

С. С. Медведев

ФИЗИОЛОГИЯ растений

Санкт-Петербург

«БХВ-Петербург»

2012

УДК 581.1
ББК 28.57
М42

Медведев С. С.

М42 Физиология растений: учебник. — СПб.: БХВ-Петербург, 2012. — 512 с.: ил. —
(Учебная литература для вузов)

ISBN 978-5-9775-0716-5

В учебнике отражены современные представления по основным направлениям физиологии растений — фотосинтезу, дыханию, водному обмену, минеральному питанию, мембранному и дальнему транспорту веществ, фитогормонам, росту и развитию, размножению растений, устойчивости и адаптации к неблагоприятным факторам среды и патогенам, вторичному метаболизму растений, системам регуляции физиологических процессов. В основу учебника положен общий курс лекций "Физиология и биохимия растений", читаемый автором для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета. На сайте издательства находится электронный архив с иллюстрациями к книге.

*Для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов,
педагогических и сельскохозяйственных вузов, а также для специалистов,
работающих в области физиологии растений*

УДК 581.1
ББК 28.57

Рецензенты:

А. М. Носов, д-р биол. наук, проф. кафедры физиологии растений МГУ им. М. В. Ломоносова, завотделом биологии клетки и биотехнологии Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН;
Кафедра физиологии и биохимии растений Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (завкафедрой — декан биологического факультета, д-р биол. наук, проф. *А. П. Веселов*).

*Ученым советом Санкт-Петербургского государственного университета
присвоен гриф «Учебник для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов».*

Группа подготовки издания:

Главный редактор	<i>Екатерина Кондукова</i>
Зам. главного редактора	<i>Евгений Рыбаков</i>
Зав. редакцией	<i>Елена Васильева</i>
Редактор	<i>Анна Кузьмина</i>
Компьютерная верстка	<i>Наталья Караваевой</i>
Корректор	<i>Наталья Перишаква</i>
Дизайн серии	<i>Инны Тачиной</i>
Оформление обложки	<i>Марины Дамбиевой</i>
Фото	<i>Кирилла Сергеева</i>

Подписано в печать 14.05.12.

Формат 70×100^{1/16}. Печать офсетная. Усл. печ. л. 41,28.

Тираж 1500 экз. Заказ №

"БХВ-Петербург", 190005, Санкт-Петербург, Измайловский пр., 29.

Первая Академическая типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12/28

ISBN 978-5-9775-0716-5

© Медведев С. С., 2012
© Оформление, издательство "БХВ-Петербург", 2012

Оглавление

Список сокращений.....	1
Введение.....	3
Глава 1. Особенности строения растительной клетки.....	7
1.1. Ядро.....	9
1.2. Рибосомы.....	10
1.3. Пластиды.....	11
1.4. Митохондрии.....	13
1.5. Эндоплазматический ретикулум.....	16
1.6. Аппарат Гольджи.....	17
1.7. Вакуоль.....	18
1.8. Пероксисомы и глиоксисомы.....	19
1.9. Цитоскелет.....	19
1.9.1. Микротрубочки.....	20
1.9.2. Микрофиламенты.....	21
1.10. Клеточная стенка.....	22
1.10.1. Структура и функции клеточной стенки растений.....	23
1.10.2. Строение и синтез микрофибрилл целлюлозы.....	26
1.10.3. Строение и функции гемицеллюлоз.....	30
1.10.4. Строение и функции пектинов.....	31
Глава 2. Фотосинтез.....	33
2.1. Фотосинтетический аппарат растения.....	34
2.2. Пигменты хлоропластов.....	36
2.2.1. Хлорофиллы.....	36
2.2.2. Каротиноиды.....	45
2.2.3. Фикобилипротеины.....	48
2.3. Общее уравнение фотосинтеза.....	50
2.3.1. Источник выделения кислорода при фотосинтезе.....	51
2.3.2. Темновые и световые реакции фотосинтеза.....	52

2.4. Световые реакции фотосинтеза	53
2.4.1. Асимметрия распределения белковых комплексов в тилакоидных мембранах	55
2.4.2. Строение фотосистем I, II и комплекса цитохромов b_6/f	56
2.4.3. Антенные (светособирающие) комплексы	61
2.4.4. Разделение зарядов в фотосистемах	63
2.4.5. Фотоокисление воды	65
2.4.6. Z-схема фотосинтеза и транспорт электронов в фотосистемах I и II	66
2.4.7. Механизм транспорта электронов и протонов в комплексе цитохромов b_6/f	68
2.4.8. Циклический транспорт электронов и реакция Мелера	70
2.5. Фотофосфорилирование	71
2.5.1. Хемиосмотический механизм синтеза АТФ	72
2.5.2. Строение и функционирование АТФ-синтазного комплекса	73
2.6. Пути связывания углекислоты (темновые реакции фотосинтеза)	74
2.6.1. C_3 -путь фотосинтеза (Цикл Кальвина)	74
2.6.2. C_4 -путь фотосинтеза	78
2.6.3. Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)	82
2.6.4. Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты	84
2.7. Синтез крахмала и сахарозы	87
2.8. Транспорт ассимилятов	88
2.8.1. Строение флоэмы	89
2.8.2. Механизм флоэмного транспорта	90
2.9. Зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды	92
2.9.1. Свет	92
2.9.2. Углекислота	95
2.9.3. Температура	98

Глава 3. Клеточное дыхание растений **101**

3.1. История представлений о дыхании растений	102
3.2. Типы окислительно- восстановительных реакций	105
3.3. Гликолиз	108
3.3.1. Обращение гликолиза и глюконеогенез	111
3.4. Брожение	111
3.5. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса)	113
3.6. Превращение жиров в углеводы. Глиоксилатный цикл	118
3.7. Пентозофосфатный путь окисления глюкозы	120
3.8. Синтез АТФ в процессе окислительного фосфорилирования	123
3.8.1. Строение электрон-транспортной цепи митохондрий	123
3.8.2. Транспорт электронов во внутренней мембране митохондрий	127
3.8.3. Окислительное фосфорилирование	131
3.8.4. Механизм работы АТФ-синтазного комплекса митохондрий	134
3.9. Особенности клеточного дыхания растений	137

3.10. Цианид-устойчивое дыхание растений.....	137
3.11. Немитохондриальные электрон-транспортные цепи растительной клетки...	139
3.12. Зависимость дыхания от содержания кислорода и АДФ.....	140
3.13. Активные формы кислорода.....	142
Глава 4. Водный режим растений.....	145
4.1. Функции воды в растении.....	146
4.2. Структура и свойства воды.....	146
4.3. Водные растворы.....	149
4.4. Водный обмен растительных клеток.....	150
4.4.1. Формы воды в растительных клетках.....	150
4.4.2. Водный потенциал.....	152
4.4.3. Осмос.....	153
4.4.4. Транспорт воды в растительной клетке.....	154
4.4.5. Аквапорины.....	155
4.5. Водный баланс растения.....	156
4.5.1. Поглощение воды корнями.....	158
4.5.2. Транспирация.....	162
4.5.3. Передвижение воды по сосудистой системе растения.....	167
4.6. Водный обмен у растений различных экологических групп.....	172
Глава 5. Мембранный транспорт в растениях.....	175
5.1. Электрохимический потенциал.....	175
5.2. Виды мембранного транспорта.....	177
5.3. Первично-активный транспорт ионов. Ионные насосы.....	179
5.3.1. Транспортные АТФазы Р-типа.....	179
5.3.2. Протонные АТФазы V-типа.....	185
5.3.3. Транспортные пирофосфатазы — H^+ -РРазы.....	187
5.3.4. АВС-переносчики.....	188
5.4. Вторично-активный транспорт.....	190
5.4.1. Переносчики катионов.....	191
5.4.2. Анионные переносчики.....	194
5.4.3. Переносчики аминокислот и углеводов.....	196
5.5. Ионные каналы растений.....	196
5.5.1. Строение и функционирование ионных каналов.....	197
5.5.2. K^+ -каналы растительных клеток.....	199
5.5.3. Ca^{2+} -каналы растений.....	202
5.5.4. Неселективные катионные каналы.....	204
5.5.5. Анионные каналы.....	205
5.5.6. Механочувствительные ионные каналы.....	207
5.6. Ионифоры.....	208
5.7. Метод пэтч-кламп регистрации ионного транспорта.....	210
5.8. Использование мембранных везикул для изучения мембранного транспорта ионов.....	212

Глава 6. Минеральное питание растений	215
6.1. Макроэлементы	217
6.1.1. Азот	218
6.1.2. Фосфор	219
6.1.3. Калий	220
6.1.4. Кальций	221
6.1.5. Сера	224
6.1.6. Магний	225
6.1.7. Кремний	226
6.1.8. Натрий	227
6.2. Микроэлементы	227
6.2.1. Железо	227
6.2.2. Медь	229
6.2.3. Цинк	230
6.2.4. Марганец	231
6.2.5. Молибден	232
6.2.6. Бор	233
6.2.7. Кобальт и никель	233
6.2.8. Хлор	234
6.3. Ассимиляция неорганических ионов растениями	234
6.3.1. Превращение азота в почве микроорганизмами	234
6.3.2. Фиксация азота клубеньковыми бактериями	236
6.3.3. Ассимиляция нитрата	242
6.3.4. Ассимиляция аммония	244
6.3.5. Ассимиляция сульфата	245
6.4. Микориза	247
6.5. Удобрения	248
6.6. Выращивание растений без почвы	250
Глава 7. Выделение веществ растениями	253
7.1. Способы секреции веществ у растительных организмов	253
7.2. Наружные секреторные структуры	254
7.2.1. Железки, железистые волоски	254
7.2.2. Нектарники	256
7.2.3. Солевые железки и волоски	257
7.2.4. Гидатоды	258
7.3. Внутренние секреторные структуры	259
Глава 8. Гормональная система растений	263
8.1. Понятие фитогормона	264
8.2. Ауксины	265
8.2.1. Метаболизм ИУК	266
8.2.2. Полярный транспорт ИУК	267

8.2.3. Механизм действия ИУК.....	270
8.2.4. Физиологическая роль ИУК.....	274
8.3. Гиббереллины.....	275
8.3.1. Синтез гиббереллинов	277
8.3.2. Механизм проведения гиббереллинового сигнала	279
8.3.3. Физиологическая активность гиббереллинов.....	284
8.4. Цитокинины.....	287
8.4.1. Метаболизм цитокининов в растениях	288
8.4.2. Механизм действия цитокининов.....	291
8.4.3. Физиологическое действие цитокининов	293
8.5. Абсцизовая кислота	295
8.5.1. Химическая структура и синтез абсцизовой кислоты	296
8.5.2. Механизм действия АБК	298
8.5.3. Физиологическая роль АБК в растении	303
8.6. Этилен	305
8.6.1. Синтез этилена и цикл Янга	306
8.6.2. Молекулярный механизм действия этилена.....	308
8.6.3. Физиологическая роль этилена в растениях	311
8.7. Брассиностероиды	314
8.7.1. Механизм действия брассиностероидов	315
8.7.2. Физиологическая роль брассиностероидов	317
8.8. Жасмонаты.....	319
8.8.1. Механизм действия жасмоновой кислоты.....	320
8.8.2. Физиологическая роль жасмонатов.....	322
8.9. Салициловая кислота.....	323
8.9.1. Биосинтез салициловой кислоты	323
8.9.2. Механизм действия салициловой кислоты при патогенезе	324
8.9.3. Физиологическая активность салициловой кислоты в растениях.....	325
8.10. Пептидные гормоны растений.....	326
Глава 9. Физиология роста и развития растений.....	329
9.1. Основные элементы в механизме морфогенеза растения.....	330
9.1.1. Гены и транскрипционные факторы — регуляторы развития растений.....	331
9.1.2. Эпигенетический контроль развития	335
9.1.3. МикроРНК.....	337
9.1.4. Полярность.....	338
9.1.5. Корреляции в ходе роста и морфогенеза	341
9.2. Меристемы.....	343
9.3. Рост растений	346
9.3.1. Деление клеток	346
9.3.2. Рост растяжением	348
9.4. Эмбриональный этап развития растительного организма	348
9.4.1. Формирование зародыша	350
9.4.2. Регуляция эмбриогенеза растений.....	352

9.4.3. Формирование семян	354
9.4.4. Формирование плодов	355
9.4.5. Покой семян	356
9.4.6. Апомиксис.....	357
9.5. Вегетативный этап онтогенеза растения	357
9.5.1. Прорастание семени.....	357
9.5.2. Апикальная меристема побега	358
9.5.3. Развитие листа	361
9.5.4. Развитие корня.....	364
9.5.5. Дифференциация сосудов.....	366
9.6. Генеративный этап развития.....	368
9.6.1. Инициация цветения	371
9.6.2. Формирование флоральных меристем	376
9.6.3. Формирование органов цветка.....	378
9.6.4. Формирование женского гаметофита.....	380
9.6.5. Формирование мужского гаметофита	382
9.6.6. Оплодотворение	384
9.7. Сенильный этап развития.....	384
Глава 10. Фотоморфогенез	385
10.1. Рецепция и физиологическая роль красного света.....	386
10.2. Рецепция и физиологическая роль синего света.....	392
Глава 11. Клонирование растений	397
11.1. Вегетативное размножение растений	397
11.2. Микрклональное размножение растений в культуре <i>in vitro</i>	399
Глава 12. Ростовые движения	405
12.1. Процессы раздражимости и возбудимости у растений.....	405
12.2. Тропизмы	407
12.2.1. Гравитропизм.....	407
12.2.2. Фототропизм.....	409
12.2.3. Гидротропизм и хемотропизм.....	409
12.2.4. Тигмотропизм	410
12.3. Настии	411
12.4. Круговые нутации.....	412
12.5. Насекомоядные растения	413
Глава 13. Физиология стресса	415
13.1. Водный дефицит и устойчивость к засухе	417
13.2. Устойчивость растений к низким температурам	419
13.2.1. Холодостойкость	419
13.2.2. Морозоустойчивость	420

13.3. Тепловой стресс	421
13.4. Адаптация растений к засолению.....	424
13.5. Адаптация растений к недостатку кислорода	426
13.6. Окислительный стресс.....	429
Глава 14. Защита растений от патогенов и фитофагов	431
14.1. Видовой иммунитет	432
14.2. Реакция сверхчувствительности	433
14.3. Системный приобретенный иммунитет растений	438
14.4. Индуцируемая системная устойчивость растений.....	440
14.5. Устойчивость растений к фитофагам	441
Глава 15. Вторичный метаболизм растений	445
15.1. Терпены.....	447
15.1.1. Моно-, сескви- и дитерпены	448
15.1.2. Стероиды и политерпены	450
15.2. Фенольные соединения	452
15.2.1. Синтез фенольных соединений.....	453
15.2.2. Кумарины	455
15.2.3. Флавоноиды	455
15.2.4. Лигнин	457
15.2.5. Танины	458
15.2.6. Сигнальные функции ряда фенольных соединений	459
15.3. Алкалоиды	459
15.4. Минорные группы вторичных метаболитов	462
15.4.1. Цианогенные гликозиды.....	462
15.4.2. Глюкозинолаты.....	463
Заключение	465
ПРИЛОЖЕНИЯ	467
Приложение 1. Список литературных источников, использованных при подготовке иллюстраций	469
Приложение 2. Описание электронного архива. Сайт интерактивных трехмерных моделей биомолекул	481
Рекомендуемая литература.....	483

Список сокращений

АБК — абсцизовая кислота

АГ — аппарат Гольджи

АДФ — аденозиндифосфорная кислота

АМФ — аденозинмонофосфорная кислота

АФК — активные формы кислорода

АФС — аденозин-5'-фосфосульфат

АЦК — аминокicloпропан-1-карбоновая кислота

БАП — бензиламинопурип

БС — brassиностероиды

БТШ — белки теплового шока

БЭП — биоэлектрический потенциал (потенциалы)

ВТМ — вирус табачной мозаики

ГА₁₋₁₁₀ (А₁₋₁₁₀) — гиббереллины

ГДФ — гуанозиндифосфорная кислота

ГК — гибберелловая кислота (ГА₃)

ГОГАТ — глутамин-2-оксoглутаратаминотрансфераза (глутаматсинтаза)

ГС — глутаминсинтетаза

ДКС — дальний красный свет (730 нм)

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота

ЖсК — жасмоновая кислота

ИУК — индолил-3-уксусная кислота (ауксин)

КС — красный свет (660 нм)

МеЖсК — метилжасмонат

ПВК — пировиноградная кислота (пируват)

Пц — пластоцианип

- РНК — рибонуклеиновая кислота
тРНК — транспортная РНК
рРНК — рибосомальная РНК
мРНК — матричная (информационная) РНК
РУБИСКО — рибулозобисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа
РуБФ — рибулозо-1,5-бисфосфат
СВЧ — реакция сверхчувствительности
СК — салициловая кислота
ССК — светособирающий комплекс
ТФ — транскрипционный фактор
ФАЛ — фенилаланинаммонийлиаза
ФАР — фотосинтетически активная радиация
ФГА — фосфоглицериновый альдегид
ФГК — фосфоглицериновая кислота
Фд — ферредоксин
Фео — феофитин
ФЕП — фосфоенолпировиноградная кислота
Фп — флавопротеин
цАДФР — циклическая АДФ-рибоза
цит — цитохром
ЩУК — шавелевоуксусная кислота (оксалоацетат)
ЭР — эндоплазматический ретикулум
ЭТЦ — электронтранспортная цепь
СоА — коэнзим А
 Ψ_w — водный потенциал

Введение

Растение — это посредник между небом и землей. Оно как истинный Прометей, похитивший огонь с неба. Похищенный им луч горит и в мерцающей лучине, и в ослепительной искре электричества. Луч солнца приводит в движение и чудовищный маховик паровой машины, и кисть художника, и перо поэта. Однако до сих пор пока многое неясно в том, как луч света доходит до сознания поэта.

К. А. Тимирязев

Физиологией растений называют науку о функциях растительных организмов. Главная задача физиологии растений — изучение общих закономерностей и конкретных механизмов, лежащих в основе жизнедеятельности растений. К основным функциям растительного организма относятся его энергетика (процессы фотосинтеза и дыхания); водный режим и минеральное питание; мембранный и дальний транспорт веществ; процессы роста, развития и размножения; раздражимость и проведение сигналов в клетке и тканях; механизмы устойчивости и адаптации к неблагоприятным факторам. Физиология растений раскрывает закономерности протекания физиологических процессов в онтогенезе растительного организма и принципы его взаимодействия с окружающей средой.

Физиология растений изучает как минимум четыре типа превращений: превращение веществ, превращение формы, превращение энергии и превращение информации. Обмен веществом, энергией и информацией составляет основу деятельности любой саморегулирующейся системы, в том числе и растения. Под *обменом веществ* понимается превращение одних соединений в другие, их перемещение между различными клетками, тканями и органами, а также между организмом и внешней средой. *Превращение формы*, т. е. процессы формообразования (морфогенеза), происходит в течение роста, дифференцировки и развития растительного организма.

Превращение энергии включает процессы трансформации одних форм энергии в другие. Для трансформации энергии используются так называемые сопрягающие мембраны митохондрий и хлоропластов. При фотосинтезе, например, происходит превращение энергии света в электрическую энергию, которая затем трансформи-

руется в энергию химических связей органических соединений. Процесс дыхания включает последовательное превращение химической формы энергии в электрическую, механическую и, наконец, вновь в химическую.

Превращение информации имеет место в процессах рецепции и передачи сигналов и стимулов, исходящих как из внешней, так и из внутренней среды организма. Процессы рецепции и передачи информации о событиях, происходящих внутри растительного организма и вне его, обеспечиваются фитогормонами, системой рецепторов, каскадом вторичных посредников и факторами транскрипции. Каждая клетка и растение в целом обладают способностью адекватно оценивать параметры внешней и внутренней среды и быстро реагировать на их изменение. Превращение информации имеет решающее значение в процессах регуляции отдельных функций, их координации и обеспечении целостности растительного организма.

В последнее десятилетие получение нового знания о процессах, происходящих в растении, идет с постоянным ускорением и невозможно без использования методов смежных с физиологией растений наук — биохимии и молекулярной биологии, биофизики и генетики, цитологии и анатомии. В свою очередь, физиология растений является фундаментом современного растениеводства, обеспечивая теоретическую базу для всей системы мероприятий, лежащих в его основе.

Развитие физиологии растений, как и любой другой науки, зависит не только от новых идей, но и от новых методологий. Для физиологов растений в настоящее время наиболее эффективны современные методы, применяемые в молекулярной биологии, геномной и клеточной инженерии, в комбинации с классическими, используемыми в биохимии и биофизике растений. Такой подход позволяет по-новому увидеть проблемы, стоящие перед физиологией растений, и найти более конструктивные пути их решения. Это касается процессов роста и развития, механизмов внутри- и внеклеточной сигнализации, взаимоотношения между растением и микроорганизмами, поглощения и транспорта ионов, посттрансляционных превращений белков в клетке, адаптации к стрессовым воздействиям и т. д.

Большая часть знаний в физиологии растений получена с использованием методов, которые дают лишь дискретную информацию о происходящих процессах. Полученные таким образом результаты не всегда отражают реальную ситуацию и дают лишь усредненную или ситуативную картину происходящих событий. Подавляющее же число реакций, происходящих в клетках и тканях, идут в нелинейном или осциллирующем режиме. Поэтому для расшифровки механизма изучаемых процессов необходимо применять методы, с помощью которых удастся регистрировать пространственно-временные параметры происходящих событий, а не только их дискретные характеристики. Такие возможности дают ряд современных методов клеточной биологии, позволяющих контролировать динамику происходящих процессов в реальном времени и объеме без повреждения клеток.

Человек в своем обиходе постоянно пользуется миром растений. Растения дают нам кислород, необходимый для процессов дыхания и горения, основную массу пищи и лекарств, одежду и топливо, строительные материалы. Население Земли

ежегодно потребляет около 1 млрд тонн продуктов питания, что соответствует лишь около 0,5% всей энергии, запасаемой в результате фотосинтеза. Растения защищают почву от ветровой эрозии, оказывают влияние на климат, участвуют в очистке природной среды от возрастающего количества загрязнителей. Остатки растительных организмов сформировали грандиозные запасы горючего сырья, которое является основой современной энергетики и химической промышленности. Растениями создаются десятки тысяч различных веществ, которые служат пищей для большинства живых организмов.

Подсчитано, что в течение одного года в виде энергии солнечного излучения на поверхность Земли попадает $1,3 \cdot 10^{21}$ ккал, из которых 35% отражается в космос, остальная часть поглощается атмосферой, сушей и водой. И только $(3-6) \cdot 10^{17}$ ккал преобразуется в энергию химических связей органических соединений в процессе фотосинтеза растениями и микроорганизмами.

К настоящему времени в составе древесины уже запасено около 2400 млрд т биомассы. На долю животных и микроорганизмов при этом приходится 23 млрд т. Ежегодно в реакциях фотосинтеза связывается около 250—350 млрд т CO_2 , что эквивалентно 150—200 млрд т органической массы. Важной функцией растений, а также некоторых прокариотических организмов является выделение кислорода, который необходим для дыхания гетеротрофных организмов. Растения ежегодно поставляют в атмосферу Земли около 100—150 млрд т кислорода. На высоте около 25 км от поверхности Земли из кислорода формируется слой озона, который задерживает большую часть ультрафиолетового излучения, действующего губительно на все живые организмы.

В последнее столетие из-за интенсивного сжигания горючих полезных ископаемых (уголь, газ, нефть, торф) и вырубки лесов содержание углекислоты в атмосфере Земли стало возрастать в среднем на 0,23% в год. Это привело к увеличению содержания CO_2 в атмосфере с 0,027% (в доиндустриальную эпоху) до 0,036% в настоящее время. Этот процесс может иметь очень серьезные последствия для теплового режима нашей планеты из-за так называемого "парникового эффекта".

Причиной сохранения тепла внутри парника (или теплицы), как известно, является избыток углекислоты и водяных паров. Аналогичный процесс сейчас происходит и в планетарном масштабе. Поверхность Земли получает от Солнца энергию в виде инфракрасного излучения. Значительная часть этой энергии отражается в космос. Однако имеющиеся в атмосфере пары углекислоты и воды способны задерживать отражающееся поверхностью Земли тепло и сохранять его, т. е. вызывать "парниковый эффект". Возрастание концентрации углекислоты в атмосфере приведет к увеличению средней температуры на поверхности нашей планеты и изменению климата. Для предотвращения этих нежелательных процессов необходимо, чтобы содержание CO_2 в атмосфере не изменялось. Одним из наиболее эффективных способов поддержания постоянного уровня углекислоты является связывание ее растениями и микроорганизмами. Подсчитано, что более 200 млрд т CO_2 ежегодно

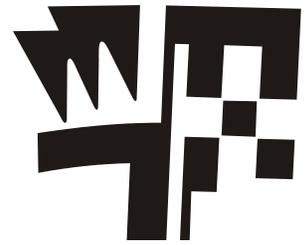
оказывается в составе органических соединений автотрофных организмов. Около 40% этой биомассы приходится на долю морского фитопланктона.

В результате фотосинтеза энергия поглощенного света запасается надолго: от минут и часов до сотен и даже миллионов лет (при образовании горючих ископаемых — нефти, природного газа, каменного угля, торфа). Основная масса используемых сейчас энергоносителей (уголь, природный газ, нефть) представляет собой продукты разложения наземных и морских растений, микроорганизмов и животных. Энергия, запасенная в них, миллионы лет назад была получена из солнечного света в процессе фотосинтеза. Известно, что годовое потребление энергии человечеством составляет более 10^{17} ккал и ежегодно возрастает. Нынешние разведанные и доступные энергетические ресурсы (нефть, газ, уголь, торф, горючие сланцы) оцениваются в 10^{19} — 10^{20} ккал. Нетрудно подсчитать, что эти запасы могут закончиться уже в течение XXI столетия.

Реальной и неисчерпаемой альтернативой существующим ныне видам энергии (помимо термоядерного синтеза) может служить только солнечная энергетика, которая основана на превращении энергии Солнца в электрическую (фотоэлементы, солнечные батареи). С другой стороны, в качестве топлива также эффективно могут использоваться и продукты фотосинтеза, в первую очередь такие, как целлюлоза интенсивно растущих видов древесных растений, трав и кустарников. Поэтому можно лишь сожалеть, что солнечной энергетике пока еще уделяется недостаточно внимания.

Задача предлагаемой вашему вниманию книги — дать современное состояние знаний в области физиологии растений на уровне университетского курса, поскольку с момента выхода моего предыдущего учебника "Физиология растений" прошло уже около 10 лет. В основу учебника положен общий курс лекций "Физиология и биохимия растений", читаемый автором для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета.

Автор выражает благодарность своей жене, кандидату биологических наук Г. Н. Смоликовой за подготовку рукописи к изданию, неоценимую помощь и постоянную поддержку при написании учебника, а также кандидату биологических наук Т. Е. Биловой за чтение рукописи и сделанные замечания. Заранее благодарю всех, кто возьмет на себя труд высказать свои отзывы и критические замечания по поводу моей книги.



Глава 1

Особенности строения растительной клетки

Наука строится из фактов, как дом построен из камней, но накопление фактов — не больше науки, чем куча камней — дом.

Г. Пуанкаре, 1905

Высшие растения являются многоклеточными организмами, состоящими из миллионов клеток, выполняющих специализированные функции. Несмотря на то, что дифференцированные клетки могут сильно отличаться друг от друга, все они, как клетки эукариотического организма, содержат ядро, цитоплазму, ряд клеточных органелл и систему мембран, которая не только отделяет клетку от окружающей среды, но и разделяет на компартменты ее внутреннее содержимое (рис. 1.1).

Специфическими особенностями строения растительных клеток, отличающими их от клеток других эукариотических организмов, является наличие системы пластид, крупной центральной вакуоли, а также прочной полисахаридной клеточной стенки. Растительная клетка содержит три относительно автономных, но тесно взаимодействующих между собой генетических системы — ядерную, митохондриальную и пластидную. Для растительных клеток характерен особый тип роста — рост растяжением. У делящихся растительных клеток отсутствуют центриоли. Поскольку клеточные стенки клеток одной ткани или органа непосредственно контактируют друг с другом, то возникает единая система клеточных стенок, которая называется *апопластом*.

Растительные клетки связаны между собой плазмодесмами, которые соединяют их в единое цитоплазматическое целое — *симпласт*. Каждая *плазмодесма* представляет собой мембранную пору (канал), выстланную плазмалеммой (рис. 1.2).

Центральную часть поры занимает *десмотрубка*, которая связывает эндоплазматический ретикулум соседних клеток в единое целое. Непрерывную систему мембран эндоплазматического ретикулума, переходящую из клетки в клетку, называют *эндопластом*. Вокруг десмотрубки в поре находится цитоплазма. Таким образом, у растительных организмов имеются три типа протяженных компартментов — апопласт (клеточная стенка с межклетниками), симпласт и эндопласт (соответственно цитоплазма и эндоплазматический ретикулум соседних клеток, соединенные плазмодесмами). По плазмодесмам (симпласту или эндопласту) из клетки в клетку могут диффундировать ионы и небольшие органические молекулы.

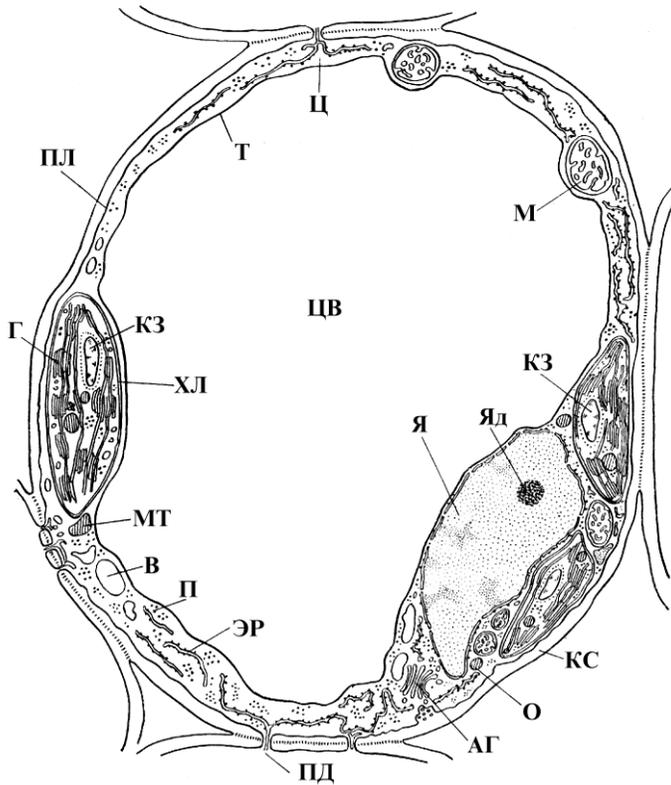


Рис. 1.1. Схема строения клетки мезофилла листа липы *Tilia cordata* (Васильев и др., 1978):

М — митохондрия; ЦВ — центральная вакуоль; Ц — цитоплазма; Т — тонопласт;

ПЛ — плазмалемма; Г — грана; КЗ — крахмальное зерно; ХЛ — хлоропласт;

МТ — микротело; В — цитоплазматическая вакуоль; П — полисома;

ЭР — эндоплазматический ретикулум; ПД — плазмодесма; АГ — аппарат Гольджи;

О — олеосома; КС — клеточная стенка; Я — ядро; Яд — ядрышко

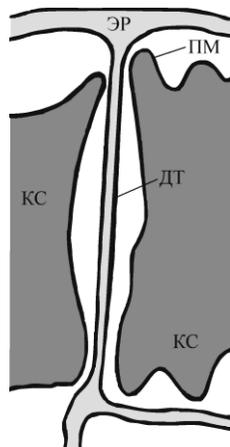


Рис. 1.2. Схема строения плазмодесмы:

КС — клеточная стенка;

ДТ — десмотрубка;

ЭР — эндоплазматический ретикулум;

ПМ — плазматическая мембрана

1.1. Ядро

Ядро — это наиболее крупный и наиболее важный органоид клетки. Снаружи оно покрыто ядерной оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран (внутренней и наружной), между которыми находится *перинуклеарное пространство*. Обе мембраны ядерной оболочки отличаются по структуре, свойствам и функциям. К *внутренней мембране* на всем ее протяжении примыкает слой конденсированного хроматина (гетерохроматина), представляющий собой комплекс нуклеиновых кислот и белков. *Наружная мембрана* в некоторых местах объединяется с эндоплазматическим ретикулуломом.

Основная функция ядра — хранение и копирование генетической информации. Во внутреннем содержимом ядра (*нуклеоплазме*) находится весь набор ферментов и кофакторов, необходимых для экспрессии генов и репликации ДНК, а также различные РНК. В делящихся клетках хроматин организуется в *хромосомы*, число которых специфично для каждого вида растений. В некоторых растительных клетках может происходить многократная репликация ДНК, в результате чего образуется полиплоидный набор хромосом. У большинства растительных клеток имеется одно ядро диаметром около 10 мкм. Размеры ядер неодинаковы в клетках разных видов растений и в разных клетках различных тканей одного и того же растения. Относительно крупные ядра характерны для молодых меристематических клеток.

Помимо хранения и репликации генетического материала, ядро выполняет еще одну важную функцию — контроль за синтезом белка в клетке. В ядре происходит процесс транскрипции — синтез молекул мРНК с использованием ДНК в качестве матрицы. Синтезированные молекулы мРНК подвергаются в ядре ряду модификаций, после чего выходят в цитоплазму. Формирование субъединиц рибосом также происходит в ядре в специальных образованиях — *ядрышках*. Они не имеют ограничивающей мембраны и состоят из рибонуклеопротеинов — предшественников рибосом. Именно в ядрышках происходит синтез рРНК, ее созревание и сборка рибосомных субъединиц. Ядрышко формируется на участке хроматина, кодирующем рРНК, который называется *ядрышковым организатором*.

Двухслойная ядерная оболочка пронизана порами — транспортными каналами, через которые перемещаются различные молекулы между ядром и цитоплазмой. У растений поры могут занимать от 8 до 20% поверхности ядерной оболочки. *Ядерная пора* не является простым отверстием, а представляет собой сложную структуру, называемую *ядерным поровым комплексом*, который функционирует как селективное молекулярное сито (сеть). Поровые комплексы млекопитающих, дрожжей и растений хотя и различаются по молекулярной массе (50—125 МДа), но имеют сходное строение и состоят из белков, называемых *нуклеопоринами*. Во время митоза ядерные поры распадаются на комплексы массой около миллиона дальтон, а после завершения клеточного деления собираются вновь. Поровый комплекс имеет октогональную симметрию (рис. 1.3).

Его основу составляют параллельно расположенные кольца — *ядерное* и *цитоплазматическое*. К ядерному кольцу прикреплены направленные внутрь ядра ядер-

ные филаменты, к которым крепится терминальное кольцо. Ядерное кольцо, ядерные филаменты и терминальное кольцо вместе формируют ядерную корзину. К цитоплазматическому кольцу прикреплены направленные в цитоплазму цитоплазматические филаменты. К ядерному и цитоплазматическому кольцам примыкают внешние и внутренние спицевые (люминальные) кольца (*spoke rings, lumen rings*), к которым крепятся структуры, получившие название спиц (по аналогии со спицами тележного колеса). Спицы поддерживают расположенный в центре порового комплекса центральный канал (транспортёр), по которому осуществляется транспорт молекул.

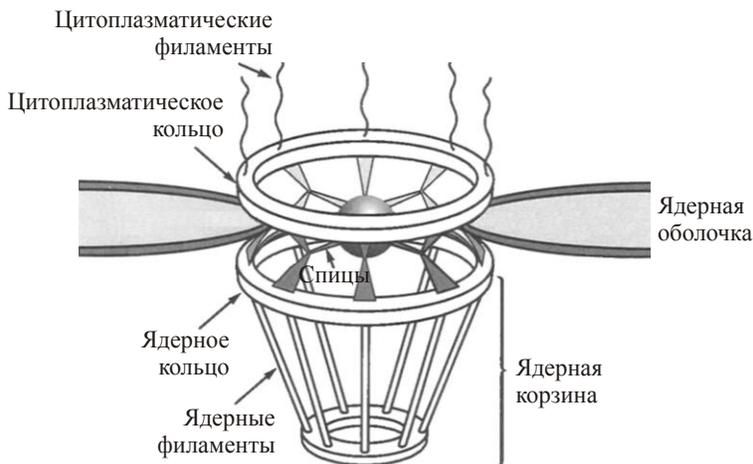


Рис. 1.3. Строение ядерной поры (по Xu and Meier, 2007)

Небольшие метаболиты диффундируют через пору пассивно, а транспорт макромолекул больше чем 40 кДа (белки, РНК, рибосомные субъединицы) идет селективно и с затратой энергии. Из цитоплазмы в ядро могут транспортироваться только белки, которые содержат специфическую сигнальную аминокислотную последовательность. В регуляции транспорта принимают участие ядерные рецепторы (кариоферины), *Ran*-тип ГТФаз и белки-переносчики (транспортинны и импортинны). *Ran* ГТФазы контролируют взаимодействие между рецепторами и переносимыми через пору соединениями. *Транспортинны* обеспечивают перенос веществ из ядра в цитоплазму, *импортинны* — из цитоплазмы в ядро. *Кариоферины* обеспечивают рецепцию сигналов экспортируемых или импортируемых соединений.

1.2. Рибосомы

Рибосомы являются местом синтеза (*трансляции*) белков из отдельных аминокислот на основе генетической информации, предоставляемой мРНК. Рибосомы и комплекс Гольджи были открыты с помощью электронной микроскопии нобелевским лауреатом Джорджем Паладе (G. Palade, 1955).

Рибосомы и их субъединицы обозначают по величине константы седиментации, которую выражают в сведбергах ($1S = 10^{-13}$ с). Рибосомы эукариот включают четыре типа молекул рибосомальной РНК — 5S-рРНК, 5.8S-рРНК, 18S-рРНК и 28S-рРНК. Каждая рибосома состоит из двух нуклеопротеиновых субъединиц (малой — 40S и большой — 60S), которые удерживаются вместе ионами Mg^{2+} . *Малая субъединица рибосом* состоит из одной молекулы 18S-рРНК и 30—35 молекул белков. *Большая субъединица рибосом* содержит по одной молекуле 5S-рРНК, 5.8S-рРНК и 28S-рРНК, а также 45—50 молекул белков.

Различают два основных типа рибосом. Для всех прокариот свойственны 70S рибосомы, а для всех эукариотических организмов более крупные — 80S рибосомы. В хлоропластах высших растений находятся 70S рибосомы, типичные для прокариот. Митохондриальные рибосомы более разнообразны, их размеры варьируют (55—70S) в зависимости от таксономической принадлежности организма. Митохондриальные рибосомы млекопитающих существенно мельче типичных 70S рибосом; их коэффициент седиментации составляет около 55S. Митохондриальные рибосомы растений, напротив, по размерам и строению более сходны с прокариотическими.

Сборка субъединиц рибосом происходит в цитоплазме на молекуле мРНК. В эукариотических клетках рибосомы располагаются на мембранах эндоплазматического ретикулума, хотя могут находиться и в неприкрепленной форме в цитоплазме. Нередко с одной молекулой мРНК ассоциировано несколько рибосом, такая структура называется полирибосомой (*полисомой*). Аминокислоты, из которых синтезируются белки, переносятся к полирибосомам растворимой, или транспортной РНК.

1.3. Пластиды

Классификацию пластид ведут по наличию (или отсутствию) в них определенных пигментов. К основным типам пластид относятся хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. *Хлоропласты* содержат хлорофилл и участвуют в фотосинтезе. Пластиды, которые содержат больше каротиноидов, чем хлорофиллов, называют *хромопластами*. Именно хромопласты обуславливают желтую, красную или оранжевую окраску многих цветов, плодов и осенних листьев. Хлоропласты могут превращаться в хромопласты при старении листьев и созревании плодов, в некоторых случаях этот процесс является обратимым. К непигментированным пластидам относят этиопласты, лейкопласты и пропластиды.

Пропластиды, которые обычно имеются в меристематических клетках, содержат гомогенный матрикс с небольшими инвагинациями внутренней мембраны. Пропластиды могут дифференцироваться или в хлоропласты (на свету), или в этиопласты (в темноте).

В *этиопластах* содержится протохлорофиллид *a* и небольшое количество каротиноидов, которые придают им бледную желто-зеленую окраску; хлорофиллы *a* и *b* из-за отсутствия света не синтезируются. Особенностью строения этиопластов является наличие упорядоченной паракристаллической структуры (в форме решет-

ки), которая состоит из мембранных везикул, известных как *проламеллярные тела*. Последние являются своеобразным резервом мембранного материала для формирования ламеллярной структуры хлоропластов. Уже после нескольких часов экспозиции на свету проламеллярные тела превращаются в тилакоиды, протохлорофилл — в хлорофилл и, в итоге, этиопласты — в хлоропласты. Однако, если сформированные хлоропласты в течение длительного времени будут находиться в темноте, они трансформируются в этиопласты.

Лейкопластами называют сходные по структуре с пропластидами бесцветные пластиды тканей, в которых откладываются запасные соединения, такие, например, как крахмал (*амилопласты*), белки (*протеинопласты*), липиды (*элайоласты*). На свету амилопласты могут превращаться в хлоропласты.

Фотосинтезирующими элементами клеток высших растений и ряда зеленых водорослей являются хлоропласты — пластиды размером 4—6 мкм (рис. 1.4). У некоторых водорослей хлоропласты могут быть больше 4—6 мкм (например, у хламидомонады они могут достигать 50 мкм).

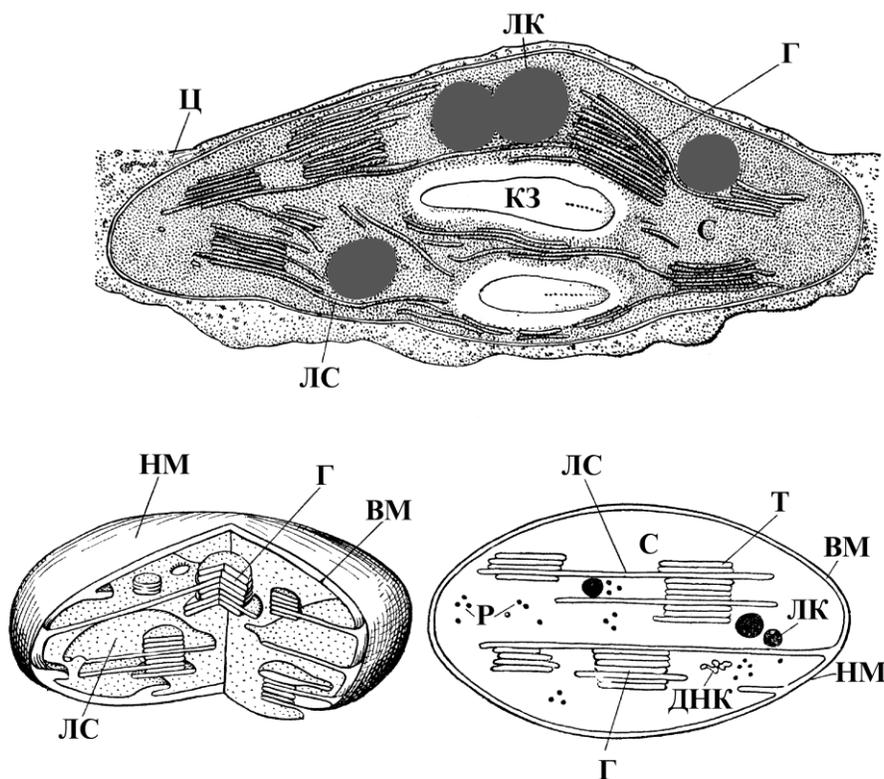


Рис. 1.4. Строение хлоропласта (Васильев и др., 1978): Ц — цитоплазма; ЛС — ламелла стромы; Г — грана; КЗ — крахмальное зерно; ЛК — липидная капля; НМ — наружная мембрана; ВМ — внутренняя мембрана; С — строма; Р — рибосомы; Т — тилакоид

В клетках высших растений хлоропласты могут быть сферической, яйцевидной или дисковидной формы. В зависимости от вида организма, внешних условий и типа клетки количество хлоропластов у высших растений может колебаться от одного до сотни и более на одну клетку. У многих растений хлоропласты воспроизводятся путем простого деления.

Хлоропласты представляют собой клеточную органеллу, окруженную (как и митохондрии) двойной мембраной. В дополнение к внешней и внутренней мембранам оболочки хлоропласты обладают еще и третьей системой мембран, формирующих *тилакоиды*. Компактная стопка тилакоидов называется *граной*. Белки и пигменты, принимающие участие в фотохимических процессах фотосинтеза, находятся в мембранах тилакоидов. Соседние граны связаны между собой одиночными (не упакованными в грану) тилакоидами, которые называются *ламеллами стромы*. Граны погружены в бесцветный *матрикс*, окружающий тилакоиды, который называется *стромой* и является аналогом матрикса митохондрий. В строме протекают биохимические реакции темновой фазы фотосинтеза. Кроме того, строма содержит ферменты синтеза фотосинтетических пигментов.

Генетическая система пластид (пластом) фотосинтезирующих эукариот представлена, как правило, многокопийной кольцевой молекулой ДНК размером 120—290 т.п.н., которая по своей организации очень похожа на типичный нуклеоид прокариот. Этот факт, а также ряд других свидетельствуют в пользу симбиогенетического происхождения пластид от свободноживущих цианобактерий. Пластидная ДНК содержит около 100 весьма консервативных генов, которые совместно с регуляторными белками (продуктами ядерного генома) контролируют транскрипцию пластидных генов, автономный синтез ряда белков и функционирование фотосинтетического аппарата. Функционирование хлоропластов обеспечивает около 2000—3000 различных белков. Геном же пластид содержит информацию менее чем о 100 белках. То есть большая часть белков поступает в хлоропласт из цитоплазмы, где они синтезируются на основе генетической информации, содержащейся в ядре.

1.4. Митохондрии

В растениях *митохондрии* впервые были идентифицированы световой микроскопией как частицы, которые связывали краситель "Янус зеленый Б". Изолированные митохондрии растений обычно сферической или продолговатой формы диаметром 0,5—1,0 мкм и длиной до 3 мкм. Много митохондрий содержится в замыкающих клетках устьиц. Количество митохондрий у растительных клеток меньше, чем в типичной животной клетке.

Ультраструктура митохондрий растений похожа на строение митохондрий других объектов (рис. 1.5).

Митохондрии имеют две мембраны: гладкую наружную и внутреннюю, образующую многочисленные выросты — *кристы*. Пространство между наружной и внутренней мембранами называется межмембранным (перимитохондриальным). Оно является внешней средой для внутренней мембраны и матрикса митохондрий.

В растительных митохондриях осуществляются процессы аэробного дыхания, окислительного фосфорилирования, превращения ряда аминокислот, синтез жирных кислот и некоторых фосфолипидов. Интактные митохондрии осмотически активны: способны набирать и отдавать воду соответственно в гипо- и гиперосмотической среде. Большинство неорганических ионов и заряженных органических молекул не способны диффундировать в матрикс. Осмотическим барьером является внутренняя мембрана митохондрий. Наружная мембрана хорошо проницаема для соединений, молекулярная масса которых ниже 10 кДа, т. е. для большинства ионов и метаболитов.

Подобно хлоропластам митохондрии являются полуавтономными органеллами, поскольку содержат рибосомы, РНК и ДНК, а также ферменты и кофакторы, необходимые для синтеза белков, кодируемых митохондриальной ДНК. Способность ДНК митохондрий к репликации позволяет этим органеллам делиться независимо от деления ядра, поэтому они пролиферируют делением, а не образованием *de novo*. Липидная часть обеих мембран состоит главным образом из фосфолипидов, 80% которых — фосфатидилхолин и фосфатидилэтаноламин.

Многие особенности молекулярной генетики растительных митохондрий сходны с другими эукариотическими организмами. ДНК митохондрий является кольцевой молекулой и наследуется по материнской линии. *Митохондриальный геном* растений кодирует большинство тРНК, необходимых для синтеза митохондриальных белков, ряд рибосомальных белков и некоторые элементы электрон-транспортной цепи. Однако большая часть митохондриальных белков, включая ферменты цикла Кребса, кодируется ядерными генами и импортируется в митохондрии из цитоплазмы.

В растениях, в отличие от животных, простейших и грибов, митохондриальный геном имеет ряд отличительных особенностей. Хотя митохондриальный геном высших растений кодирует только около 50 различных белков, он крупнее, чем у животных клеток, и сильно варьирует по величине у различных видов растений (от 218 т.п.н. у дикой редьки до 570 т.п.н. у кукурузы). Еще одной удивительной особенностью растений является тот факт, что нуклеотидная последовательность митохондриальной ДНК не комплементарна мРНК, образующейся при транскрипции. Тем не менее потеря комплементарности при передаче генетической информации не сказывается на качестве генных продуктов — белков, кодируемых митохондриальной ДНК. Это обеспечивается исправлением (*editing*) "некомплементарных" мРНК перед трансляцией. Процессы исправления "некомплементарных" мРНК обнаружены в митохондриях многих организмов, однако у растений это явление встречается чаще. Большинство исправлений сводится к окислению аминогруппы у 6-углеродного атома цитозина и превращению его в урацил.

1.5. Эндоплазматический ретикулум

Впервые *эндоплазматический ретикулум* был выявлен группой сотрудников Рокфеллеровского института в Нью-Йорке во главе с нобелевским лауреатом Альбертом Клодом (К. Porter, A. Claude, E. Fullam, 1945). Существуют две разновидности *эндоплазматического ретикулума* (ЭР) — шероховатый и гладкий (рис. 1.6).

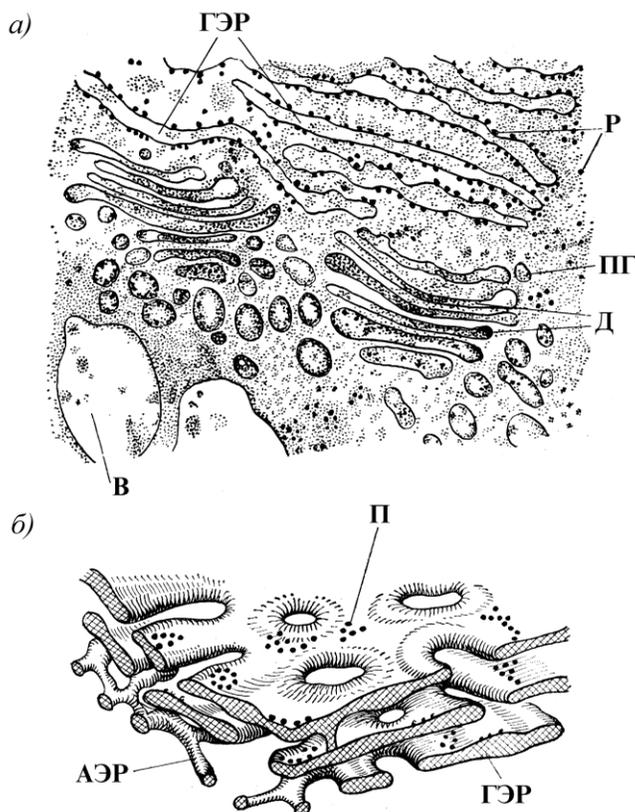


Рис. 1.6. Строение эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в клетке железки листа тополя *Populus deltoides* (Васильев и др., 1978): *а* — цистерны гранулярного ретикулума и активные диктиосомы; *б* — трехмерная схема цистерн гранулярного и трубок агранулярного ретикулума. ГЭР — цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума; Р — рибосомы; ПГ — пузырек аппарата Гольджи; Д — диктиосомы; В — вакуоль; П — полисома; АЭР — агранулярный эндоплазматический ретикулум

Оба типа ЭР представляют собой трехмерную, непрерывную и разветвленную сеть полостей и канальцев, окруженных мембраной. Мембрана ЭР морфологически идентична оболочке клеточного ядра и составляет с ней единое целое, а полости ЭР открываются в перинуклеарное пространство ядерной оболочки. Эндоплазматический ретикулум принимает участие в создании новой ядерной оболочки.

На поверхности *шероховатого (гранулярного) ЭР* расположены рибосомы. Одной из главных функций шероховатого ЭР является обеспечение синтеза, транспорта и посттрансляционные модификации (*N*-гликозилирование, придание необходимой формы) белков, синтезируемых на прикрепленных рибосомах. С шероховатого ЭР начинается везикулярный транспорт белков. Синтезированные в цитозоле полипептиды также поступают в ЭР, где подвергаются посттрансляционным модификациям, после чего вновь возвращаются в цитоплазму. Для попадания в ЭР белок должен иметь *C*-концевой сигнальный пептид *KDEL*.

В мембранах как гладкого, так и шероховатого ЭР сосредоточены ферменты, обеспечивающие конечные этапы синтеза липидов. В *гладком эндоплазматическом ретикулуме*, помимо липидов, синтезируются терпеноиды, фенилпропаноиды, воска, а также осуществляется детоксикация токсичных для клетки веществ гидрофобной природы.

Водонерастворимые белки (*проламины*) и масла (*триацилглицериды*), которые синтезируются в ЭР, транспортируются в цитоплазму клеток в составе *белковых* и *масляных тел*. Белковые тела формируются в полостях шероховатого ЭР. При этом синтезируемые проламины самоорганизуются в большие агрегаты, которые затем отпочковываются. Масляные тела (*олеосомы*) возникают путем накопления триацилглицеридов на специальных участках ЭР, в которых присутствуют интегральные мембранные белки *олеозины*. Олеосомы окружены слоем фосфолипидов, содержащих олеозины. Водорастворимые белки (*глобулины*) транспортируются к вакуолям цитоплазмы через аппарат Гольджи. Эти процессы играют важную роль при накоплении запасных питательных веществ в созревающих семенах.

ЭР обладает способностью к активному транспорту различных соединений по внутримембранной фазе. Причем у растительных организмов вещества по системе ЭР могут переноситься не только в пределах клетки, но и между различными клетками по плазмодесмам.

1.6. Аппарат Гольджи

Аппарат (комплекс) Гольджи (АГ) назван так в честь итальянского ученого Камилло Гольджи, впервые обнаружившего его в 1898 г. Основными функциями АГ являются накопление, модификация, сортировка и везикулярный транспорт веществ, синтезированных в эндоплазматическом ретикулуме. *Комплекс Гольджи* состоит из диктиосом и транс-Гольджи сети, окруженных Гольджи-матриксом.

Диктиосомы представляют собой стопку из 5—8 плоских, не соприкасающихся друг с другом, округлых дисковидных цистерн, ограниченных мембранами (см. рис. 1.6). В растительной клетке число диктиосом обычно колеблется от одной до нескольких десятков. Край цистерны часто сильно продырявлен. При большом числе отверстий эта часть цистерны выглядит как сеть тонких ветвящихся трубок, что и нашло свое отражение в названии органеллы (от греч. *диктион* — сеть).

Выделяют *цис*-, среднюю и *транс*- области аппарата Гольджи. Цистерны *цис*-области АГ формируются ближе к ядру клетки и содержат менее зрелые белки.

К ним непрерывно присоединяются везикулы, отпочковывающиеся от эндоплазматического ретикулума. Цистерны, расположенные на противоположной секреторной стороне, называют *транс-Гольджи*. В *транс*-области диктиосом к последней цистерне примыкает участок, состоящий из трубчатых элементов и массы мелких вакуолей — так называемая *транс*-сеть аппарата Гольджи или *транс-Гольджи* сеть, где происходит разделение и сортировка секретируемых продуктов.

Макромолекулы в составе небольших пузырьков попадают в аппарат Гольджи с *цис*-стороны, а покидают ее вместе с *секреторными пузырьками*, отпочковывающимися от цистерн Гольджи на *транс*-стороне. В процессе последовательного перемещения белков в *цис*- и средних зонах диктиосом происходит их модификация (созревание) путем гликозилирования и фосфорилирования. В цистернах аппарата Гольджи также происходит синтез многих полисахаридов клеточной стенки (исключение составляют только целлюлоза и каллоза). Различные цистерны аппарата Гольджи содержат разные ферменты, которые обеспечивают постепенное "созревание" макромолекул. По мере модификации вещества с помощью мелких вакуолей переносятся от цистерны к цистерне в дистальную часть диктиосомы, пока не достигают трубчатой мембранной сети в *транс*-участке диктиосомы. В этом участке происходит отщепление пузырьков, содержащих зрелый сортированный продукт.

После сортировки в *транс-Гольджи* сети различные секретируемые вещества (полисахариды, белки, липиды, гликопротеины, гликолипиды, моносахариды) попадают в различные типы секреторных везикул и направляются в сторону плазмалеммы или вакуоли. Когда секреторный пузырек достигает плазмалеммы, его мембрана сливается с ней — таким путем идет рост и обновление плазмалеммы. Содержимое пузырька при этом попадает в фазу клеточной стенки.

В процессах регуляции везикулярного транспорта важную роль играют ряд белков, входящих в состав мембран секреторных пузырьков. Например, *СОР-белки* (coat protein) обеспечивают отпочковывание везикул, а везикулы, покрытые *клатринами*, называемые также *окаймленными пузырьками*, транспортируют вещества исключительно в вакуоли.

Для активно секретирующих диктиосом характерно энергичное образование пузырьков, что, в итоге, приводит к распаду всей цистерны на секреторные пузырьки. Исчезающая цистерна замещается новой, формирующейся за счет "мембранного материала" пузырьков, поступающих из эндоплазматического ретикулума.

1.7. Вакуоль

Особенностью строения растительных клеток, отличающей их от клеток животных организмов, является наличие вакуоли, которая содержит воду, различные органические и минеральные вещества, многие из которых находятся в растворенном состоянии. В вакуоли могут накапливаться сахара, органические кислоты, белки, оксалат кальция, антоцианы, алкалоиды, танины. Поскольку вакуолярный сок кислый (рН 5,0—6,0 и даже ниже), большинство вакуолярных ферментов гидроли-

тические, с кислым оптимумом рН. Для меристематических клеток характерно много мелких пузырьков — *провакуолей*; у зрелых клеток имеется одна большая вакуоль. На долю *центральной вакуоли* может приходиться около 90% объема клетки (см. рис. 1.1).

В тканях семян и плодов имеются вакуоли, специализирующиеся на запасании белков. При прорастании семени запасные белки гидролизуются до аминокислот и экспортируются в цитоплазму на синтез новых белков.

Вакуолярная мембрана (*тонопласт*) обладает избирательной проницаемостью и поэтому участвует в регуляции осмотических процессов, связанных с вакуолью, особенно в поддержании тургора. Вакуоли не просто пассивно накапливают продукты метаболизма, а активным образом участвуют в биохимическом круговороте веществ в клетке.

1.8. Пероксисомы и глиоксисомы

Во многих клетках растений содержатся мелкие, сферические, окруженные мембраной *микротела* с характерными для них ферментами. Число этих органелл в клетке и свойственный им набор ферментов определяются внешними условиями. Эти органеллы чаще всего являются производными ЭР. В отличие от ЭР, митохондрий и хлоропластов, где компартментализация связана с векторной организацией метаболических процессов, пероксисомы и глиоксисомы представляют собой пример так называемой пассивной компартментализации обмена. В *пероксисомах* находятся ферменты, которые катализируют окисление двухуглеродных кислот, образующихся при фотодыхании (C_2 -путь фотосинтеза) и расщеплении пероксида водорода. Пероксисомы многочисленны в клетках листьев, где они взаимодействуют с хлоропластами.

У прорастающих семян для превращения жирных кислот в сахара в глиоксилатном цикле служат пероксисомы, которые получили название *глиоксилатный цикл*, который является укороченным вариантом цикла Кребса (см. разд. 3.3.1), позволяет формирующимся проросткам использовать запасы липидов семени. Пероксисомы — самый распространенный вид микротелец. Они получили свое название от пероксида водорода, который образуется в них с участием оксидаза типа II и молекулярного кислорода. Пероксисомы также содержат *каталазу*, которая восстанавливает H_2O_2 до воды с использованием в качестве доноров электронов этанол, метанол, муравьиную кислоту и ряд фенольных соединений. Этот процесс играет важную роль в окислении (обезвреживании) ряда ксенобиотиков. Существует предположение, что пероксисома — это очень «древняя» органелла, которая выполняла еще в примитивных клетках функции защиты от кислорода.

1.9. Цитоскелет

Впервые вывод о том, что в клетке есть "скелетные структуры", был сделан еще в начале XX в. выдающимся русским цитологом Н. К. Кольцовым. Общим для элементов цитоскелета является то, что они представляют собой белковые,

неветвящиеся фибриллярные полимеры, способные к полимеризации и деполимеризации. Эти фибриллярные структуры могут обеспечивать пространственную организацию цитозоля, выполняя каркасно-скелетную функцию, определять трехмерное распределение органелл в клетке, участвовать в процессе перемещения клеточных компонентов. Цитоскелет играет определяющую роль в процессах митоза, мейоза и цитокинеза, в клеточной дифференцировке и определении формы клеток, в функционировании клеточных органелл и мембран, синтезе компонентов клеточной стенки.

Цитоскелетная система растений включает в себя микротрубочки, состоящие из тубулина, и *актиновые филаменты* (микрофиламенты), а также миозиноподобные и актин-связывающие белки. В растительных клетках обнаружен ряд белков *промежуточных волокон*. Однако формирование типичных промежуточных волокон, характерных для животных клеток, у растений пока не выявлено. Отдельные элементы цитоскелета могут сшиваться специальными белками не только между собой, но и с мембранными структурами. Мембранно-скелетный комплекс является динамичной системой, чувствительной к уровню ионов Ca^{2+} , pH, АТФ, ряду других химических и физических факторов.

Фундаментальным биологическим процессом, в котором участвует цитоскелет, является деление клетки. Микрофиламенты участвуют в движении хромосом и образовании перетяжки при клеточном делении. В ходе клеточного деления цитоскелет проходит собственный цикл, принимая сменяющие друг друга различные конфигурации. Это кортикальные спирали, радиальные пучки, препрофазное кольцо, веретено деления и фрагмопласт. В делении растительной клетки основная роль принадлежит микротрубочкам. При этом в составе основных цитоскелетных структур актиновые микрофиламенты колокализуются с пучками микротрубочек.

Общим свойством цитоскелета любой растительной клетки является способность реагировать на внешние факторы. Ряд векторных сигналов, по-видимому, способен оказывать прямое поляризующее воздействие на структуру и свойства цитоскелета. К таким факторам относятся гравитация, электрические поля, изменение осмотических и ионных градиентов, механические контакты, в том числе межклеточные. Быстрое искажение векторных свойств существующего в конкретный момент времени цитоскелета в дальнейшем сопровождается более медленной его перестройкой и закреплением новой морфофизиологической оси полярности клетки. В свою очередь поляризующие сигналы могут влиять на цитоскелетный комплекс через изменение состояния рецепторов и ионных каналов, через локальные изменения концентрации вторичных посредников и прежде всего цитоплазматического кальция.

1.9.1. Микротрубочки

Микротрубочки представляют собой цилиндрические полые структуры с внешним диаметром 25 нм. Длина их варьирует. Микротрубочки состоят из глобулярного белка тубулина — гетеродимера, состоящего из α - и β -субъединиц массой 53 и 55 кДа соответственно. В составе такого димера к каждой молекуле тубулина присоединено по одной молекуле ГТФ. Гетеродимеры тубулина формируют линейные

цепочки, называемые протофиламентами. В процессе сборки микротрубочки 13 протофиламентов образуют циклический комплекс, кольца которого полимеризуются и скручиваются в полую трубку, в поперечном сечении которой видны 13 гетеродимеров тубулина. Отдельные протофиламенты и вся микротрубочка являются полярными структурами. Микротрубочки имеют быстро растущий плюс-конец и медленно растущий минус-конец, они регулярно образуются и разрушаются. Так, за 15 мин около 80% всей популяции микротрубочек обновляется. Однако 10—20% микротрубочек остаются относительно стабильными (до нескольких часов).

При достаточной концентрации тубулина полимеризация микротрубочек происходит спонтанно. Если же концентрация белка недостаточна, микротрубочки могут разбираться с обоих концов. Разборке микротрубочек способствуют понижение температуры и наличие ионов Ca^{2+} . В составе микротрубочек обнаруживаются ассоциированные с ними MAP-белки. Эти белки, стабилизируя микротрубочки, ускоряют процесс полимеризации тубулина.

Цитоплазматические микротрубочки выполняют две основные функции — скелетную и двигательную. Именно расположение микротрубочек в цитоплазме стабилизирует и определяет форму клетки. Микротрубочки цитоплазмы в ассоциации со специфичными моторными белками способны приводить в движение клеточные компоненты. В процессе растяжения клеток, когда за счет увеличения центральной вакуоли происходит рост объема клеток, большие количества микротрубочек концентрируются в периферических слоях цитоплазмы. В этом случае микротрубочки (как и клеточная стенка) механически укрепляют и как бы армируют цитоплазму.

Существует ряд соединений, которые эффективно используются для подавления сборки микротрубочек. К ним относится алкалоид *колхицин*, который связывается с отдельными молекулами тубулина, предотвращая их полимеризацию. Это приводит к падению уровня свободного тубулина, что приводит к разборке цитоплазматических микротрубочек, микротрубочек веретена деления и повреждению митотического аппарата. Такими же эффектами обладают *колцемид*, *винбластин* и *нокодозол*. Стабилизирующим действием на микротрубочки обладает противоопухолевый препарат *таксол*.

1.9.2. Микрофиламенты

Микрофиламентами называют полимерные нити, состоящие из мономеров глобулярного белка G-актина, имеющего молекулярную массу 42 кДа. В растворе мономеры G-актина могут обратимо связываться друг с другом, образуя вытянутые линейные полимеры фибриллярного F-актина. Микрофиламенты состоят из двух закрученных цепочек F-актина диаметром 6—8 нм, длиной несколько микрометров. С G-актином прочно связана молекула АТФ, которая гидролизует до АДФ при формировании фибрилл F-актина.

Микрофиламенты обладают полярностью. Два их разноименно заряженных конца, обозначаемые как (+) и (–), неравноценны по своему строению. При достаточной