветение 307, 440
— как гербицид 484, 485
— компартментация 272
— корней 265, 270, 273
— латеральное распределение 265
— механизм действия 276—283
— образование 259, 261
— опадение листьев 313
— — плодов 440, 499
— первоначальное действие 279
— плодов 275, 287, 309, 440
— подкисление клеточных стенок 279—281
— предшественники 158, 260
— прореживание плодов 440
— протонный насос 280
— проявление женских признаков 380
— разрыхление клеточных стенок 278
— растяжимость клеточных стенок 277
— расщепление 261, 272
— реакции конъюгации 261, 272
— синтетический 272, 275, 431
— созревание плодов 311
— транспорт 260, 264, 267, 269, 270, 273, 355, 431
— химическая природа 261
— чувствительность органов 261, 262
Ацетальдегид 157
Ацетат 151
Ацетил-СоА в дыхании 151, 152, 160
— как предшественник 158, 290
Ацетильная группа 154
Ацилпереносящий белок 164

Баканаэ 283, 284
Бактериальные плазмиды 507
Бактерии 12, 54
— азотфиксирующие 215—217
— денитрифицирующие 221
— патогенные 451, 477
— фотосинтезирующие 120
Бактериохлорофилл 115
Бактероиды 216
Бальзамическая пихта 467
Бананы 310, 311
Безвирусные линии растений 434
Безвременник осенний 34
Белки 209, 455
— клеточной стеики 65
— мембранные 27, 28, 31, 230
— распад 159, 298, 300
— синтез 37—43, 157, 281, 282, 292, 310, 324, 352, 455
Ф-белок 247, 255
— микрофиламенты 247
Бензиладенин 296, 443; см. также Цитокинины
Беномил 476
Береза 320
Бессемянные плоды 440, 441
Бикарбонаты 110, 212, 227
Биологические часы 192, 359—369
Биологический метод борьбы с вредителями 469
Биотест 262, 304
Бобовые 359, 459
Бобы 129
Болезни растений 469—479
Болезнь «дурных проростков» 283, 284
Бор 208, 212
Бордоская жидкость 475
Брожение 151, 526
Бром 230
Бутирил-СоА 163
Буферы 61—63
Бэра — Ламберта закон 56
Б9 445

Вакуоль 24, 25, 27, 58—63, 87, 169, 170, 231

Вакуоль, органические вещества 58, 188
— отходы метаболизма 58
— регуляция тургора 169
Валин 41, 42
Валиномицин 28
Ванадий 208
Ваточник 460
«Ведьмина метла» 298
Векторы (переносчики) 475
Венерина мухоловка 393, 398, 399
Ветровые машины 454
Вещества, делающие растения несъедобными 465
Вика 214, 436
Виноград 287, 441, 445, 475
Вирус(ы) 477—479
— западной желтухи салата-латука 477
— растительные 232
Витамин(ы) 45, 510
— B_1 209
— B_2 121, 382
— C 212
Вишня 441, 445
Влажность завядания 179
Влажные тропические леса 502
Внекорневое внесение микроэлементов 221
Вода в фотосинтезе 11, 17, 19, 106, 107
— замерзание в клетках 455
— кинетическая энергия 171
— недостаток 169, 190, 198, 326, 452
— образование при дыхании 149
— подъем в стволах деревьев 192—194
— поглощение 72, 88, 119, 171—178, 186, 191, 195, 252
— содержание в растениях 169
Водные растения 523
— — клетки 173
Водород 13, 19, 53, 106, 154
Водородные ионы, роль в движениях устьиц 189
— — — — образовании АТР 122, 123
— — концентрация 58—63, 411. *См. также* pH
— — сахароза, котранспорт 225, 253
— связи 37, 38
Водоросли 100, 222, 526
— сине-зеленые 54, 55, 218, 523
Воздухоносные каналы 107
Волокна 67, 91
Волоски жгучие 451
— чувствительные 398, 399
Воск 318, 513, 514
Восприятие силы тяжести 266, 267
Вредители, биологические методы борьбы 499
— сельского хозяйства 451, 462, 499
Вторичные метаболиты 457, 471
Выделительные железки 200
Высокоэнергетические реакции, спектр действия 346
Высолаживание 323, 325
Вьюнок 485

Газохол 526
Галофиты 177, 416
Гаметофит 33, 97, 100
Гаплоидный набор хромосом 33, 34
Гаустории 472
Гваюла 511
Гвоздика 435
Гевея 512
Гексоза 127, 132, 148, 150
Гексозомонофосфатный шунт 157. *См. также* Пентозофосфатный путь
Гексозофосфаты 127, 133, 144, 151, 164
Гелий 13, 14, 19
Гем 45, 211
Гемицеллюлозы 69, 281
Гемоглобин 45
Генетическая информация 32
— рекомбинация 429
Генетический код 41
Гены 37, 44, 89, 316, 382
Геотропизм 265, 270
Гербициды 245, 465, 480, 482—490
— ауксиноподобные 441, 483
— избирательность действия 483, 485, 487
— механизм действия 485
— прохождение через кутикулу 485
— свойства 485
— токсичность 490
— 2М-4Х 483
Гетерокарнон 436
Гетероциста 218
Гиббереллановый скелет 284
Гиббереллины 258, 283—294
— в лесоводстве 518
— во флоэме 273
— гидролиз крахмала 291, 292
— и α-амилазная активность 292, 293
— — клеточное деление 286
— — образование мРНК 292
— — прорастание семян 288
— — развитие семян 288
— — стратификация 386
— — удлинение стебля 284, 285, 442
— — цветение 285, 376—378, 441, 442

Гиббереллины
— — ювенильность 428, 517
— идентификация 264
— использование 441
— карликовых растений 286, 287
— механизм действия 291
— открытие 283, 284
— папоротников 100
— пластид 353
— плодов 287, 309, 441—442
— синтез 158, 290
— — крахмала 291
Гибридная сила (гетерозис) 504
Гидатоды 196, 395
Гидразид маленновой кислоты 445
Гидроксиламин 219
Гидроксильные ионы (OH^-) 61, 63, 122
Гидролиз 45
Гидропоника 206, 411
Гидростатические силы 169
Гипертоническая среда 436
Гипокотиль, вытягивание 346
Гипотоническая среда 60
Гистидин 41, 42
Гистоны 33
Гифы 470
β-Гликозидаза 471
Гликозиды 458, 471
Гликолат 128, 137
Гликолиз 150, 164
Гликолипиды 163
Гликопротенды 45, 69
Глиоксилатный цикл 66, 165
Глиоксисомы 65, 164, 165
Глицеральдегидфосфат 164
Глицерин 162, 163
Глицин 42, 129
Глутамин 41, 42, 219
Глутаминовая кислота 41, 42, 219
Глутатион 209
Глутаминсинтетаза 217
Глюканы 69, 145
Глюкоза 11, 69, 106, 144—147
Глюкозо-1-фосфат 144, 146, 147
Глюкозо-6-фосфат 144, 157
Годичные кольца 94
— — датировка с их помощью 94
Голландская болезнь вяза 476
Голосеменные 53
Гольджи аппарат 26, 58, 64, 71
Гормональный баланс 316, 386
Гормоны 29, 258. *См. также* индивидуальные названия
— в сельском хозяйстве 259, 439—446
— во флоэме 242, 245
— и клубнеобразование 423
— — опадение листьев 314
— — покой 322
— — развитие 100, 101
— — старение 304
— — стрессы 318
— — фитохром 353
— ингибиторы 319, 320
— определение содержания 262
— предшественники 158
— разрушение 440
— рецепторы 294
— роста 86, 391
— цветения 375
Горох 82, 214, 286, 304, 316, 382, 401
Горчица 179, 483
Готовность к цветению 373
Грамицидин 29, 222
Граны хлоропластов 50, 51, 115, 132
Грибные болезни 469—475
Грибы 100, 283, 451, 491
— паразитические 469—475
Гуанин 37, 38, 43
Гуано 498
Гуанозиндифосфат (GDP) 148
Гуанозиндифосфатглюкоза 148
Гуанозинтрифосфат (GTP) 148
Губчатая паренхима 96
Гуттация 195—197

Далапон 485
Движения растений 391
Двудольные 83
Двудомные 316, 379
Двуокись углерода в клетках обкладки сосудистого пучка 133, 134
— — в C_4-растениях 131—136
— — — растительных сообществах 421
— — — фотодыхании 127—130, 136, 421
— — — фотосинтезе 11, 14, 55, 106, 107, 113, 122, 124
— — взаимодействие с этиленом 304, 439
— — диффузия в ткань листа 110, 190
— — и климактерий 309
— — — послеуборочное хранение 439
— — измерение в респирометре Варбурга 161
— — обмен CO_2—O_2 502
— — поглощение инфракрасного излучения 16, 111
ДДТ 462, 463, 464
Дедифференциация 89
Дезоксирибоза 32, 37
Декарбоксилирование 151, 160

Денитрификация 221
Деполяризация 394
Десмотрубочки 73, 74, 234
Деэтиоляция 336, 343, 347
2,4-D 483—485
Диагеотропизм 305
Диктиосомы 64, 65, 148, 283
2,4-динитрофенол 227
Диоксиацетонфосфат 150, 163
Диплоидный набор хромосом 33, 34
Дисахариды 144, 148
Дитерпены 291
Диурон 121, 122, 227, 484
Дифференциальное центрифугирование 23, 24, 60
Дифференциация 82, 89, 92, 100, 273
Диффузия 186, 222
Дихлорфенилдиметилмочевина 121
Длина дня 313, 319, 332, 333, 379, 371, 380, 455, 518
Длиннодневные растения 333, 334, 372, 376, 385
Длинно-короткодневные растения 377
ДНК 32—37, 76, 144, 210, 294, 299, 325, 373
— митохондриальная 36, 54
— плазмидная 506
— хлоропластная 53
ДНК-полимераза 40
Древесина 95, 241, 525
Древесные породы 517
— — быстрорастущие 517
Дрожжи 526
Дуб 94, 386
Дугласия 468, 518
Дурнишник 334, 373—376
Дыхание 11, 19, 142—144, 149—161
— влияние кислорода 439
— окислительное фосфорилирование 154—156
— пентозофосфатный путь 157
— промежуточные продукты 161—164
— скорость 309
— хемиосмотическая теория 156
Дыхательный коэффициент 159

Желатин 260
Железистые клетки 397
Железо 208, 211
— в цитохромах 154, 211
— гема 45
— дефицит 236
— и азотфиксация 217
— — синтез хлорофилла 211
— — хлороз 236
— окисление бактериями 12
— токсичность 411
— функции в растении 211
Женские признаки 379
Жилки листовые 97, 108, 253
Жирные кислоты 158, 162—164, 364, 365
Жиры 162, 163

Завязь 97, 274, 309
Загрязнители атмосферы 518
— воды 520
Закручивание усиков 391, 401—404
Закрытые системы 523
Заливка 21
Замерзание 455
Замораживания — травления метод 29—31
Замыкающие клетки 96, 108, 119, 187, 210, 234, 325
Запасающие органы 423
Заражение 473
Зародыш 81, 290, 294, 324
Зародышевый мешок 97
Заросток 97—100
Засоленность почвы 185, 199, 200, 416, 503, 520
Засуха 198
Засушливые зоны 415, 502
Зачаток цветка 93, 95, 97
Защита растений 451—492
Защитные механизмы 45, 451, 457—459, 465
Зеатин 295
Зеленая революция 18, 501—503
Земляной орех 380
Зерновые 208, 333, 440, 483
Зигота 33, 89
Зимний покой 319
Зонтичные 459

Изменяющийся потенциал 394, 395
Изолейцин 41, 42
Изолирующий материал 318—319
Изопентениладенин 295
Изопреноидные соединения 290, 458
Изоцитратаза 324
Иммунный ответ 472
Иммунохимический метод 293
Иммуноцитохимия 349
Инбридинг 504
Инвертаза 144
Ингибиторы 47, 58, 85, 323
Индекс листовой поверхности (ИЛП) 419, 421
Индолилмасляная кислота 430, 440
Инозит 273
Инсектициды 245, 460—464, 475
— избирательность действия 468
Интуссусцепция 67

Инфекционная нить 216
Ионный насос 58, 72, 225, 280
Ионофоры 222
Ионы 189, 226
— антагонизм 30
— взаимодействие 230
— поглощение 222, 228, 354
ИУК 260
— и образование каллуса 274, 296, 432
— — рост клеток 72
— — фототропизм 270
— корней 270
— обнаружение и определение 264
— образование 261
— поляриый транспорт 269, 270
— расщепление 261
— реакции конъюгации 261
— структура 261
ИУК-оксидаза 272, 485
ИУК-эффектор 280

Кавитация в ксилеме 194, 198
Калий 28, 29, 119, 208, 210, 225—230, 232, 409
— замыкающих клеток 119, 188—189
— и движения листьев 367, 395
Каллоза 247
Каллус 85, 274, 296, 432, 433
Кальвина — Бенсона цикл 125, 126, 129, 133, 134
Кальций 207, 208, 231, 236
Камбий 87, 92, 93, 198, 273, 306, 319
Камфора 480
Канаванин 459
Канцерогены 464, 490
Каптан 475
Карбендазим 477
Карбоангидраза 212
Карбоксильная группа 43, 63, 125
Карвон 459
Карликовость 82, 199, 286, 445
Каротин 266, 267
— спектр поглощения 267
Каротиноиды 56, 58, 116, 290
Картофель 373, 420, 428, 438, 445, 506, 508
Каспари поясок 92, 180, 181
Катаболические реакции 145
Каталаза 211
Каучуконосные деревья 445
α-Кетоглутаровая кислота 153, 219
Кинетии 295—297
Кинетохор 75
Кислород 11, 19, 106, 121
— и азотфиксация 218
— — дыханне 151, 154, 159—161, 213, 227, 439
— — прорастание семян 386, 430
— — фотосинтез 19, 96, 105, 106, 112
Кислотность 61, 62
«Кислые» дожди 519
Клевер 214, 216, 380
Клетка(и) 185
— возбудимая 393, 394
— околоустьичные 189
— размер и форма 24
— рост растяжением 72, 82, 84, 92, 259, 260, 273, 276
— эпидермальная 185
Клетки-мишени 292, 486
Клетки-спутницы 91, 233, 247, 254—255
Клеточная мембрана 189, 209, 235, 298, 362, 471, 485
— пластинка 34
— стенка 24, 26, 29, 66—73, 76, 183—184, 209
— — апопласт 231
— — вторичная 67
— — давленне 170—178
— — диффузня 173
— — pH-зависимый фермент 281, 283
— — замыкающне клетки 119
— — кальций 209
— — образование 65, 66, 69—72, 148, 283
— — одревесневшая 180
— — первичная 66, 69
— — подкисление 281
— — растворение 309, 313, 314, 436
— — растяжимость 72, 88, 261, 276—282
— — синтез 72
— — структура 66, 69, 147, 281
Клеточное деленне 33, 75, 86, 273, 285, 294, 306
Климактернй 309
Клубеньки корневые 214, 216
Клубнеобразование 343, 370, 423, 429
Кноп раствор 208
Кодон 43
Колеоптиль 262, 276, 350
Колхицин 34
Кольцеванне 249, 376
Компартментация 272
Колленхима 91
Комковатая структура 213
Компенсационная точка 112, 419
Конифериловый спирт 69
Конкурирующие взаимодействия 479
Кора 92, 93, 242, 313
Кордицепин 292
Корневая меристема 306
Кориевища 245, 429, 452
Корневое давление 195, 196, 198, 235

Корневой чехлик 82, 267, **271**
Корневые волоски 90, **178—180**
Корни 90
— акцепторы 242, 243
— гормоны 272, 297
— закладка 431
— поглощение воды **178, 181**
— — солей 205, 221, 227, **228**
— придаточные 273
— тропизмы 265
Короткий день 332, 370, 371, 379
Коротко-длиннодневные растения 377
Короткодневные растения 334, 374—377
Котранспорт 225. *См. также* Симпорт
Кофактор 151
Кофермент 456
Кофермент А (CoA) 151, 163
Коэволюция 456
Коэффициент проницаемости **222**
Кранц-анатомия 132
Крахмал, распад 148, 189, 197, 288, 291—292
— синтез **137, 145**
— статолиты 266
— структура 145—147
Крахмал-фосфорилаза **147**
Крахмальные зерна 25, 50, 105, 132, 145, 268
Кребса цикл 49, 151, **164, 219**
Кремний 208
Кристы 26, 48, **152**
Кроссинговер 34
Круговорот азота 220, **221**
Круговые движения 401
Ксерофиты 184, 199
Ксилема 91
— дифференциация, ауксиновый контроль 273
— корней 91
— натяжение воды 193—195, 198
— передвижение веществ 197, 205, 235, 251, **475**
— — воды 180—182, 194—197
— — пестицидов **245**
— стебля 92—94
— структура 87, **182**
Ксилоглюкан 70, 148
Ксилоза 69, 148
Кукуруза 129, 131, 132, 189, 265, 295, 415, 478, 479
— карликовая 286
— с высоким содержанием лизина 503
Культура клеток 435, 511
— ткани 85, 89, 273
— — в селекции растений **435—437, 517**
— — гормональный эффект 273, 296
— — коммерческое использование 429—438, 511, 517
Кумариловый спирт 69
Кустарник 446, 481
Кутикула 95, 184, 453, 470, **485**
Кутин 480

Лейкопласты 57, 105, **145, 437**
Лейцин 41, **42**
Лектины 31, 216
Лепестки 97, 308
Леса 517
Летний покой 319
Лигазы 506
Лигнин 66, 69, 157
Лизии 41, 52
Лизосомы 65
Лимитирующий фактор 112, 421
Лимонная кислота 63, 152
Линолевая кислота **164**
Линоленовая кислота 164
Липаза **65**
Липиды и дыхательный коэффициент 159
— мембран 28, 29, 31, 222, 364, 382, 455
— предшественники 158
— растворимость веществ 222, **485**
— синтез и распад 161, 164
— состав 162, 209
— ферментов 45
Липкие подушечки 401
Липопротеиды 45
Листовая поверхность 199, 285, 418, 419, 421
— подушечка 74, 224, 362, 366, 368, 369, 395
Листовой зачаток 95, 274
Листопадные деревья 318, 452
Листья **95—97**
— движения 210, 366, 367, 369, 392
— как доноры ассимиляторов 242, 243
— ксерофитов 199
— опадение 311—314
— опушение 199, 453
— поглощение минеральных элементов 221
— развертывание 297
— C_4-растений 131
— старение 298, 316
— структура 96, 107, 131
— температура 186
Ловушки насекомоядных растений 398—400
Луковица 423, **429**
Лунный свет 380
Люцерна 214, **440**

Магний 45, 208, 210, 236, 237
Макроэлементы 206
Малонил-СоА 163
Мальтаза 148
Мальтоза 148
Масла 162
Матрица 40
Маш 354
Мегаспоры 97
Медь 208, 211
Междоузлие 86, 244, 293, 319
Межклеточные пространства 96, 183, 200
Мезофилл 96, 108, 112, 169, 181, 200, 253
Мезофиты 191
Мейоз 34, 35,
Мембраны 25—32, 58, 65, 92, 171, 205
— избирательная проницаемость 25, 209, 230, 235, 310, 317
— ионный транспорт 221—230, 234, 235, 238
— изменения, контролируемые фитохромом 352, 353, 369
— — периодические 362, 364—365, 369
— искусственные 28, 354
— липиды 162
— митохондрий 152, 154—157
— структура 28—32, 353, 354
— насосы 226, 280
— текучесть 230
— тилакоидов 31, 122, 123
— фисфолипиды 382
— хлоропластов 31, 51
— цитоплазматические 31
— электрические свойства 392
— ядерные 26, 33, 36, 65
«Мембранная сеть» 65
Меристема 82, 86, 87, 93
Меристематические культуры 477
Метаболизм 142—167, 290
САМ-метаболизм 136, 137
Метаболические яды 227
Металлфлавопротеиды 45
Металлы как коферменты 45
3-метилеиоксиндол 272
5-метилтриптофан 511
Метилхавикол 459
Метионин 41, 42, 209, 308
Микробиологический распад 148
Микроорганизмы 521, 522
Микроспоры 97, 438
Микротрубочки 73, 75
Микрофибриллы 67, 147, 148
Микрофиламенты 75
Микроэлементы 206, 208
Мильдью 475
Минеральные вещества 196, 206—212
— элементы второстепенные 212
— — недостаточность 151, 206, 207, 227, 236
— — основные 206
— — подвижность 235
Митоз 33, 35
— влияние цитокининов 299
Митохондрии 22, 24, 25—27, 49, 50, 54, 76, 255
— перенос электронов 142
— фитохром 349
— цикл Кребса 151—154, 164
Молекулярно-кинетическая теория 170
Молочная кислота 157
Монокультура 408, 462
Монотерпены 465
Морфогенез 342
— влияние температуры 383—386, 423
Мужские признаки 379
Мутагены 464, 490

Насекомоядные растения 391, 395, 397
Насекомые-вредители 451, 462
— как пища для растений 391, 397, 399, 400
— отпугивание 457, 458, 465
Насекомые-опылители 456
Натрий 29, 201, 212, 225, 227, 230, 417
Нафтилуксусная кислота (НУК) 275, 431, 440, 499, 518
Нейтральные растения 333, 366, 373
Некроз 474
Нектарники 457
Нернста уравнение 225
Никотинамидадениндинуклеотид (NAD) 49, 151, 153—157
Никотинамидадениндинуклеотидфосфат (NADP) 121—123, 126, 143, 157, 218
Никтинастии 359, 366—368, 380, 391, 392
Нити веретена 33
Нитратредуктаза 211, 218
Нитраты 208, 214, 218, 521
Нитрогеназа 211, 217, 218
Нуклеаза 65, 317
Нуклеиновые кислоты 209, 477
Нуклеотидсахара 144
Нуклеотиды 36, 37

Обкладка сосудистого пучка 131, 132
Обоеполые цветки 316
Обрезка 426

Однодольные 83, 86
Однодомные 316, 379
Одноклеточные водоросли 31
Однолетники 316, 383, 452
Однополые цветки 316
Озоновый щит Земли 16
Окаймленные поры 67, 69, 91, 182
Окисление 142, 209
β-Окисление 487, 488
Окислительно-восстановительный потенциал 118, 119
Окись углерода 156
Омела 477
Опадение 311—314
— листьев 319
— плодов 320
— фотопериодический контроль 313
Опыление 274, 275, 456
Органеллы 22, 25, 61, 64
Органиизация тканей 90—97
Органические кислоты 131—136
— удобрения 213
Орошение 414, 416, 501
Осмотические силы 170—178, 200, 252, 455
Осмотический потенциал 171
Отделительная зона 148, 313, 314
Отпугивание вредителей 451, 468, 498

Палисадная паренхима 96, 200
Пальмитиновая кислота 163
Папоротники 98—100, 215, 355
Паразитические высшие растения 477
Парасексуальное слияние 436—438
Паренхимные клетки 59, 91, 131, 312
Парниковый эффект 111, 520
Патогены 65, 305, 472, 475
Пектиназа 436
Пектиновые вещества 69, 209
Пектозаны 157
Пентозофосфатный путь 157. *См. также* Гексозомонофосфатный шунт
Переаминирование 157, 219
Перекиси 121, 519
Перекись водорода 129
Переносчика гипотеза 229
Переносчики электронов 118—123
Перидерма 92, 318
Перидинин 116
Периодичность, навязывание 365
Перицикл 91, 235, 273
Пермеаза 222, 225, 238
Пероксиацетилнитрат 519
Пероксидаза 211, 349
Пероксисомы 65, 128
Пестики 379
Пестициды 245, 498, 500
Печеночник 371
Пигменты 44, 56. См. также под индивидуальными названиями
— водорослей, спектр поглощения 116
— желтые 266, 331
— поглощающие синий свет 191, 365
Пизатин 473
Пиноцитоз 71, 75
Пиретрин 465
Пиридоксин 45
Пиррольное кольцо 53, 210, 344
Пируват 48, 150, 154, 158
Питательной пленки метод 411—413
Питательные вещества 11, 54, 81
— смеси 207, 411
Плазмалемма 25, 26, 29, 60, 65, 70, 72, 74, 148, 170, 223, 230, 246, 280, 351
Плазмиды 506
Плазмодесмы 69, 72, 76, 232
Плазмолиз 174, 176, 178
Планктонные организмы 463
Пластиды 50. *См. также* Хлоропласты, Лейкопласты
Пластохинон 121, 123
Пластоцианин 121, 123
Плесневый гриб 382
Плодолистики 97
Плодоножка 441
Плоды, гиббереллин 287
— завязывание 441
— качество 441
— опадение 440, 445
— отложение сахаров 243
— партенокарпические 275, 287
— прореживание 440
— размер 310
— рост 274, 275
— старение 315, 317
Плюмула 331
Побег 86
— зимний 318, 385
Подвой 431
Подсолнечник 162
Подстилка 482
Подустьичные воздушные полости 183, 190
Покой 288, 319—323, 386, 430, 452
Пол, проявление, влияние температуры 379
Полевая влагоемкость 178
Полегание 440, 446
Поливезикулярное тельце 31
Полимеры 69, 145
Полиплоидия 34
Полирибосомы 40
Полисахариды 127, 143
— клеточной стенки 65, 283
Полисомы 40

Полиуридии 292
Полиэтиленгликоль 436
Половое воспроизведение 435
Половые клетки 33, 97
Половые органы, развитие 379
Поляриый транспорт 269
Поровые поля 69, 73
Посевы, режим питания 408
— ярусы 419
Послеуборочная обработка 444
Послеуборочное дозревание 386
Потенциал давления 173, 174, 176
— действия 393, 394, 399
Почва, аэрация 151
— газоваи фаза 213
— органические вещества 213, 409
— содержание солей 205, 221, 236, 502
Почки, прерывание покоя 321, 383
— боковые 86, 294, 307
— верхушечные 319
— пазушиые 86
— пробуждение 321
Почечные корзинки 371
— чешуи 319, 452
Прививки 377, 431
— доноры 378
— место соединения 431
Привой 431
Прокариоты 54
Проламеллярное тело 51, 52
Пропластиды 51
Прорастание луковиц и клубней, подавление 439, 446
— семян, влияние температуры 323, 386, 430
— — спектр действия 338
Простетическая группа 44, 211
Протеаза 65, 317, 323
Протоксилема 395
Протопласты 24, 25, 69, 72, 173, 174
— выделение из клеток и слияние 60, 436, 437, 506, 508
Протохлорофилл 52, 53
Проэпидермис 90
Пролии 41, 43
Пузырьки секреторные 26, 31, 64, 65, 71, 283
Пшеница 93
Пыльники 33, 379
Пыльные бури 503
Пыльцевые зерна 53, 97, 438
pH 58, 59, 61—63, 122, 156, 189, 224, 270, 279, 281, 411

Разведение растений 435, 498, 503
Размножение 428
— вегетатнвное 428, 435
— использование тканевых культур 431
— прививкой 430, 431
— черенками 430, 431
Рамногалактуронан 70
Растение-хозяин 473
Растения в космнческнх кораблях 523
— как непищевые источники энергии 525
C_3-растения 129, 454
C_4-растения 129, 454
Реакцин синтеза 13
Регуляция по принцнпу обратной связн 217
Резонансный перенос 115
Редифференциация 89
Репродуктивные органы 97—100
Рибоза 296
Рибозиды 296
Рибонуклеаза 293
Рнбонукленновые кислоты 36—40, 54, 76, 210
Рибосомы 22, 24, 36, 40, 54, 76, 293, 299, 300
Риботиды 296
Рибофлавин 45, 49, 266, 382
— спектр поглощения 267
Рнбулозобисфосфат (RuBP) 125, 126, 133
Рнбулозобисфосфат-карбоксилаза 53, 125, 132, 133, 422
Рибулозобисфосфат-оксигеназа 128, 422
Ризоиды 99
Ризосфера 215
РНК матричная 36, 40, 43, 283, 292, 293, 299, 317, 323, 324
— рибосомная 40
— синтез 144, 292, 317, 327
— транспортная 40, 293, 299
РНК-полимераза 40
Рододеидрон 381
Рост, влиянне света 331—381, 424—426
— — химикатов 439—446, 483—490
— гормональный контроль 258—300
— ингибиторы 271, 445—447
— кинетика 84, 85
— кривая 84, 85
— под пологом листвы 348
Ростковая трубка грнба 470, 474
Ротенон 465
Рубидий 230, 232

Садоводство 408—446
Салат 335, 477

Сапонины 471, 472
Сахара, обмен 105, 143, 159, 162
— транспорт в растении 212, 241—255
Сахарный тростник 129, 422, 442, 526
Сахароза, котраиспорт с H^+ 225, 253
— обмен 127, 143, 148
— образование 144
— осмотический эффект 145, 176
— траиспорт в растении 135, 137, 241—243, 253
Сверхчувствительность 474
Свет зеленый 114
— и апикальный изгиб 307
— искусственный 380, 424
— красный 114, 119, 336, 346, 349
— красный и дальний красный, соотношение 365, 366
— синий 114, 346, 355, 365
Световое насыщение 113, 417—421
Светолюбивые растения 113
Свободное пространство 231
Секреция 293
Сельскохозяйственная практика 408—446, 462, 465
Семена злаков 273, 288
— покоящиеся 86, 169, 323
— пустынных растений 386
— стратификация 383, 430
Семя 81, 83, 429
— образование 441
— прорастание 81, 199, 288, 323—325, 335, 347, 383, 386—388, 430
Семядоли 81, 83, 371, 374
Семязачаток 33
Сердцевина 90, 92
Серная кислота 482, 483, 518
Симазин 487
Симбиоз 215
Симпласт 69, 92, 181, 231, 234
Симпорт 225. *См. также* Котранспорт
Симптомы недостаточности 206
Синаповый спирт 69
Синапс 34
Ситовидные пластинки 246
— поры 246
Ситовидные трубки 88, 91, 233, 242, 246, 249, 254
— — транспорт ассимилятов 135, 252, 253
Скарификация 430
Скелет растений 209
Сладкий вкус 460
Слияние клеток 436
Созревание 309, 444, 445
Солеустойчивость 201, 417
Соли минеральные в ксилеме 241
Соматическая гибридизация 436, 437, 506
Сообщества 408, 421
Сорняки 479, 482, 483
— биологические методы борьбы 491
— прорастание семян 347
Сосуды 91, 180, 241
Соцветие 373
Спермий 33, 97
Спорангий 98
Спорофит 33
Споры 33, 98, 470
Срединная пластинка 66, 209
Старение 85, 236, 308, 314, 315, 317, 331
— влияние ауксина 313
— — гиббереллина 441
— — цитокинина 298—300, 443
— — этилена 304, 307, 308, 313, 314
Стеариновая кислота 159, 163
Стебли 92—95
— культура ткани 432
— стелющиеся 429
— удлинение 284, 285, 348
Стела 91
Стерины 472
Стероиды 158, 290, 511
Столоны 245, 423, 429
Стратификация 383, 430
Стрелкование 285
Стригол 478
Строительные блоки 142, 149, 157, 158
Строма 50, 51, 55, 123
Суберин 70, 93
Суккуленты 136, 137
— устьица 136, 199
Супероксиддисмутаза 211

2,4,5-Т 489, 490
Табак 294—296, 332, 438, 378
Таннины 59, 395, 460
Температура, градуальные реакции 381, 382
— оптимальная 382, 383
Температурный коэффициент (Q_{10}) 381, 382
Теневыносливые растения 113
Теплицы 411, 421, 424, 453
Тепловая обработка растений 477
Тератогены 464, 489
Терпены 158, 458, 468, 480
Тетрапиррол 344
Тетраплоиды 437
2,3,7,8-тетрахлордибензодиоксин (ТХДД) 489, 490
Тиамин 45, 209
Тигмоморфогенез 404
Тигмонастия 392, 395, 402, 404
Тилакоиды 50, 51, 122, 123, 154

Тиллы 91, 313
Тимин 37, 38
Тирозин 41, 42, 212
Тирозиназа 212
Токсины природные 465—468
Томаты 190, 478, 506
Тонопласт 25, 26, 58, 170, 246, 308
Торус 69
Транскрипция 37, 352
Трансляция 37, 324, 352
Трансмембранный потенциал 223
Транспирация 169, 173, 184, 191, 192, 195, 198, 235, 413
— влияние температуры 186, 199
Трахеиды 69, 91, 180
Треонин 41, 42
Триаконтанол 440
Триозофосфаты 151
Триплет 43
Триптофан 43, 212, 261, 511
Тритерпены 471
Тропизмы 264, 391
Тубулин 75
Тургор 72, 108, 173, 191, 196, 277, 395, 413
Тычинки 97, 379
Тычиночные волоски 73

Уборка механическая 445
Углеводы 11, 19, 106, 124
Угольная кислота 110
Удобрения 498
Уксусная кислота 62
Урацил 40, 43
Уридин 292
Уридиндифосфат (UDP) 144
Уридиндифосфоглюкоза (UDPG) 144
Уридинтрифосфат (UTP) 144
Устойчивость к болезням 469—474, 509
Устьица, газообмен 96, 112, 119, 121, 190
— движения 108, 109, 188, 190, 326
— — влияние внешних факторов 189
— распределение 184
— отверстость 187

Фазеолин 474
Фактор инициации 300
— сопряжения 123, 156, 157
— цветения 375, 378
Фасоль 83, 326, 473
Фенилаланин 41, 42, 158, 473
Фенилаланин — аммиак-лиаза 473
Фенокопии 287
Фенольные соединения 59, 157, 395
Ферменты 37, 43—48, 293
— активный центр 47, 48
— влияние pH 59
— гидролитические 397, 438
— и фитохром 353
— скорость реакции 45, 48
Фермент-субстратный комплекс 46
Феромоны 468
Ферредоксин 120, 121, 123, 211, 217
Физиологические приспособления 454
Фикобилины 56, 115, 117
Фикобилисомы 55, 116
Фикоцианин 116, 117, 335, 343
Фикоэритрин 115—116, 117
Филлотаксис 95
Фильтрование 24
Фитоалексины 472
Фитол 52
Фитотоксины 480
Фитохром 323, 331—356, 370, 372, 373
— и биологические часы 366—370
— — образование хлоропластов 343
— — прорастание семян 336, 337, 347, 387
— история открытия 332—338
— локализация 349—351
— механизм действия 351—355
— молекулярная масса 343
— определение 338—343
— промежуточная форма 345, 346
— разрушение 345
— реверсия 345, 347
— спектр поглощения 339
— структура и свойства 343, 344, 355
— экологическая роль 346—348
Фитоэкдизон 468
Флавинадениннуклеотид (FAD) 45, 123, 153, 154
Флавоноиды 157, 465, 473
Флавопротеиды 121, 191, 332, 355
Флориген 376, 378, 383
Флоэма 87, 93, 242, 246
— загрузка 225, 252
— передача электрического сигнала 393, 395
— разгрузка 225
— теория перетекания растворов 252
— транспорт веществ 225, 235, 241—248
— — флоригена 376
Флоэмный сок 248, 249
Формальдегид 21
Фосфатные связи ATP 49, 55
Фосфаты в минеральном питании 208
Фосфогликолат 128
3-фосфоглицериновая кислота 125, 126, 133
Фосфоглицериновый альдегид 127
Фосфоглюконовая кислота 157
Фосфоенолпируват 133, 135, 137, 164

Фосфоенолпируваткарбоксилаза 132, 134
Фосфолипиды 27, 32, 162, 164, 210, 382
Фосфои 445
Фосфор 209, 409, 411
Фосфорилирование окислительное 143, 155, 205
Фотодыхание 66, 127, 136, 421
Фотолиз воды 106
Фотоморфогенез 331, 342, 343, 346, 355, 356, 373, 426
Фотои 14, 114, 117
Фотопериодизм 333, 359—380
— спектр действия 334, 336
Фотосинтез 11, 14, 19, 106—139, 154, 186, 253, 454
— биохимия 113—127
— влиянне света 106, 107, 113, 124, 417—421
— спектр действия 114
— эффективность 56, 136, 417, 420
C_4-фотосинтез 130
Фотосистемы I и II 119, 120, 143
Фототропизм 264, 270
— спектр действия 266, 267
Фотофосфорилирование 119, 121, 143, 211, 227
Фруктоза 144
Фруктозо-6-фосфат (F-6-P) 143
Фукоксантин 116
Фунгициды 245, 475

Хвойиые 435, 467
Хемиосмотическая теория Митчелла 122, 156
Химический потенциал 171, 222
Химнотерапия 477
Хиионы 482
Хлопчатник 71, 162, 324
Хлоренхима 96
м-Хлоркарбонилцианидфенилгидразон 227
Хлороз 211, 519
Хлоропласты 22, 24—27, 50—56, 76, 122, 437
— движения 75, 351
— ДНК 36, 53, 54
— изолированные 55
— мембраны 31, 51, 118, 122
— C_4-растений 135
— синтез АТФ 61, 122, 123
— строма 51, 55
— структура 51, 53, 54
— фотосинтез 105
Хлорорганическне соединения 462, 463
Хлорофилл 51, 55
— и фотосннтез 118—127, 136, 137
— светособирающий комплекс 115
— синтез 52, 53
— спектр поглощения 57, 115, 116
— *a* 53, 116, 349
— *b* 57
Хлорофиллид 53
Хлорфеноксиалкилкарбоновые кислоты 487
Хлорфеноксимасляная кислота (2,4-ДМ) 487
Хлорфеноксиуксусные кислоты (2,4-Д и 2М-4Х) 483
Хлорхолинхлорид (ССС) 445, 446, 499
2-хлорэтилфосфоновая кислота 444
Холин 162—164
Холодостойкость 421, 454, 455
Хранение в замороженном состоянии 438
— послеуборочное 438, 445, 499
Хроматиды 33, 34
Хроматин 26, 32, 33, 352
Хроматическая адаптация 117
Хромопласты 57, 58
Хромосомы 33—36, 75, 89
Хромофор 343, 344, 355

Цветение 331—334, 370—379
— длиннодневных растений 285, 333
— индукция 370—378, 440, 441, 445
— количественные различия 374
— короткодневных растеиий 333—335, 422
— морфологические изменения 373
— обратимое регулирование 339
— ритмы 370—372
— факторы, его вызывающие 375, 378
— фотопериодический контроль 333—335, 370, 371, 422
Цветок(ки) 33, 44, 95
— женский 316, 380, 442, 445
— мужской 316, 380, 442
— обоеполые 316
— однополые 316
— увядание 307—308
— удлинеиие цветоножки 285
Целлюлаза 148, 278, 314, 436
Целлюлоза клеточной стенки 66, 67, 281
— микрофибриллы (волокна) 69, 119, 145, 148
— разрушенне 148, 314
— синтез 145
— структура 145—147
Цепь переноса электронов 142, 153—155
Цианиды 156
Цианогенные гликозиды 458, 459

Цикл Кребса 151—154
— лимонной кислоты *см.* Цикл Кребса
— трикарбоновых кислот *см.* Цикл Кребса
Циклогексимид 281, 292
Циклоз 73, 75
Цикоцель 499
Циисол 480
Циркадные ритмы 360, 361, 365
Цистеин 41, 42, 209
Цистерны аппарата Гольджи 64
Цистин 209
Цитозин 37, 38, 43
Цитокинезы 34, 295
Цитокинины 158, 258, 294—360
— апикальное доминирование 297
— взаимодействие с ауксинами 296—298
— — — этиленом 297
— влияние света 353, 354
— и клеточное деление 273, 294, 299, 300, 325
— — культура ткани 296, 297, 432, 437
— — покой растений 322, 385, 386
— — развертывание листьев 297
— — синтез белка 299, 300
— — старение 298—300, 316, 443
— корней 297
— механизм действия 299
— открытие 294
— применение 443
— связывание с рибосомами 300
— синтез 297
Цитоплазма 25, 27, 29, 44, 58, 59, 170, 218
— вязкость 230, 355
— движение 73, 276
— симпласт 232
Цитохалазин 75
Цитохромы 121, 123, 154, 211
Цитрусовые 427, 445

Чапараль 482
Чашелистики 97
Черенки, укоренение 274, 430, 440

Шалфей 480
Шпинат 129, 333

Щавелевоуксусная кислота 131, 132, 164, 219

Эвтрофикация 409, 521
Экваториальная пластинка 34
Экдизои 468
Электрический потенциал 222, 354
— сигнал 393, 404
Электрогенный процесс 223
Эмбдена — Меергофа — Парнаса путь 150
Эндергонические реакции 119, 149
Эндодерма 91, 180, 193, 235
Эндонуклеаза рестрикционная 506, 507
Эндоплазматический ретикулум 26, 36, 39, 65, 70, 71, 76, 349
— — и геотропизм 267, 268
— — — тонопласт 58
— — просвет 36
Эндосперм 81, 83, 288, 290
Энергия химических связей 142, 143, 153—158
Эпидермис 90, 96, 108, 178, 470
Эпинастия 305
Этаиол 157, 362
Этаноламин 162—164
Этефои 444, 445
Этилен 221, 258, 304—314
— апикальное доминирование 297, 307
— биотесты 306
— взаимодействие с ауксином 297, 307, 440
— влияние на мембрану 308, 310, 404
— — света 353, 354
— и апикальный изгиб 307, 335
— — закручивание усиков 402, 404
— — образование корней 306
— — опадение листьев 313
— — проявление женских признаков 380
— — созревание плодов 304, 309—311, 444, 499
— — увядание плодов 307
— — цветение 307
— — эпинастия 305
— образование 310
— применение 443
Этиолированные растения 307, 335, 336, 348, 372
Этиопласты 51, 343, 349
Этрел 444
Эукариоты 54
Эфирные масла 459

Ювабион 467
Ювенильность 373, 427, 517
Ювеинльный гормон 467
Юглон 482

Ядовитые растения 459
Ядро 22, 25, 26, 32, 76, 87, 90, 210, 268
Ядрышко 33, 34, 437
Яйцеклетка 33, 53
Янтарная кислота 164
Яровизация 383, 385

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Abies balsamea 467
Acer 320
— *saccharum* 197
Adenostoma fasciculatum 482
Aeschynomene 491
Aesculus hippocastanum 318, 384
Ageratum 467, 468
Agrobacterium tumefaciens 506, 507
Albizzia julibrissin 359, 368, 380
Amaranthus retroflexus 386
Ambrosia trifida 326
Anabaena 214
— *cylindrica* 218
Arctostaphylos glandulosa 482
Artemisia californica 481
Asclepias syriaca 460
Ascomycetes 284
Avena fatua 484, 486
Azolla 215
Azotobacter 214

Betula 320
Botrytis cinerea 473
— *fabae* 473
Bryonia dioica 405
Bryophyllum 375

Cactus 136
Caltha palustris 456
Cassia 380
Cercospora rodmanii 492
Chenopodium album 342
— *rubrum* 370, 372
Chlorella 124, 125
Chrysanthemum morifolium 286
Clostridium 214
Colletotrichum gleosporioides 491
— *lindemuthianum* 473
Commelia communis 108
Corylus avellana 288
Crassulacea 136, 137
Cucumis angyria 379
Cucurbita maxima 247
Cuscuta gronovii 478

Danaus plexippus 460
Delphinium 386
Dendroctonus pseudotsugae 468
Digitaria 215
Dinoflagellata 31
Diodea megacarpa 459
Dionaea 393, 398—400
Distichlis spicata 185, 201
Drosera rotundifolia 397, 398
Dryopteris filix-mas 356

Echinochloa turnerana 513, 514
Elodea 355
Encelia farinosa 200
Equisetum 208
Erisyphe graminis 470
Eucalyptus 427
Euchaetias egle 460
Euglena 54

Fouquiera splendens 452
Fraxinus americana 323

Gibberella fujikuroi 283, 284
Gonyaulax polyedra 31, 363
Gramineae 438

Hedera helix 427, 428
Helianthus decapetalus 327
Heracleum 248
Hordeum 334
— *vulgare* 470
Humulus 379
Hyoscyamus 334

Ipomoea tricolor 308

Kalanchoë 136

Leguminosae 438, 473
Lemna 355

Limonium vulgare 233
Lolium temulentum 374
Lunularia 371

Marah fabaceus 403
Medicago sativa 440
Mimosa 359
— *pudica* 353, 391—394, 396
Mougeotia 351

Neurospora 382
Nitella 178, 222
Nostoc 215, 218

Onoclea 99
Orobanche 478

Papilio ajax 459
Parthenium argentatum 512
Parthenocissus tricuspidata 401, 403
Passiflora coerulea 401
Perilla 379
Pharbitis nil 371
Phaseolus 359
— *vulgare* 473
Phoradendron flavescens 477
Picea sitchensis 68
Pinaceae 518
Polypodiaceae 100
Polypodium 468
Pseudotsuga taxifolia 468
Psophocarpus tetragonolobus 515, 516
Pteridium 100
Pyrethrum 465
Pyrrhocoris apterus 467

Quercus suber 94

Rhizobium 214—216
Ricinus communis 182
Robinia pseudoacacia 242
Rudbeckia serotina 456

Salix 321
Salvia 480
— *leucophylla* 480, 481
Samanea 367, 369, 380
— *saman* 50, 51, 224, 360
Samolus parviflorus 286, 378
Sarracenia flava 398
Sedum 136
— *spectabile* 377
Senecio vulgaris 483
Simmondsia chinensis 513
Sinapis arvensis 483
Sinningia speciosa 342
Solanaceae 438
Spirillum 215, 217
Spirulina 523
Striga 478
Synechococcus lividus 55

Tilia americana 248
Tradescantia 73
Tulipa 60

Ulex europaeus 478

Vallisneria 232
Verbascum blattaria 347
Vicia faba 473

Xanthium 298, 373, 375, 379

Zea mays 189, 415

Оглавление

Предисловие редактора перевода 5
Предисловие авторов 8

Глава 1. Место зеленого растения в экономике природы 11

Солнце как термоядерная установка 12
Лучистая энергия 14
Население Земли и пищевые ресурсы 16
Краткое содержание главы 19
Вопросы 20

Глава 2. Клетка зеленого растения 21

Подходы к исследованию клетки 21
Размеры и форма клеток 24
Мембраны 25
Ядро, рибосомы и синтез белка 32
Митохондрии 48
Хлоропласты и другие пластиды 50
Вакуоль 58
Диктиосомы (аппарат Гольджи) 64
Лизосомы, пероксисомы, глиоксисомы 65
Клеточная стенка 66
Плазмодесмы 72
Движения цитоплазмы 73
Общие черты строения растительной клетки 76
Краткое содержание главы 77
Вопросы 79

Глава 3. Рост и формообразование у растений. Общий обзор . . . 81

Кинетика роста 84
Организация тканей 90
Дифференциация репродуктивных органов 97
Краткое содержание главы 101
Вопросы 103

Глава 4. Фотосинтез. Запасание энергии 105

Фотосинтез. Общее представление 105
Материальная база фотосинтеза 107
Биохимия фотосинтеза 113
Фотодыхание 127
C_4-фотосинтез 130
Краткое содержание главы 137
Вопросы 140

Глава 5. Дыхание и метаболизм. Снабжение энергией и строительными блоками 142

Запасание и использование энергии 142
Синтез сахарозы и полисахаридов 142
Дыхание 149
Синтез и распад липидов 161
Краткое содержание главы 165
Вопросы 167

Глава 6. Водный режим растений 169

Поступление воды в вакуоль под действием осмотических сил 170
Поглощение воды из почвы 178
Движение воды в растении 180
Транспирация 184
Подъем воды в стволах высоких деревьев 192
Измерение водного потенциала побегов растений 194
Корневое давление и гуттация 195
Водный дефицит и сезонные изменения в передвижении воды по растению 197
Адаптация к дефициту воды 198
Краткое содержание главы 201
Вопросы 203

Глава 7. Минеральное питание 205

Основные элементы 206
Функции различных элементов в растении 209
Органическое вещество почвы и рост растений 213
Фиксация азота 214
Поглощение минеральных веществ из почвы и транспорт ионов через клеточные мембраны 221
Апопласт и симпласт 231
Транспорт минеральных веществ в растении 234
Краткое содержание главы 236
Вопросы 239

Глава 8. Передвижение и перераспределение питательных веществ . 241

Направление движения питательных веществ по флоэме . . . 242
Структура флоэмы 246
Характеристики флоэмного транспорта 248
Механизм флоэмного транспорта 250
Краткое содержание главы 255
Вопросы 256

Глава 9. Гормональный контроль скорости и направления роста . . 258

Как все это начиналось 259
Ауксин 259
Гиббереллины 283
Цитокинины 294
Краткое содержание главы 300
Вопросы 302

Глава 10. Гормональная регуляция покоя, старения и стресса . . . 304

Этилен — гормон старения 304
Старение растений, созревание плодов и опадение листьев . . 307

Абсцизовая кислота — гормон стресса 318
Краткое содержание главы 327
Вопросы 329

Глава 11. Регулирование роста светом 331

Открытие фитохрома 343
Свойства фитохрома 345
Влияние длительного облучения источниками света с широким спектром 346
Экологическая роль фитохрома 349
Локализация фитохрома в растении 349
Как действует фитохром? 351
Эффекты синего света 355
Краткое содержание главы 356
Вопросы 357

Глава 12. Роль фотопериода и температуры в регулировании роста 359

Циркадные ритмы 359
Индукция цветения 370
Развитие половых органов 379
Влияние лунного и искусственного света на фотопериодическую реакцию 380
Влияние температуры 381
Краткое содержание главы 387
Вопросы 389

Глава 13. Быстрые движения растений 391

Быстрые движения листьев у чувствительного растения *Mimosa pudica* 392
Насекомоядные растения 395
Закручивание усиков 401
Тигмонастия: ее всеобщее значение 404
Краткое содержание главы 405
Вопросы 407

Глава 14. Некоторые физиологические основы сельскохозяйственной и садоводческой практики 408

Питательные вещества 408
Потеря воды растениями 413
Солнечный свет и фотосинтез 417
Двуокись углерода в растительных сообществах 421
Роль света и температуры в регулировании роста и развития . 422
Значение физиологии для садоводства 426
Регулирование роста растений с помощью химикатов 439
Краткое содержание главы 447
Вопросы 449

Глава 15. Защита растений 451

Неблагоприятные температурные условия и недостаток воды . . 452
Структурные приспособления 453
Насекомые и растения 456
Грибы, болезни растений и устойчивость к болезням 469

Конкурирующие взаимодействия с другими членами растительного сообщества 479
Краткое содержание главы 492
Вопросы 495

Глава 16. Растения и человек 497

Взгляд в прошлое и взгляд в будущее 497
«Зеленая революция» 501
Создание новых растений 503
Введение в культуру новых видов дикорастущих растений . . 511
Леса будущего 517
Растения и загрязнение среды 518
Растения в закрытых системах и в космических кораблях . . 523
Растения как непищевые возобновляемые источники энергии . . 525
Эпилог. Ботанические исследования и будущее 526
Краткое содержание главы 526
Вопросы 528
Предметный указатель 530
Указатель латинских названий 544