

# **Трофическая система почва-растение**

А. И. Попов

## **ТРОФОЛОГИЯ –**

междисциплинарная наука, предметом которой являются закономерности *ассимиляции*, т.е. поглощения, переработки и усвоения жизненно необходимых пищевых веществ на всех уровнях организации биологических систем – от уровня клетки, органа, организма до популяций, *биоценозов* и *биосферы* в целом [Уголев, 1991].



**Александр  
Михайлович  
Уголев  
(1926–1991)**

**ПИТАНИЕ** – первое необходимое условие продолжительного существования *биологических систем* любого иерархического уровня, которое достигается поступлением извне веществ, обеспечивающих пластические и энергетические потребности этих систем, т. к. жизнь на всех уровнях организации связана с расходом веществ и энергии.

**Питание** – совокупность процессов, связанных с поступлением и усвоением пищевых веществ.

**Питание** включает в себя добывание пищи, её поглощение, переработку (т. е. *пищеварение*), всасывание и дальнейшее усвоение.

Различают **два основных** типа *питания*: **экзотрофию** и **эндотрофию**.

Процессы **питания** базируются на двух фундаментальных принципах – **принципе универсальности строительных блоков** и **принципе универсальности функциональных блоков**.

Существует **автотрофное**, **гетеротрофное** и **миксотрофное** питание.

**ЭКЗОТРОФИЯ** – утилизация пищевых веществ, поступающих из окружающей среды.

**ЭНДОТРОФИЯ** – использование в качестве пищи внутренних резервов организма, т. е. веществ, содержащихся в депо или структурах различных клеток (“самопоедание”).

# АВТОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, АВТОТРОФЫ

1) организмы, синтезирующие из неорганических соединений органическое вещество (например, из  $\text{CO}_2$ , воды и минеральных солей) с использованием энергии Солнца (*гелиотрофы*) за счёт *фотосинтеза* или энергии, освобождающейся при химических реакциях (*хемотрофы*) – *хемосинтеза*;

2) организмы, использующие для построения своего тела  $\text{CO}_2$  в качестве единственного или главного источника углерода и обладающие как системой ферментов для ассимиляции  $\text{CO}_2$ , так и способностью синтезировать все компоненты клетки.

**ГЕТЕРОТРОФЫ** – организмы, использующие для питания только или преимущественно (для форм со смешанным питанием) органические вещества, произведённые другими видами, и, как правило (кроме видов со смешанным питанием), не способны синтезировать структурные фрагменты биологических макромолекул из неорганических составляющих.

Различают три типа **гетеротрофного**  
**питания:**

- 1) **сапрофитное**, или **осмотрофное**;
- 2) **голозойное**, или **анимальное (животное)**;
- 3) **паразитное (паразитарное)**.

**ОСМОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ** – *гетеротрофное* питание части живых организмов растворёнными органическими веществами, образующимися при деструкции *постмортальных* остатков или скоплений продуктов жизнедеятельности живых организмов.

**ПАРАЗИТНОЕ ПИТАНИЕ** – *гетеротрофное* питание соками и/или тканями тела других организмов.

**АНИМАЛЬНОЕ (ЖИВОТНОЕ) ПИТАНИЕ** – *гетеротрофное* питание частями тела других организмов.

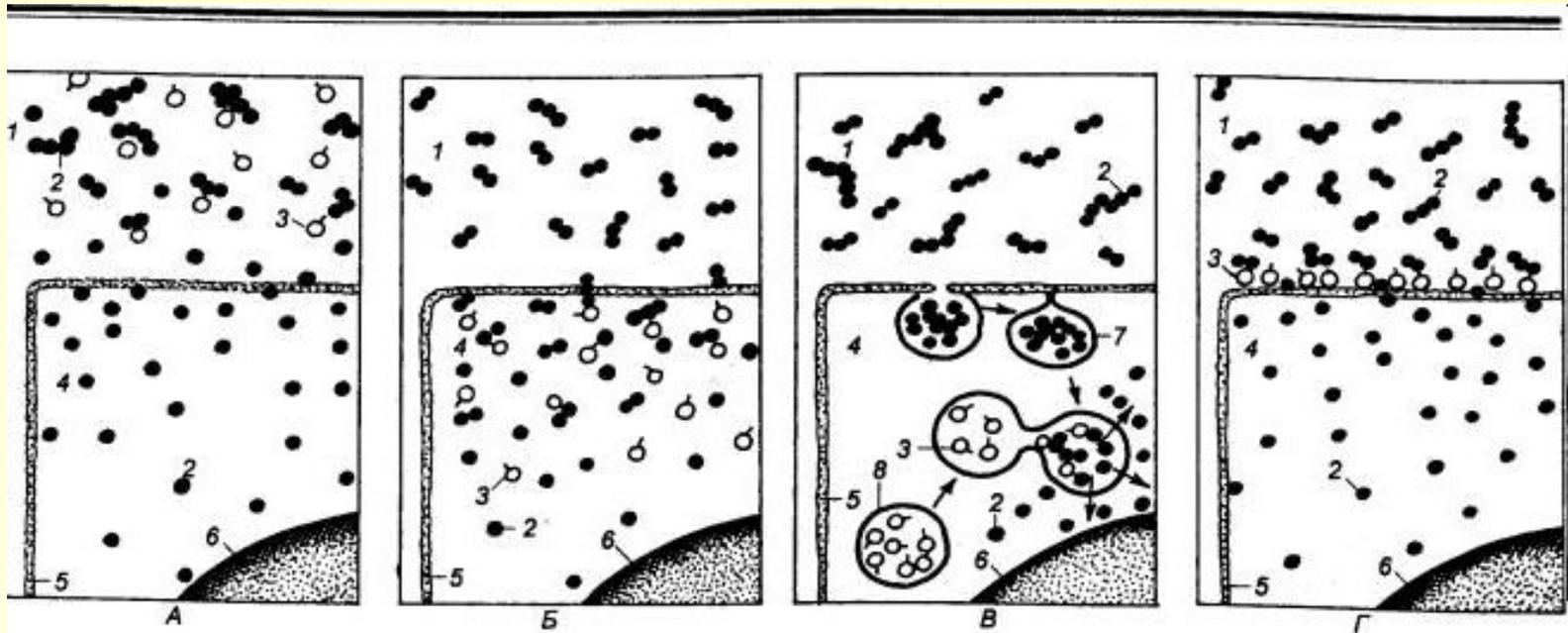
**ПИЩЕВАРЕНИЕ** – *деполимеризация* пищевых веществ.

В результате **пищеварения** разрушаются крупные молекулы *утилизируемой* пищи и образуются удоботранспортируемые формы.

Различают три основных типа **пищеварения**:

- **внеклеточное**,
- **внутриклеточное**,
- **мембранное**.

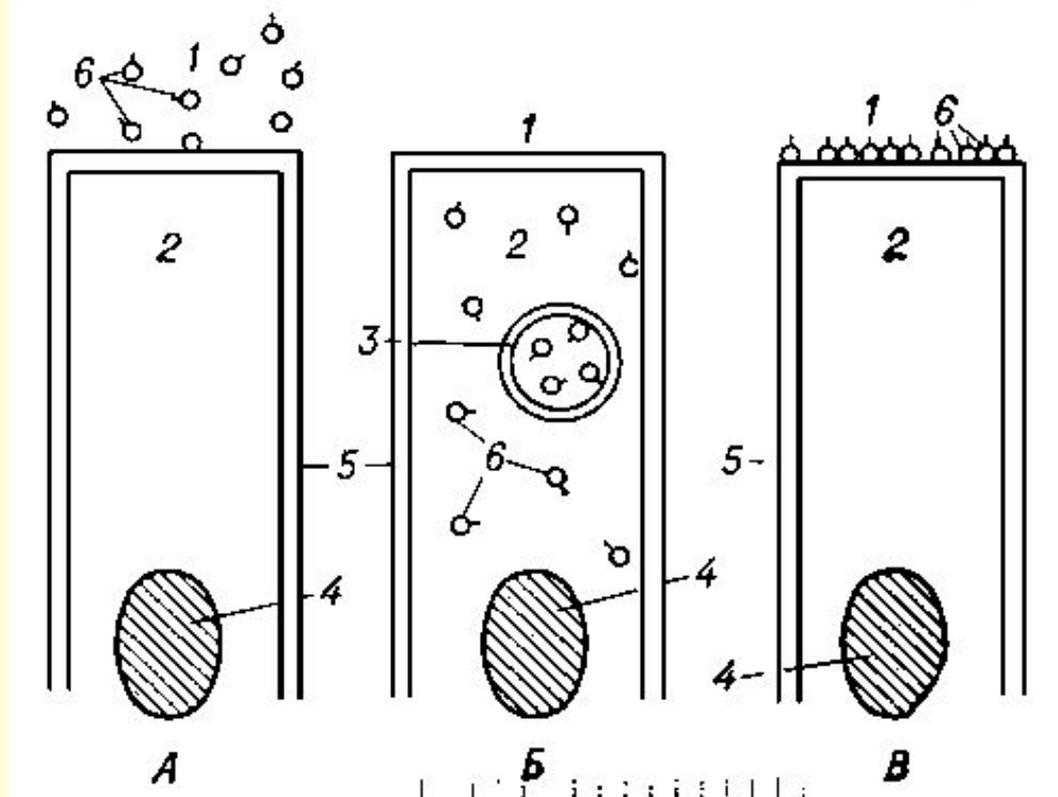
# Основные типы пищеварения



А – внеклеточное дистантное пищеварение; Б – внутриклеточное цитоплазматическое пищеварение; В – внутриклеточное вакуолярное, или внеплазматическое, пищеварение, связанное с эндоцитозом (фаго- или пинопитозом); Г – мембранное пищеварение.

1 – внеклеточная среда, 2 – субстраты и продукты их гидролиза, 3 – ферменты, 4 – внутриклеточная среда, 5 – мембрана, 6 – ядро, 7 – внутриклеточная пищеварительная вакуоль, 8 – мезосома.

# Локализация гидролиза пищевых веществ при различных типах пищеварения



А – внеклеточное, дистантное; Б – внутриклеточное и В – мембранное пищеварение;

1 – внеклеточная жидкость; 2 – внутриклеточная жидкость;

3 – внутриклеточная вакуоль; 4 – ядро; 5 – клеточная мембрана;

6 – ферменты.

# **ВНЕКЛЕТОЧНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ** –

*пищеварение*, которое осуществляется ферментами, секретлируемыми клеткой и действующими за её пределами.

При **внеклеточном пищеварении**, растворённые в водной фазе *экзоферменты* атакуют пищевые субстраты, разрушая при этом крупные молекулы и надмолекулярные агрегаты, т. е. обеспечивают начальные стадии *пищеварения*.

**Внеклеточное пищеварение** обнаружено у представителей **всех** *царств* клеточных организмов.

# **ВНУТРИКЛЕТОЧНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ –**

*пищеварение*, которое осуществляется внутри клетки с помощью *эндоферментов*.

**Внутриклеточное пищеварение** может быть разделено на два подтипа:

***молекулярное*** и ***везикулярное***.

**МОЛЕКУЛЯРНОЕ** **ВНУТРИКЛЕТОЧНОЕ**  
**ПИЩЕВАРЕНИЕ** – *пищеварение*, которое характеризуется тем, что ферменты, находящиеся в *цитоплазме*, гидролизуют проникающие в клетку небольшие молекулы, главным образом *олигомеры*, включая *димеры*, органических соединений.

**Молекулярное внутриклеточное пищеварение** выявлено у представителей **всех** *царств* клеточных организмов.

**ВЕЗИКУЛЯРНОЕ ВНУТРИКЛЕТОЧНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ** – *пищеварение, которое происходит в специальных везикулах, которые образуются в результате эндоцитоза (фагоцитоз и пиноцитоз).*

При **везикулярном внутриклеточном пищеварении** происходит впячивание участков *плазматической мембраны* клетки с постепенным отшнуровыванием *мембраны* и превращение их во внутриклеточную везикулярную структуру.

Как правило, такая *везикула* сливается с *лизосомой* с образованием *фагосомы*.

## ***Везикулярное внутриклеточное пищеварение***

можно также рассматривать и как механизм поглощения пищевых веществ клеткой, в том числе крупных молекул.

## ***Везикулярное внутриклеточное пищеварение***

отмечается лишь у эукариотов.

**МЕМБРАННОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ** – *пищеварение, которое происходит на границе внеклеточной и внутриклеточной сред и обладает некоторыми особенностями как *внеклеточного*, так и *внутриклеточного* пищеварения.*

**Мембранное пищеварение** малоэффективно по отношению к крупным молекулам и тем более надмолекулярным агрегатам.

Роль **мембранного пищеварения** увеличивается с уменьшением размера пищевых веществ.

**Мембранное пищеварение** обнаружено у представителей **всех** *царств* клеточных организмов.

**СИМБИОНТНОЕ ПИТАНИЕ** – такое питание, когда пищевые вещества разрушаются ферментами одних организмов-*симбионтов*, а другие организмы-*симбионты* поглощают вторичную пищу, состоящую из структур первых организмов-*симбионтов*.

Как правило, *симбионтное питание* происходит с *симбионтным пищеварением*.

# СИМБИОНТНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ —

пищеварение, которое осуществляется за счёт ферментов одних организмов, а образующиеся продукты деполимеризации пищевых веществ используются преимущественно другими организмами, являющиеся вместе с первыми *симбионтами*.

**ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА** – описание экосистемы с точки зрения *трофических уровней* – звеньев цепи питания организмов (например, фото- и хемосинтезирующие организмы – продуценты и потребители – консументы I, II и т. д. порядка)

**ТРОФИЧЕСКАЯ ЦЕПЬ** – пищевая цепь, цепь питания, взаимоотношения между организмами, через которые в экосистеме происходит *трансформация* вещества и энергии; группы особей (бактерии, грибы, растения и животные), связанные друг с другом отношением пища – потребитель.

В **трофической цепи** при переносе потенциальной энергии от звена к звену большая её часть (до 80-90 %) теряется в виде теплоты.

Поэтому число звеньев (видов) в **трофической цепи** обычно не превышает 4-5 и, очевидно, чем длиннее **трофическая цепь**, тем меньше продукция её последнего звена по отношению к продукции начального.

В состав пищи каждого вида входит обычно не один, а несколько или много видов, каждый из которых в свою очередь может служить пищей нескольким видам.

Поэтому *трофические* взаимоотношения видов в природе точнее передаются термином ***трофическая сеть*** (или ***паутина***).

Представление о **трофической цепи** сохраняет своё значение, когда оказывается возможным разнести всех членов сообщества по отдельным звеньям цепи – *трофическим уровням*.

Существует 2 основных типа **трофических цепей** – *пастбищные* и *детритные*.

В пастбищной **трофической цепи** (цепь выедания) основу составляют автотрофные организмы, затем идут потребляющие их растительноядные животные (например, зоопланктон, питающийся фитопланктоном), потом хищники (консументы) 1-го порядка. Особенно длинны **трофические цепи** в океане, где многие виды (например, тунцы) занимают место консументов 4-го порядка.

В детритных **трофических цепях** (цепи разложения), наиболее распространенных в лесах, большая часть продукции растений не потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает, подвергаясь затем разложению *сапротрофными* организмами и минерализации.

Таким образом, детритные **трофические цепи** начинаются с *детрита*, затем к *микроорганизмам*, которые им питаются, а затем к детритофагам и к их потребителям – хищникам.

**ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ** – совокупность организмов, объединяемых типом питания.

Представление о **трофическом уровне** позволяет понять динамику потока энергии и определяющую его трофическую структуру.

В наземных *экосистемах* **уменьшение** количества доступной **энергии** обычно сопровождается **уменьшением биомассы** и численности особей на каждом **трофическом уровне**.

**ТРОФОСФЕРА** – биосфера, состоящая из различных *трофоценозов*.

Перенос вещества и энергии по **трофическим цепям** осуществляется вследствие **универсальности строительных и функциональных блоков**.

Процессы, протекающие в **трофосфере**, весьма разнообразны:

- **продуцирование биомассы, её миграция и последовательное превращение,**
- **постепенное разрушение биомассы и включение высвобожденных элементов в начальные звенья круговорота.**

**ТРОФОЦЕНОЗ** – биоценоз или экосистема, в которых живые организмы сочетаются по функциональному месту в круговороте веществ.

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ** – относительное количество энергии, передающейся от одного *трофического уровня* к другому.

**ТРОФИЧНОСТЬ** (от греч. *trophē* – пища, питание) – питательные свойства пищевого субстрата или организма, заключающиеся в их способности быть *ассимилированными*.

**ФАГИЧНОСТЬ** (от греч. *phagos* – пожирающий) – доступность пищевого *субстрата* или организма для других организмов в качестве источника пищи.

**ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА РАСТЕНИЙ**, или **ФИТОНУТРИЕНТЫ** – минеральные, органико-минеральные и органические вещества, необходимые для жизнедеятельности растений.

# Трофосистема почва-растение

Атмосфера

Физиологически активная радиация

Фотосинтез

O<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub>

N<sub>2</sub>

**ВЫСШИЕ ЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕНИЯ**

Нутриенты:  
органические  
органоминеральные,  
минеральные

Опад и отпад

**Твёрдая фаза почвы**

Почвенное органическое вещество

Органоминеральные соединения

Минеральная часть почвы

Окисление

Диффузия

Газообразные продукты метаболизма и трансформации

Продукты трансформации

Отмершие остатки и экскременты

Газообразные продукты метаболизма

Н-фиксация

Дыхание

Корневые выделения

Продукты трансформации

Органические, органоминеральные, минеральные продукты метаболизма биоты и трансформации

Продукты ресинтеза

Жидкие выделения

**“Живая” фаза почвы – комплекс почвенных живых организмов**

Бактерии

Грибы

Протисты

Животные-геобиоты

Газообразные продукты трансформации

Окисление

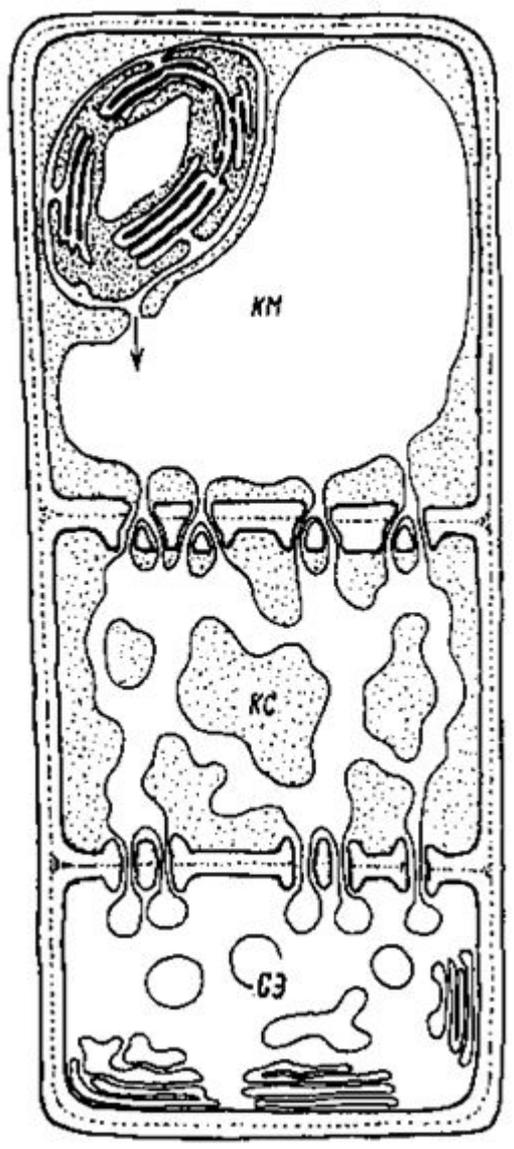
Жидкая фаза почвы

Газообразная фаза почвы

Схема функционирования системы почва-растение

# Типы транспортной системы растений

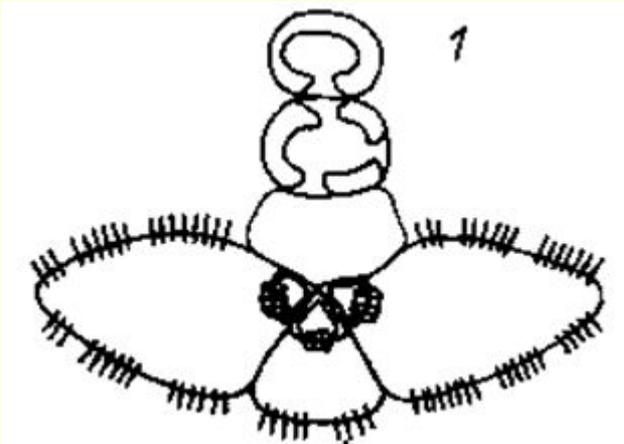
# 1. Открытый тип транспортной системы растений



Проводящий пучок древесного типа с открытой флоэмой, блоки которой развернуты тангентально относительно ксилемы.

Спутники ситовидных элементов бесцветные (гетеротрофные), симпластически связанные с клетками мезофилла.

# 1. Открытый тип транспортной системы растений



Спутники ситовидных элементов бесцветные (гетеротрофные), симпластически связанные с клетками мезофилла.

Среди них выделяются крупные краевые (промежуточные) клетки с особенно многочисленными плазмодесмами, собранными в плазмодесменные поля на стенках, общих с клетками мезофилла.

# 1. Открытый тип транспортной системы растений

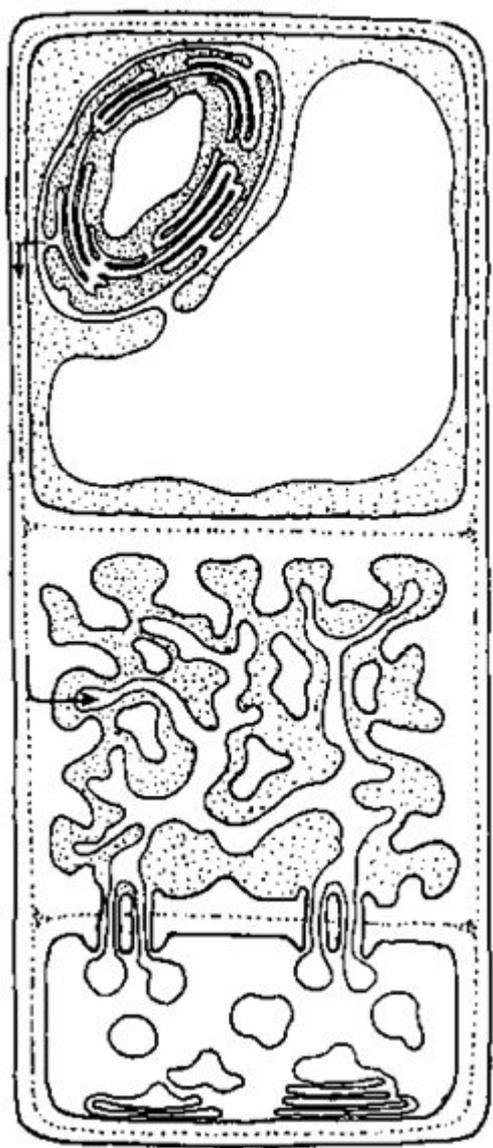
Развитие флоэмы начинается с антиклинальных делений инициальной клетки.

Преобладающий путь загрузки флоэмы – симпластический.

Состав флоэмного экссудата сложный, с высоким содержанием олигосахаридов, сахароспиртов, аминокислот.

Современные тропические виды и виды тропического происхождения.

## 2. **Закрытый тип** транспортной системы растений



Проводящий пучок травянистого типа с закрытой относительно мезофилла флоэмой и радиальным расположением флоэмных блоков. Спутники ситовидных элементов зелёные (автотрофные), изолированные от клеток мезофилла или обкладки пучка (с очень малым числом плазмодесм в этом направлении или совсем без них).

## 2. **Закрытый тип** транспортной системы растений

Флоэма загружается в основном через апопласт, в составе флоэмного экссудата доминирует сахароза.

В пределах закрытого типа по структурным признакам четко выделяется несколько подтипов.

Развитие флоэмы начинается серией периклиналильных делений инициальной клетки.

Их различия по функциональным и биохимическим признакам менее принципиальны:

для всех характерна апопластическая загрузка и соответствующий ей состав флоэмного экссудата.

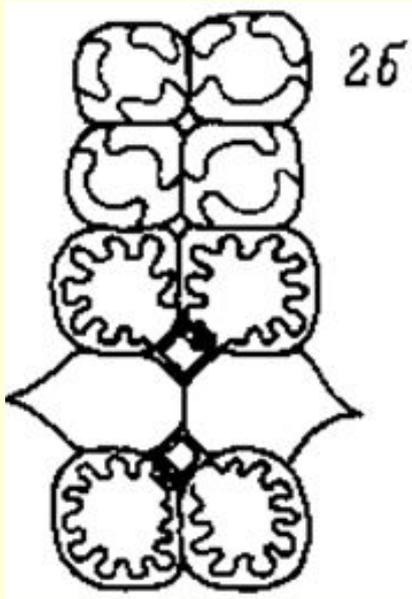
## 2а. Примитивный подтип закрытой транспортной системы растений



Спутники ситовидных элементов имеют гладкую изнутри оболочку.

Травы, деревья и кустарники умеренного пояса.

## 26. Продвинутый подтип закрытой транспортной системы растений

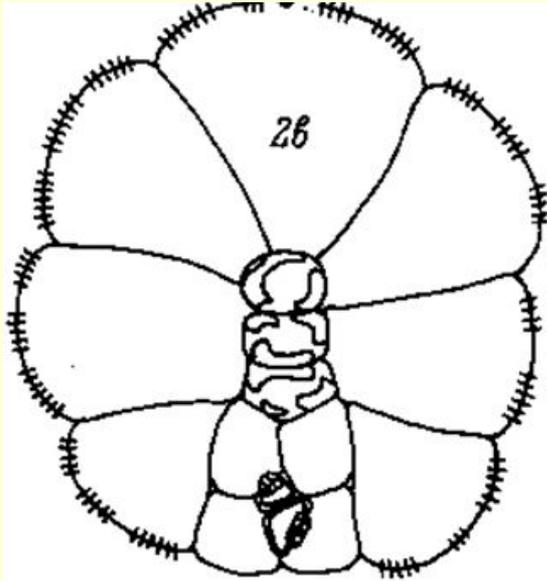


Спутники ситовидных элементов — передаточные клетки.

Они имеют протуберанцы или лабиринт оболочки, увеличивающие поглощающую поверхность клеток и интенсифицирующие вследствие этого загрузку флоэмы через апопласт.

Эфемеры и эфемероиды, растения высокогорий и высоких широт.

## 2в. Комбинированный подтип закрытой транспортной системы растений



Проводящий пучок имеет специализированную хлоренхимную обкладку (корону). Клетки обкладки расположены между мезофиллом и спутниками ситовидных элементов.

Они симпластически связаны с мезофиллом, но, как правило, не имеют симпластических контактов с флоэмой.

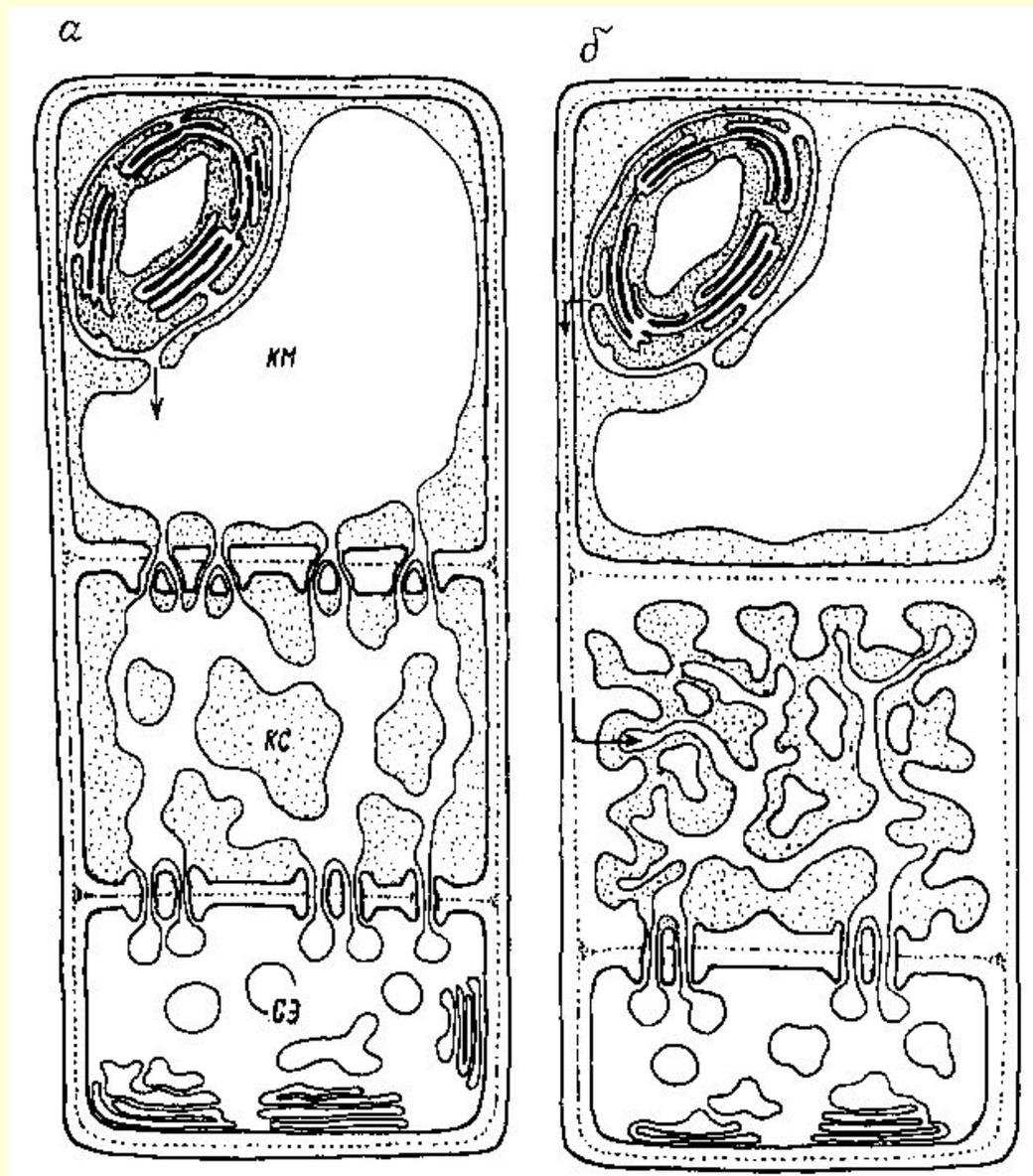
Спутники обычные для закрытой флоэмы (гладкие изнутри, реже с протуберанцами).

## **2в. Комбинированный подтип закрытой транспортной системы растений**

Загрузка флоэмы более сложная, комбинированная, с последовательным чередованием симпластических и апопластических этапов.

Травы саванн, жарких пустынь, солончаков, мангров.

# Типы транспортной системы растений



# Транспортные коммуникации и функциональная специфика терминалей

а. **Открытая флоэма**

б. **Закрытая флоэма**

*Путь загрузки:*

Симпластический

Апопластический

*Транспортные формы сахаров:*

Разные

Сахароза

*Энергетика загрузки:*

Темновое дыхание

Темновое дыхание + гликолиз

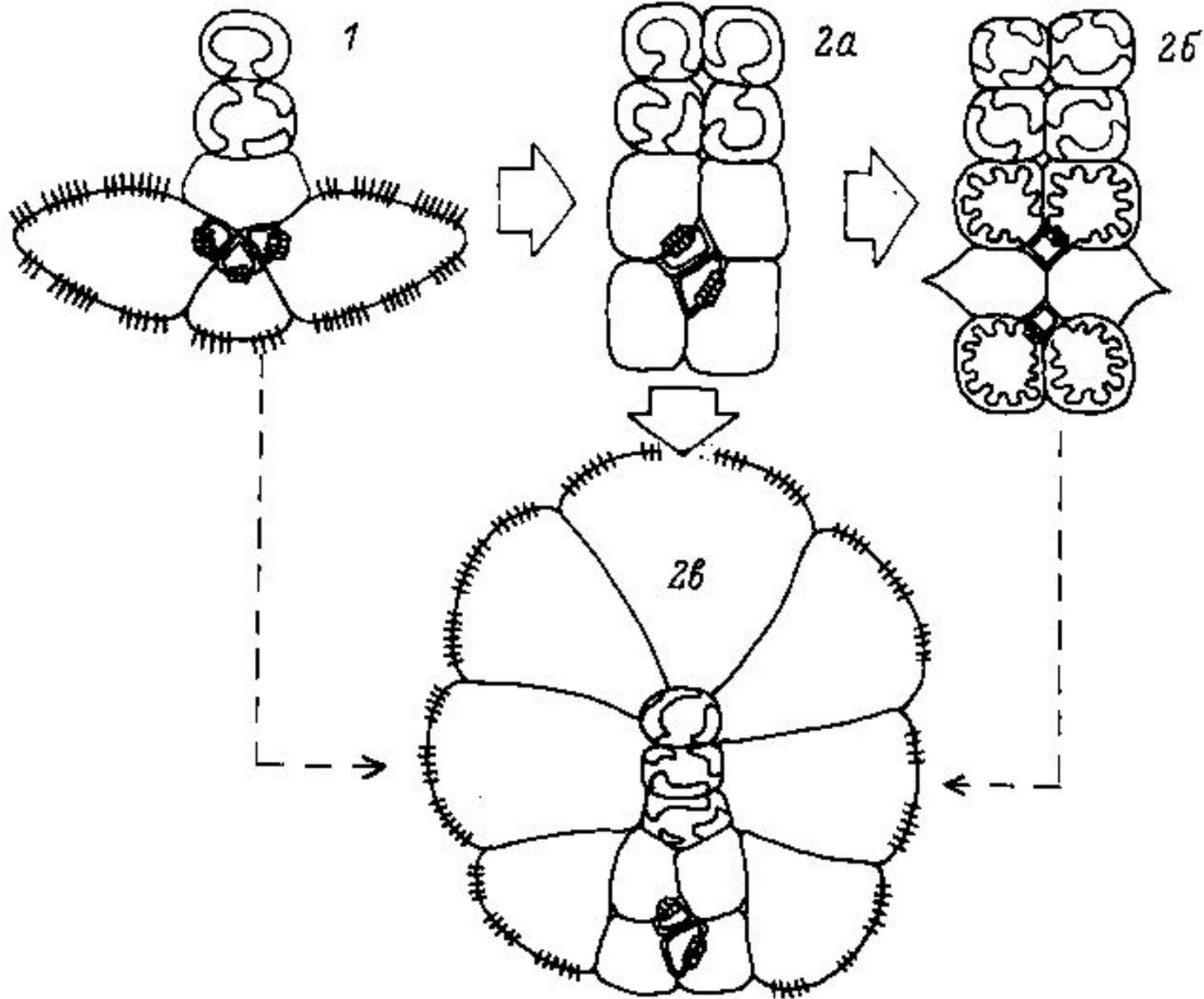
*Последовательность промежуточного депонирования сахаров:*

- 1) Растворимые сахара в вакуолях
- 2) Крахмал в строме пластид

- 1) Крахмал в строме пластид
- 2) Растворимые сахара в вакуолях

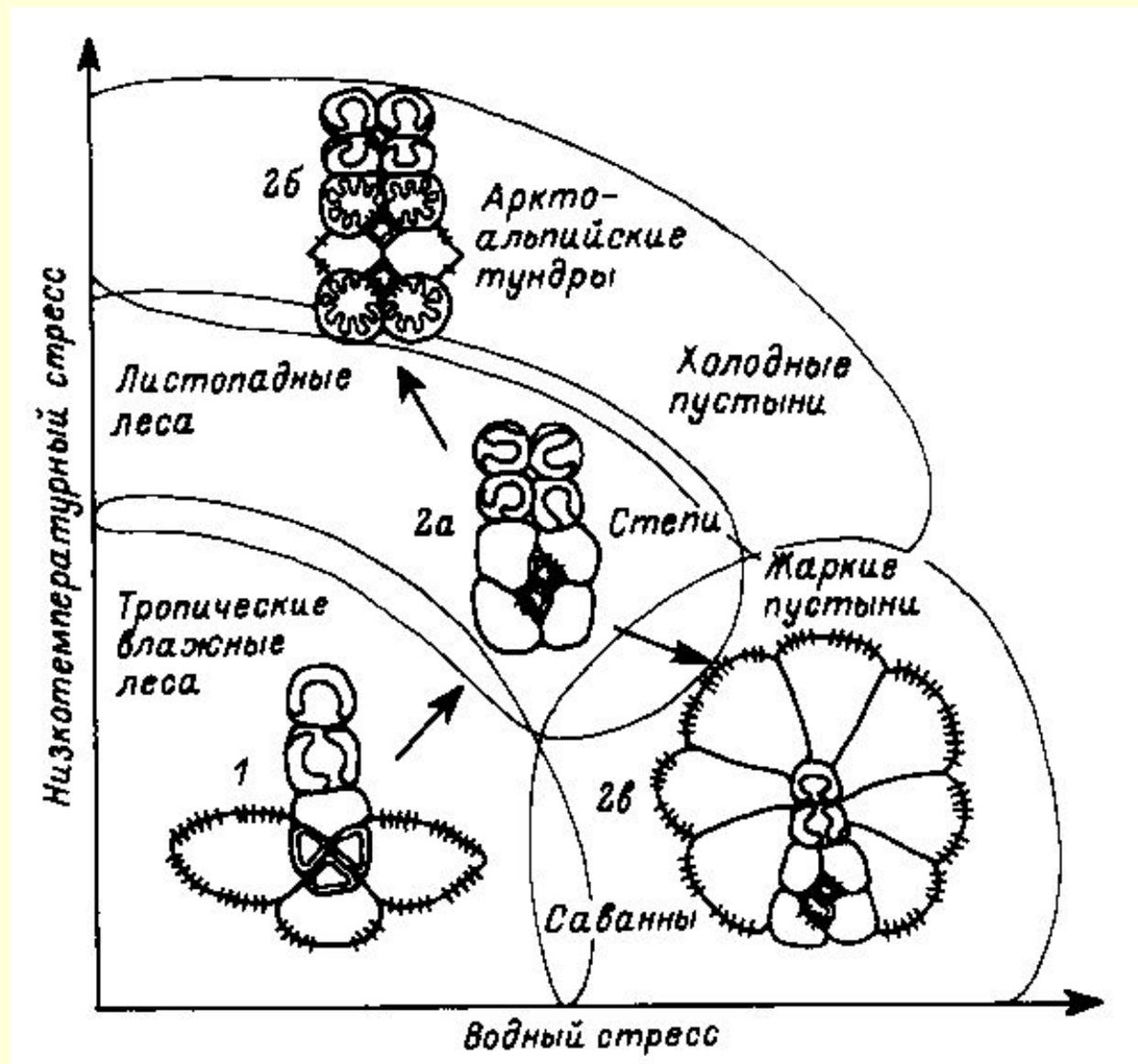
Открытая флоэма

Закрытая флоэма



Типы  
терми-  
нальной  
флоэмы  
листа и  
их  
эволю-  
ционные  
взаимо-  
отноше-  
ния

# Экологическое распределение типов терминальной флоэмы



**Благодарю  
за внимание!**