

Въведение. Растителната физиология като наука: предмет и задачи, връзки с другите науки, методи и нива на изследване, историческо развитие и съвременни направления

ФР е наука, която изучава жизнената дейност на растителните организми по време на тяхната онтогенеза и при различни условия на външната среда. Нашият курс е „Основи на растителната физиология“. Допълнително ФР се изучава в специализирани избираеми и задължителни дисциплини като Физиологична екология на растенията, Фитохормони и растежни регулатори, Частна физиология на полските култури, Следберитбена физиология и др.

Обект на ФР са растенията, техните органи и клетки, клетъчни органели, протопластните, клетъчните и тъканните култури, а така също и трансгенните растения.

Предмет на ФР са функциите и съставлящите ги физиологични процеси и тяхната зависимост от различни вътрешни и външни фактори. Функцията е понятие от по-общ порядък, тя включва 2 или повече закономерно свързани процеса. Например функцията хранене на растенията включва въздушно и кореново хранене, които се реализират чрез физиологичните процеси фотосинтеза и минерално хранене. Наред с тях други основни физиологични процеси са водният обмен, растежа, развитието и размножаването на растенията и редица други.

Задачи: Основните задачи на ФР са изучаване на:

- общите закономерности на жизнената дейност на растенията чрез съставлящите я функции и процеси;
- механизмите за тяхното регулиране;
- зависимостта им от факторите на средата;
- разработването на теоретичните основи за повишаване на биологичната и стопанска продуктивността на растенията.

Историческо развитие:

- 17 век; холандския учен Ван Хелмонт – водната теория (200 г.); опит с върба
- 18 век; швейцарския учен Сенебие – издава 5-томен труд, в който събира сведенията по ФР, въвежда термина ФР и посочва предмета и задачите
- 19 век; формират се всички раздели на ФР, които са свързан с имената на много учени.
- Съвременен етап – молекулярните основи на ФР, моделни растения – Arabidopsis, трансгенни растения, др.

Етапи в развитието:

- *Основи на кореновото хранене* (водната теория, хумусовата теория на Teer, Arnon, изследванията на Либих за кръговрата на веществата, на руския учен Прянишников за азотния обмен и др., появата на хидропонни разтвори на Кноп и др.
- *Проблема за превръщането на енергията* – Пристли, Ингенхауз и Сенебие разкриват фотосинтезата като физиологичен процес през 1772-1782 г. Тимирязев за ролята на хлорофила; изследванията върху дишането на Лавуазие, Бах, Паладин, Вартбург, Кребс и др.
- Съвременен етап – интегриране на познанията, разработването на тъканните култури, молекулярни изследвания и т.н.

Българския принос към ФР

- Д-р Петър Козарев – изследвания върху водния обмен в началото на 20 век
- Академик Методи Попов – въпросите за стимулацията
- Проф. Кирил Попов - фотосинтезата и основаването на ФР като учебен предмет
- Организация на изследванията по ФР: катедри, ИФР.

Връзки с другите науки: ФР е биологична наука със силно развита интердисциплинарност.

- по отношение на разглежданите обекти – ботаниката и отделните направления анатомия, морфология, цитология, екология и др.
- във връзка с използването на нови принципи и методи – физика, химия, биохимия, биофизика, генетиката, молекулярна биология и др.
- по отношение на практическата значимост на изследванията – селскостопанските

науки: агрохимия, почвознание, селекция, растениевъдство и др.

Методи, нива на изследване и съвременни направления:

Методи – общи (*експериментален – цел, задачи и условия; сравнителен – видови и сортови различия; еволюционно-исторически - ретроспективни*) и частни – методи за ФС, белязани атоми, флуоресценция, електронна микроскопия.

Структурнофункционални нива (молекулно, клетъчно, органно, организмово и популационно)

Съвременни направления (биохимично – синтез и функциониране на редица органични съединения; биофизично – енергетиката, електрофизиологичните явления и др.; онтогенетично – онтогенетичните изменения в развитието; еволюционно – особености във филогенезата; екологично – зависимостта от екологичните фактори, стреса и адаптацията)

Въпрос 1. Структурна организация на растителната клетка и функционална характеристика на клетъчни органели: клетъчна стена, цитоплазма, биологични мембрани, вакуола, други

Клетка – Клетката е основна структурна и функционална единица за всеки жив организъм. Всички организми – от най-малките бактерии до гигантските секвои са съставени от клетки. Клетките са изградени от едни и същи минерални елементи както и неживата природа, но за разлика то нея те проявяват жизнена дейност, т.е. имат способност да обменят вещества с околната среда, да нарастват и да се развиват, да се размножават и др.

Процесите, които протичат в клетките по същество се подчиняват на общите закони на физиката и химията. Например, съгласно 1 закон на термодинамиката енергията за клетъчната дейност не се образува от нищо и не изчезва безследно, а съгласно 2 закон в клетките протича процес на постоянно нарастване на „ентропията”, т.е. нараства

относителния дял на непроизводителната енергия. За разлика, обаче, от неживите системи, нарастването на ентропията в клетките е доста по-бавно, поради което някои автори определят „живота“ като способност на биологичните системи да поддържат сравнително дълго време определена структурнофункционална организация. Според американския физиолог Ленинджър клетката е способна да поддържа такава фина структура благодарение на непрекъснатото усвояване на енергия от околната среда. В действителност клетката обменя с околната среда не само енергия, но и вещества и информация, поради което живата клетка е една отворена термодинамична система.

В растенията няма „типични“ клетки. Всички клетки са специализирани за изпълнение на определени задачи и са организирани в тъкани и функционални системи. Такива тъкани са например проводящата, покривната, асимилационна, меристемната и др., а функционални системи са фотоасимилационната система на листата, опорната система, системата за почвено минерално хранене и др.

Растителните клетки за разлика от бактериите и цианобактериите са еукариотни – т.е. те имат сложен строеж и организация с ясно обособени ядро, мембранни образувания, целулозна стена и др. Клетките силно варират по размери, форма и функционална активност, но за изучаването на структурнофункционалната им организация се разглеждат „обобщени модели“.

Светлинният микроскоп теоретично може да увеличава образа не повече от 1000 пъти и чрез него се забелязват основно клетъчната стена, цитоплазма, вакуола, ядро, пластиди и митохондрии. Електронният микроскоп използва не поток от светлинни лъчи, а поток от електрони, поради което има много по-голяма разрешаваща способност и чрез него допълнително се наблюдават плазмалемата и тонопласта, апарата на Голджи, ендоплазматичната мрежа, рибозомите, различни микротелца и мембранни образувания. За по-доброто познаване на структурата и функцията на клетъчните органели, освен електронния микроскоп са допринесли и диференциалното центрофугиране, цитохимията и др. съвременни методи на изследване. При диференциалното центрофугиране чрез различна скорост на центрофугиране при специални условия (рН, Т, захарни градиенти) постепенно се отделят отделните клетъчни органели. В цитохимията се използват определени селективни окрасители, които подчертават особеностите на обекта.

Строежът на растителната клетка се отличава от този на животинската със следните 3 по-важни особености:

1. Наличие на здрава пектоцелулозна обвивка (стена)
2. Пластидна система, възникнала във връзка с автотрофния начин на живот
3. Голяма централна вакуола, която определя тургорното налягане

Разглеждането на структурната организация на клетката в растителната физиология има за цел да покаже взаимната връзка между структура и функция в биологичните системи. Тук ще разгледаме основно клетъчната стена, цитоплазмата и особеностите на биологичната мембрана и вакуолата. Структурата на хлоропластите, митохондриите и някои микротелца (пероксизоми, глиоксизоми) ще разгледаме по-късно, а тази на ядрото, рибозомите и др. само отбележим поради разглеждането им и в други дисциплини.

Клетъчна стена – Растителните клетки са оградени от плътна полизахаридна обвивка, наречена клетъчна стена. Клетъчната стена не е инертен компонент, както може да се предположи от наименованието, тя има определена метаболитна активност. Образува се през последната фаза от деленето на клетката – телофазата.

1. Строеж и състав

Под микроскоп в нея условно могат да се отдиференцират 2 фази – по-рехавата (матрикс) и по-структурираната, наподобяваща арматура компонент – същинска стена. Между две съседни клетки се намира зачатъчната стена - средната пластинка, която скрепва двете клетъчни стени.

Най-общо клетъчната стена е изградена от следните 4 групи компоненти:

1. *1. Структурни компоненти*
2. *2. Компоненти на матрикса*
3. *3. Инкрустиращи компоненти*
4. *4. Адкрустиращи компоненти*

Основен структурен компонент на същинската стена, наречена още първична клетъчна

стена, е целулозата (до 30% от масата). Тя е полизахарид, съдържащ над 1000 глюкозидни остатъка. Организирана е в елементарни фибрили (100-200 целулозни вериги), микрофибрили (около 2000 вериги) и макрофибрили (около 400).

Матриксът е изграден от хемицелулози (25-50%), т.е полимери на хексози и пентози: маноза, галактоза, ксилоза и др.) и пектинови вещества (10-35%), които са полимери на галактуроновата киселина. В матрикса се съдържа значителна водна фаза, а така също глюкпротеинът екстенсин, а на повърхността на микрофибрилите са адсорбирани някои ензими – например пероксидази и различни протеази.

При много растителни клетки, но най-вече при клетките от проводящата, механичната, покривната тъкан и др., след прекратяване на растежа на клетката започва формиране на вторична клетъчна стена. Това става чрез секретирание на вещества от протопласта. В нея относителния дял на целулозата и хемицелулозите е по-висок.

Инкрустиращи компоненти в клетъчната стена са веществата лигнин, който е полимер на ароматни алкохоли (кумаров, кониферолов, синапов) и суберин, представляващ мономер на наситени и ненаситени мастни киселини.

Адкрустиращите вещества се отлагат върху повърхността на епидермалните клетки. Те са представени основно от кутин – вещество съдържащо оксимастни киселини и техните соли, и восъци (сложни естери на мастните киселини и високомолекулни алкохоли). Кутиновият слой е пронизан от полизахаридните компоненти на стената и на практика образува покривна структура – кутикула.

2. Функции

Основно клетъчната стена изпълнява следните 5 функции:

Защитна функция – защитава протопласта от механични увреждания и инфекции. Тази функция е основана на голямата стабилност на целулозата към ензимни и химични реагенти. За химичното разграждане на целулозата е необходимо въздействие със

силни киселини. В растителните клетки ензимът целулаза я разгражда, но в специални случаи, например в клетките на отделителния слой при окапване на листата и плодовете и др. Кутикулата на епидермалните клетки защитава клетката от проникване на инфекции, а някои протеази в клетъчната стена разграждат клетките на патогена.

Опорна функция. Тя се дължи на здравината на клетъчните стени, която е резултат главно на вторичната стена и нейната инкрустация с лигнин. Отделно, със стареенето на клетките в стените се отлагат силициеви и калциеви соли, които увеличават здравината на стените. При тревистите растения клетъчната стена поддържа формата на хабитуса. Изправеният хабитус на растенията се дължи на тургорното напрежение, което се създава и чрез противоналягането на клетъчната стена.

Буферна функция. Клетъчната стена има буферни свойства по отношение на клетъчния воден обмен. В нея се съдържа значително количество вода, което може да бъде използвано от протопласта при воден дефицит. От друга страна, кутикулата защитава клетката от прекомерна загуба на вода поради хидрофобните свойства на восъците и кутина.

Растежна функция Клетъчната стена взема участие в растежните процеси. Поради особения си строеж тя има способност за пластично разтягане и отлагане на нови слоеве фибрили.

Транспортна функция. Клетъчната стена взема участие в транспортните процеси. Поради наличието на пори и високата ѝ оводненост в нея чрез дифузия се придвижват както водни молекули, така и разтворени вещества. На практика, това движение се извършва не в системата клетъчните стени и междуклетъчните пространства, наречена още апопласт. В тази система водата се продвигва свободно, докато йоните, особено катионите, могат да се адсорбират върху стените. Катионообменната способност на стените се дължи на високото съдържание на карбоксилни групи в полимерите на галактуроновата киселина. Косвено, клетъчната стена заедно с цитоплазмата улеснява транспорта на веществата и чрез симпластната система. През голяма част от порите в клетъчната стена преминават специални цитоплазмени образувания – плазмодезми. Те заемат до 10% от повърхността на клетката. През тези структури от клетка в клетка преминават минерални и органични вещества, фитохормони и електрически сигнали.

Цитоплазма – Представлява оводнен матрикс, който съдържа разнообразни органични

и неорганични вещества. Има два основни структурни елемента – хиалоплазма (матрикс) и мембранна система, включваща цитоплазмените мембрани плазмалема и тонопласт и мембраните образувания ендоплазматична мрежа и апарат на Голджи.

Хиалоплазмата (наречена още цитозол) е изградена от белтъци, нуклеинови киселини, липиди, полизахариди, минерални вещества, вода и др. Тя представлява колоиден разтвор с динамична полутечна структура. Хидратацията на белтъците и другите високомолекулни вещества води до образуване на мицели, които имат голяма повърхност. Върху нея протичат реакции на адсорбиране и концентриране на вещества, както и взаимодействия между тях. В хиалоплазмата са открити структурни образувания – микротръбички и микрофиламенти. Счита се, че те определят пространственото разположение на органелите в клетката.

Цитоплазмата притежава комплекс от уникални свойства, които най-общо се класифицират на колоиднохимични, физични, електрофизиологични и др. Високата хидрофилност, обратимите превръщане от хидрозол в хидрогел и др. имат важно физиологично значение за устойчивостта на клетката. Прозрачността на цитоплазмата обезпечава проникването на светлината, което е важно за фотосинтезата. Структурният вискозитет на цитоплазмата определя вътрешната организация на цитоплазмените компоненти и компартментацията на физиологичните процеси. Движението на цитоплазмата (кръгово, колебателно и др.) улеснява придвижването на веществата.

Цитоплазмата притежава и електрически свойства. Обикновено колоидите на цитоплазмата са заредени отрицателно спрямо външната среда. Това се дължи най-общо на натоварените функционални групи на аминокиселините, изграждащи мицелите, свободните йони в цитоплазмата, стойностите на рН и др. В резултат на превръщанията на енергията в различни реакции в цитоплазмата възникват и редокspotенциали – окислителноредукционни потенциали на отделни реагиращи съединения, които се включват в биопотенциалите в клетката. Тези електрични потенциали са в основата на дразненето на клетката. Това всъщност е свойство на цитоплазмата да реагира на промените на околната среда. Механизмът на реагирането е свързан с приемане на дразненето от рецептори и предаването му по химичен, хормонален път или чрез електрически импулси.

Клетъчни мембрани - Структури, които отграничават цитоплазмата от външната среда или един клетъчен компартмент от друг. Биват единични и двойни. Единични са плазмалемата и тонопласта, а двойни - мембраните на хлоропластите и митохондрияте.

Мембраните са изключително сложно организирани структури, с които се занимава специална наука – мембранология, но в по-опростен вид могат да бъдат някои общи черти в състава и строежа на всяка биологична мембрана.

Състав и строеж на биологичната мембрана

Основно мембраните са изградени от белтъци и липиди като техния вид и съотношение зависи от вида на мембраната. Белтъците са структурни, транспортни и ензимни.

Липидите основно са представени от липоиди, а не чисти мазнини. Мазнините са сложни естери на високомолекулните мастни киселини с алкохоли, а включените в тях мастни киселини са наситени и ненаситени (имат определен брой двойни връзки). Липоидите в мембраните са най-често фосфолипиди, гликолипиди, стероли и др., т.е. в тях една от хидроксилните групи на алкохола не е естерифицирана с мастна киселина, а с друг компонент. Например разпространения във всички мембрани фосфолипид фосфатидилхолин има фосфатна група. Поради това амфипатичните липиди са полярни за разлика от чистите мазнини. Полярността се обуславя от различията в строежа на молекулата. Въглеродородната част (мастно-киселинната) е силно хидрофобна, а другият компонент е хидрофилна – при фосфатидилхолина това се дължи на присъствието на положително заредения N атом.

Този състав на мембраните обуславя особена структура, която е обект на изследване почти от 100 години. Сега най-широко е приет модела на Даусон, според който мембраните представляват динамичен липиден бислои, в който липидните молекули са обърнати една към друга с хидрофобната си част, а към повърхността са ориентирани хидрофилните части.

Популярно тези част се наричат още „хидрофобни опашки” и „хидрофилни глави”. Хидрофобните опашки се привличат с вандервалсови сили, а чрез водородни връзки към хидрофилните глави се привличат различни белтъци. Най-общо белтъците са разположени периферно, или пронизват цялата мембрана – интегрални белтъци. В матрикса на мембраната присъстват и молекули на чисти мазнини. В определени участъци се образуват така наречените липидни мицели. Компонентите от периферната част на мембраните създават хидратни обвивки. Тази структура е динамична и полутечна, което се обуславя от присъствието на ненаситени мастни киселини. Динамичността е свързана с непрекъснатото движение, при което се получават

временни пори, чрез които често извършва дифузия на вода през мембраната.

Посоченият състав и структура обуславят многообразните функции на мембраните, сред които най-важните са следните:

2. Функции на биологичната мембрана

- бариерни
- транспортни
- структурни
- енергетични
- рецепторно-регулаторни
- други (биосинтетични, секреторни)

Някои от функциите на мембраните ще разгледаме на примера на конкретни мембрани.

3. Плазмалема и тонопласт

Плазмалемата е цитоплазмена мембрана, която приляга плътно до клетъчната стена. Особеното в състава на плазмалемата е, че има относително по-високо съдържание на стерини, високо отношение на стерини към фосфолипиди и високо съдържание на наситени мастни киселини. Плазмалемата изпълнява редица функции – вече посочихме, че чрез плазмодезмите тя участва в комуникацията между клетките. Установено е, че в нея се синтезират редица компоненти, изграждащи клетъчната стена. В нея са разположени и редица компоненти на транспортните системи - канали, помпи и др., които подробно ще разгледаме в следваща лекция. Предполага се, че в нея са локализирани рецепторите на някои фитохормони – ауксини и цитокинини, както и на пигментната система фитохром, която регулира много фотобиологични процеси като индукция на цъфтеж, синтез на антоцианини и др. Плазмалемата взема също участие в секреторните процеси.

Тонопластът е мембрана обкръжаваща вакуолата. Ширината ѝ е по-малка от тази на плазмалемата и има силно изразен асиметричен строеж – липидния слой откъм

цитоплазмата е по-дебел от този към вакуолата. Тонопластът има по-голямо електрическо съпротивление от това на плазмалемата, което се обяснява със спецификата на разположените в него транспортни системи, които в голяма степен регулират осмотичните процеси и тургора на клетката.

4. Ендоплазматична мрежа (ЕПМ) и апарат на Голджи

ЕПМ представлява цитоплазматична мембранна система, която е свързана с плазмалемата, ядрената обвивка и с тонопаста. Изградена е от канали, цистерни и мехурчета и има лабилна структура. Има участъци, към които са прикрепени рибозоми – гранална ЕПМ и други без рибозоми – гладка ЕПМ. Отличава се с активна биосинтетична и транспортна функция. В грануларната част се синтезират белтъци, в гладката много въглехидрати, липиди и др. вещества. Участва и в процеси на детоксификация на вредни вещества. Чрез плазмодезмите участва в транспорта на веществата между клетките и в предаване на различни сигнали между тях.

Апаратът на Голджи представлява комплекс от 3 мембрани образувания – диктиозоми, везикули и междуцистерни тръбици. Диктиозомите представляват купчинка от мембранни дискове, свързани с тръбици, около които има везикули. Комплексът има 2 края – регенерационен и секреторен. Най-общо АГ осъществява образуването и растежа на мембраните, синтеза на различни органични вещества, необходими за клетъчната стена, както и различни слизести вещества.

Необходимо е да се отбележи, че мембранните образувания в клетката се намират в тясно функционално взаимодействие. От друга страна е установено, че те имат способност да се превръщат от един тип в друг поради принципно еднакъв им строеж.

Вакуола – Тя е специфичен орган за растителна клетка. В млади меристемни клетки има много малки вакуоли, които в завършила растежа си клетка се сливат в голяма централна вакуола. Тя заема около 80-90% от обема на клетката. Основно, вакуолите се образуват за сметка на сливане на разширени участъци от ЕПМ. Доказано е, че вакуолите могат да се образуват и чрез автофагия, т.е. обвиване на част от цитоплазмата с мембрани с последващо лизиране на включената хиалоплазма. Това се подпомага от ензимите, които са активни при киселата среда на вакуолата, рН = 4-5.

В сока на вакуолата се съдържат много и най-различни вещества – захари, ензими, пигменти, други органични вещества, както и редица йони като Na, K, Ca, Mg, Cl и др. Освен посочените вещества се съдържат и някои вещества, които се изолират от метаболизма като полифеноли, алкалоиди и гликозиди. Пигментът антоциан, който придава характерното оцветяване на плодовете и листата се съдържа във вакуолата. Някои органични вещества с промишлено значение като никотин (тютюн), танин, кахетин (чай), кофеин (кафето) се съдържат в клетъчния сок на вакуолата.

Вакуолата изпълнява следните 3 по-важни функции:

1. *Осмотична функция.* Концентрацията на разтворените във вакуолата вещества е от порядъка на 0.4-0.6 M, което отговаря на осмотичен потенциал от порядъка на 5 - 15 атмосфери. Осмотичният потенциал на клетъчния сок във вакуолата създава движеща сила за навлизането на вода в клетката по осмотичен път и това способства за поддържане на тургора на клетката.

2. *Изолираща функция.* Много вещества, които излизат от активния метаболизъм се натрупват във вакуолата.

3. *Запасяваща функция.* Тя служи като резерв на хранителни вещества, които при необходимост могат да се използват от клетката. Такива са основно различни захари, алейронови зърна и др. Много от тези вещества се използват от хората, например захарозата в захарното цвекло, органичните киселини в много плодове и др.