**Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов**

1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке

2 Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани

3 Влияние на дыхание внешних факторов

4 Роль дыхания в продукционном процессе

**1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке.** На основании изложенного вытекает следующее определение дыхания: дыхание – это совокупность координированных последовательно протекающих экзергонических окислительно - восстановительных реакций, ведущих к освобождению энергии сложных органических веществ и фиксированию ее в богатых энергией связях АТФ, используемых клеткой для выполнения работы. Места синтеза АТФ – сопрягающие мембраны крист в митохондриях.

При дыхании органические вещества, прежде всего сахара (глюкоза), окисляются в результате дегидрирования (потери водорода), а углекислый газ образуется при декарбоксилировании органических кислот. Углекислый газ выделяется, а водород восстанавливает коферменты.

Кислород воздуха нужен для окисления восстановленных коферментов, а не для самого дыхательного субстрата, он нужен как акцептор электронов, транспортируемых от восстановленных коферментов. Углерод дыхательного субстрата не соединяется с кислородом воздуха.

Дыхание – поставщик энергии и восстановленных коферментов для работы клетки. При окислении восстановленных коферментов в дыхательной цепи образуется АТФ. Восстановленные коферменты могут быть донорами водорода для восстановительных реакций.

Энергия освобождается и при гидролизе полисахаридов, белков, но в значительно меньшем количестве. Для корней, клубней, незеленых частей стеблей дыхание является главным источником энергии.

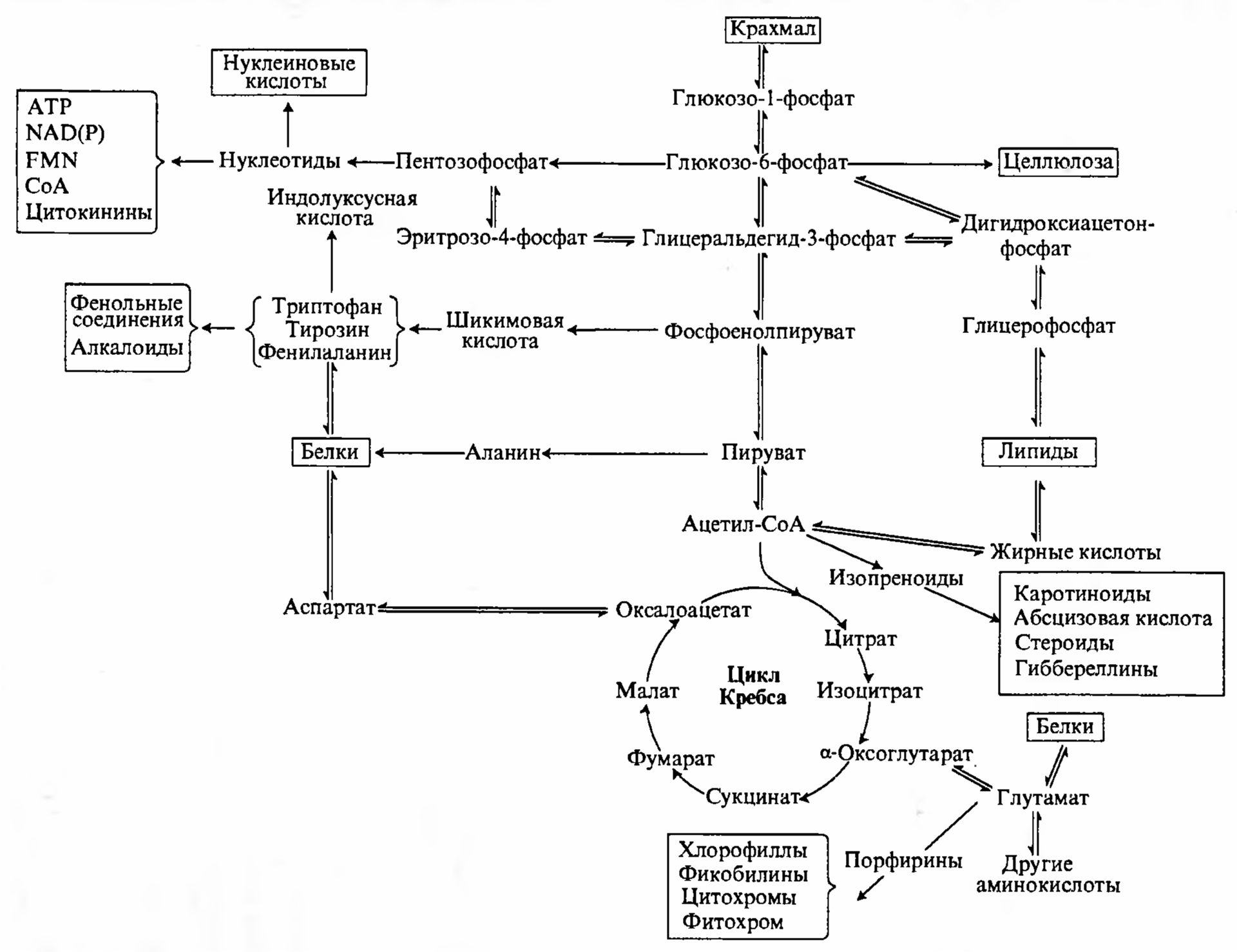
Независимо от того, по какому пути идет расщепление углеводов, промежуточные продукты этого расщепления часто используются для синтеза других веществ, а не превращаются обязательно в углекислый газ и воду. Следовательно, дыхание одновременно является источником промежуточных веществ.

Дыхание – центральный процесс обмена веществ, объединяющий обмен углеводов, жиров и белков. Промежуточные продукты цикла Кребса, образующиеся в результате окисления глюкозы: α-кетоглутарат, фумарат, оксалоацетат – могут в результате восстановительного аминирования превращаться соответственно в глутамат, аланин или аспартат. Участие одних и тех же веществ в различных циклах делает возможным переключение с одного цикла на другой в зависимости от потребностей клетки. Некоторые промежуточные продукты гликолиза могут участвовать в темновой фазе фотосинтеза.

Поставляя в клетку АТФ, дыхание является регулятором процессов, идущих с затратой энергии, таких как поглощение и транспорт воды и солей, синтез и транспорт органических веществ. Чем быстрее происходят превращения веществ в цикле, тем больше может синтезироваться АТФ, тем быстрее пойдут указанные процессы.

Регуляторная роль дыхания хорошо видна при прорастании семян. Сначала при поглощении воды активируются ферменты пентозофосфатного окислительного цикла, увеличивается интенсивность дыхания, а уже потом начинает расти корешок. Интенсивность дыхания прорастающих семян в сотни раз больше, чем покоящихся. Для роста нужен строительный материал – органические вещества, а для их синтеза – АТФ и восстановленные коферменты.

Скорость образования АТФ и других макроэргических соединений влияет на интенсивность биосинтезов. Чем больше содержание ацетил-КоА, тем быстрее может идти синтез жиров. Существует тесная связь между активностью дыхательных ферментов, например цитохром-оксидазы, и синтезом хлорофилла.



Итак, главные функции дыхания – освобождение энергии, необходимой для работы клетки; образование промежуточных веществ, используемых для синтеза других соединений, и регуляция различных процессов.

В зеленых клетках одновременно происходят дыхание и фотосинтез. Если сравнить суммарные уравнения этих двух процессов: 6СО2 + 6Н2О → С6Н12О6 + 6О2 и С6Н12О6 + 6О2 → 6СО2 + 6Н2О, то они кажутся противоположными.

Однако в действительности между этими процессами много общего. Так, во время фотосинтеза и дыхания идет транспорт электронов, переносчики которых локализованы в мембранах. Транспорт электронов сопряжен с образованием АТФ, т.е. с превращением энергии. Дыхание и фотосинтез имеют одинаковые промежуточные вещества: ФГК, ФГА, рибулозу, ПВК, ФЕП, малат и др. Это говорит о возможности переключения с одного процесса на другой. И дыхание, и фотосинтез – это процессы окисления и восстановления, распада и синтеза веществ. Обязательным участником обоих процессов является вода.

Однако между дыханием и фотосинтезом существуют и различия. Фотосинтез происходит только днем, дыхание – круглосуточно. В процессе фотосинтеза образуются органические вещества, а в процессе дыхания они распадаются. Укорочение углеродной цепи при дыхании происходит в результате декарбоксилирования вещества, а для фотосинтеза характерна обратная реакция – карбоксилирование. При фотосинтезе АТФ образуется за счет поглощенного света (фотосинтетическое фосфорилирование), при дыхании – за счет энергии, освобождающейся при окислении тех или иных веществ (субстратное и окислительное фосфорилирование). Конечные продукты фотосинтеза, например углеводы, являются дыхательным субстратом. Митохондриальный АТФ используется для реакций, протекающих в разных частях клетки; хлоропластный АТФ расходуется главным образом (97 %) на процессы, идущие в них самих.

Фотосинтез – процесс уникальный, локализованный в зеленых клетках; дыхание – процесс универсальный, характерный для всех живых организмов Земли. Исключение составляет небольшая группа анаэробов.

Дыхание идет во всех живых клетках. Физиолого-биохимические механизмы дыхания являются общими для растений, животных, человека, для одноклеточных и многоклеточных организмов. Это лишний раз подтверждает мысль А. Сент-Дьердьи (Венгрия, 1960) о том, что жизнь при всем ее многообразии строится на небольшом количестве принципов.

Итак, несмотря на огромное многообразие растений и животных, населяющих нашу планету, способы добывания ими энергии одинаковы: фотосинтез, гликолиз, цикл Кребса, пентозофосфатный окислительный цикл. Это лишний раз подчеркивает единство происхождения органического мира. Гликолиз – анаэробный процесс – филогенетически, вероятно, был первым поставщиком энергии для клетки. Фотосинтез, появившись в эволюции позднее, обогатил атмосферу кислородом и стало возможным аэробное дыхание. Гликолиз идет в цитозоле и нуклеоплазме, для фотосинтеза и других процессов дыхания нужны мембраны. Следовательно, усложнение строения клетки шло одновременно с эволюцией способов добывания энергии.

**2 Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани.** Дыхание на уровне целого растения является интегральным показателем, значение которого может сильно варьировать в зависимости от объекта, стадии онтогенеза, физиологического состояния и действия факторов окружающей среды. Интенсивность и эффективность дыхания во многом определяют рост и накопление растением биомассы. Эти показатели, во многом определяющие продуктивность растений, зависят от количественных затрат дыхательного субстрата, с одной стороны, **на рост**, а с другой – **на обновление, или поддержание** биомассы. С этой точки зрения в физиологии растений существуют такие понятия, как **дыхание роста** и **дыхание поддержания**. Дыхание поддержания снабжает метаболитами и энергией процессы, связанные с обновлением и организацией уже существующей биомассы, тогда как дыхание роста обеспечивает энергией и метаболитами новообразование биомассы, т.е. рост. Количественно оценить вклад обоих составляющих в общее дыхание довольно сложно. Для этой цели сравнивают интенсивность дыхания растения в условиях оптимального роста и при условиях, когда рост экспериментально подавлен. Например, варьируют условия освещения: выращенные в оптимальных условиях растения затем выдерживают в темноте. После того как дыхание в темноте стабилизируется, его уровень принимают за дыхание поддержания. Близок по смыслу и другой способ, когда растения с полной питательной среды переносят на среду, лишенную азота. В таких условиях рост растений прекращается из-за отсутствия азота, и уровень дыхания принимается за дыхание поддержания. При стрессах разной природы рост растений, как правило, тормозится, однако интенсивность дыхания остается прежней или даже усиливается. Это говорит о том, что при адаптации к стрессу увеличиваются энергозатраты на поддержание биомассы и выживание.

**Зависимость дыхания от внутренних факторов**. О зависимости ДК от природы субстрата дыхания мы говорили на прошлой лекции. С интенсивностью дыхания достаточно тесно коррелирует **содержание углеводов** главным образом растворимых сахаров. Тесная корреляция между содержанием углеводов и ИД со­храняется обычно в том случае, если в суммарном дыхании доминирует дыхание роста, что происходит в активно растущих тканях или листьях, непосредственно снабжающих плодоэлементы ассимилятами при усиленном спросе со стороны акцептора. После завершения роста и в стареющих тканях, дыхание которых представлено главным образом дыханием поддержания, корреляция между указанными параметрами быстро ослабевает.

**Донорно-акцепторные отношения.** В механизме связи между донором, проводящей системой и акцептором важное место занимает дыхание. Активность фотосинтетического аппарата (донор ассимилятов) определяется аттрагирующей способностью растущих органов (акцептор). Так, скорость роста корней при дефиците влаги, как и их вклад в общую биомассу растения, выше у сортов, устойчивых к засухе, чем у более чувствительных. Это обусловлено импортом в корни растений устойчивых сортов большего количества ассимилятов, используемых как на рост, так и на более активное дыхание.

Сильная аттрагирующая способность корней, в свою очередь, обусловливает более высокую ИФ и скорость дыхания поддержания листьев у устойчивого сорта. Тесная связь между ИФ и дыханием поддержания листьев объясняется тем, что последнее обеспечивает энергией обновление «отработавших» фотосинтети­ческих структур и способствует сохранению более активного фотосинтетического аппарата у устойчивого сорта при дефиците влаги. Таким образом, характер регуляции дыхания определяется соотношением роста и фотосинтеза растения или связями между акцепторными и донорными тканями в конкретных условиях выращивания. Потребности акцептора (роста) являются при этом доминирующими.

Проводящая система играет активную роль в транспорте ассимилятов от донора к акцептору, что подтверждается ее высокой ИД. До 5 % транспортируемого по флоэме углерода затрачивается на процессы дыхания, а 95 % поступают к акцептору. Около трети от указанных затрат (1,5–1,7 %) приходится на загрузку флоэмных окончаний сахарозой в донорной ткани.

С возрастанием ИД аттрагирующих органов, усиливаются приток к ним ассимилятов и рост. При этом аттрагирующая способность органов зависит не только от использования самих ассимилятов на рост, но и от того, насколько сильное дыхание сопровождает этот процесс. Поэтому по ИД роста можно судить о скорости роста аттрагирующего органа или всего растения.

**Возраст.** Жизненный цикл у большинства растений начинается с прорастания семени. Сухие *семена* обычно поглощают мало кислорода. Однако по мере набухания скорость поглощения О2 (выделения СО2) семенами увеличивается, достигая наибольших значений в период интенсивного роста зародыша.

ИД *листьев,* максимальная в молодом возрасте, снижается по мере уменьшения скорости роста. При старении листьев на растениях часто наблюдается временное увеличение ИД, хотя и менее выраженное в сравнении с климактери­ческой активацией дыхания у сочных плодов. Одновременно в этот период усиливается выделение этилена листьями, что указывает на связь между этими процессами.

ИД *корней,* как и листьев, по мере старения растений уменьшается, а в расчете на целый орган быстро увеличивается в фазе вегетативного роста, остается постоянной от цветения до начала налива зерна, а затем снижается к фазе уборочной спелости. Динамика дыхания корня в онтогенезе растения аналогична ди­намике фотосинтеза целого растения, имеющей форму колоколообразной кривой с максимумом в фазе цветения генеративных органов.

В среднем за вегетацию к корням поступает 30–35 % ассимилятов, образованных в листьях при фотосинтезе. Около 1/3 этого количества затрачивается на дыхание корней, а остальное – на рост. Интенсивность дыхания в расчете на единицу массы *целого растения* уменьшается по мере старения, что объясняется как снижением дыхания роста в результате уменьшения скорости роста, так и уменьшением дыхания поддержания.

**3 Влияние на дыхание внешних факторов.** В отличие от других живых систем растения не могут хорошо стабилизировать свою внутреннюю среду, поэтому изменяющиеся условия окружающей среды оказывают заметное влияние на процессы дыхания.

**Влияние газового состава среды**. В атмосфере значительно больше кислорода (21 %), чем углекислого газа (0,03 – 0,045 %), поэтому в наземных растениях дыхание побегов только в исключительных случаях лимитируется недостатком О2. Так, при снижении содержания кислорода в воздухе до 9 % проростки пшеницы выделяли СО2 и поглощали О2 почти с той же скоростью, как и в обычной атмосфере. Только при снижении содержания кислорода до 3 % происходило сильное снижение поглощения О2. Интенсивность дыхания зависит не столько от газового состава окружающей среды, сколько от скорости поступления О2 в ткани.

В корневой зоне часто наблюдается нехватка О2, особенно на тяжелых, влажных и заболоченных почвах. Короткий анаэробиоз растения переносят без трудностей и быстро восстанавливают дыхание. Продолжительный анаэробиоз вызывает гибель растений.

В анаэробных условиях происходит гликолиз, а затем спиртовое (иногда молочнокислое) брожение. Накопление образующегося спирта приводит к повреждению клеточных мембран, и их проницаемость к различным веществам увеличивается. Отсутствие в этих условиях цикла Кребса и пентозофосфатного цикла вызывает нехватку промежуточных продуктов, необходимых для синтеза веществ. Резко снижается синтез АТФ, так как для работы ЭТЦ дыхания нужен кислород; с другой стороны, изменение проницаемости внутренней мембраны митохондрий также приводит к ингибированию синтеза АТФ.

При нехватке кислорода СО2 продолжает выделяться с той же скоростью, как и в аэробных условиях, что и увеличивает дыхательный коэффициент. Этот пример отражает факт независимости процессов выделения СО2 и поглощения О2; эти процессы катализируются разными ферментами: поглощение О2 зависит от активности оксидаз, а выделение СО2 – от активности декарбоксилаз.

В растениях в анаэробных условиях вырабатываются разные приспособления. Например, развивается поверхностная корневая система. У сахарного тростника, растущего в условиях затопления, образуются придаточные корни на узлах, которые находятся вблизи уровня воды. У риса образуется специальная паренхима – аэренхима, которая содержит большие межклетники. Это облегчает транспорт газов и служит резервуаром кислорода, который необходим для дыхания тканей.

Большие дозы СО2 подавляют и даже задерживают дыхание. Подавление дыхания в условиях высокой концентрации СО2 связано с закрытием устьиц в листьях, а также ингибированием ферментов.

**Влияние влажности**. Большое влияние на интенсивность дыхания оказывает содержание воды в тканях растений или органах. От количества воды зависит размер устьичных щелей, через которые идет газообмен, коллоидное состояние протоплазмы, структура мембран, активность ферментов. Особенно реагируют на изменение содержания воды в цитоплазме ферменты, активирующие О2 воздуха, например цитохромоксидаза. Кислород воды участвует в окислении дыхательного субстрата. Увеличение оводненности ткани по-разному влияет на интенсивность дыхания разных органов растений. Например, сухие семена резко увеличивают интенсивность дыхания. Наоборот, процесс постепенного уменьшения интенсивности дыхания наблюдается при высыхании семян в результате их поспевания.

Листья, наоборот, уменьшают интенсивность дыхания при увеличении оводненности их клеток выше оптимального уровня. Это объясняется тем, что заполнение водой межклетников препятствует диффузии кислорода в клетку.

**Влияние температуры**. Дыхание происходит в широком диапазоне температур, от -25 до +50, +60 °С. В основе зависимости дыхания от температуры лежит изменение активности ферментов от этого фактора. Как известно, ферментативная активность характеризуется тремя кардинальными точками: минимальной, оптимальной и максимальной. Это правило распространяется и на дыхание. Минимальной считается температура, ниже которой дыхание в тканях не происходит, оптимальной – температура, при которой дыхание идет с наибольшей интенсивностью, а максимальной – та, выше которой дыхание прекращается. Для большинства растений минимальна температура, близкая к нулю. Однако у многих **деревьев** дыхание идет довольно интенсивно при температуре -10 и даже -25 °С. Оптимальная температура +37, +38 °С, максимальная – +50, +60 °С. При длительном нахождении ткани в условиях оптимальной температуры (более 6 ч) оптимум сдвигается на 20-25 °С.

Реакция дыхания на температуру зависит от происхождения видов: северные растения дышат интенсивнее при низких температурах, а южные – при высоких.

Увеличение интенсивности дыхания по мере повышения температуры от нуля до оптимума объясняют увеличением активности ферментов. Таким образом, температура играет роль регулятора.

Причиной уменьшения дыхания при температурах выше оптимальных является разъединение ферментативных процессов, что приводит к накоплению вредных продуктов, которые повреждают мембрану. Высокие температуры вызывают дезактивацию ферментов, набухание митохондрий, разрушение крист, что в свою очередь нарушает транспорт электронов.

Если сравнить температурную кривую дыхания с таковой для фотосинтеза, то увидим, что у первой оптимум сдвинут в сторону повышенных температур.

Таким образом, при повышенных температурах соотношение дыхания и фотосинтеза нарушается. Интенсивность дыхания может даже превысить интенсивность фотосинтеза. Это приводит к частичному торможению роста и может вызвать снижение урожая.

Влияние температуры на интенсивность дыхания зависит от содержания воды в клетках. Увеличение температуры оказывает минимальное влияние на интенсивность дыхания при низкой влажности тканей.

Таким образом, хранить семена надо при минимальном содержании воды в тканях.

**Влияние химических и механических раздражителей**. Экспериментальным путем установлено, что наблюдаются резкие изменения интенсивности дыхания при действии на растения ядовитых и наркотических веществ. В малых дозах многие вещества стимулируют интенсивность дыхания в 1,5-3 раза, а в больших – подавляют. Стимулирующее действие на дыхание оказывают не только яды, но и некоторые безвредные вещества, взятые в больших концентрациях, например нейтральные соли щелочных и щелочно-земельных металлов, вызывающие временное повышение активности дыхания, которое затем возвращается к первоначальному уровню.

Раздражителями могут быть не только химические вещества, но физические и механические факторы. Так, простой изгиб или натирание листа на протяжении одной минуты увеличивают интенсивность дыхания, например у лавровишневых, в два раза. Наблюдается увеличение интенсивности дыхания в результате ранения растений, в частности во время сбора урожая.

**Минеральные вещества**. Солевой состав среды влияет на интенсивность дыхания. Добавление солей в водную среду при выращивании проростков приводит к усилению дыхания. Этот эффект получил название «***солевое дыхание***» Возможно, что этот эффект обусловлен усилением обмена веществ, обеспечивающего энергией активный транспорт ионов корнем.

**Влияние света** на митохондриальное дыхание до сих пор изучено недостаточно. Особенно тяжело изучать дыхание зеленых клеток, так как одновременно идущие процессы фотосинтеза имеют интенсивность в несколько раз большую. Кроме того, растения дышат не только ночью, но и днем.

Доказательством того, что на свету интенсивность дыхания увеличивается, является следующий факт: сразу же после затемнения растений интенсивность дыхания на протяжении нескольких секунд была вдвое выше, чем в последующий период. Дальнейшие опыты показали, что интенсивность дыхания зависит и от качества света. При увеличении освещенности наземных листьев синими лучами наблюдали рост интенсивности дыхания. Красный свет не оказывает такого действия. Это связывают с тем, что флавиновые ферменты, входящие в состав электрон - транспортной цепи дыхания, поглощают синий свет и переходят в возбужденное состояние.

Увеличение интенсивности дыхания происходит и под действием ультрафиолетовых лучей, которые поглощаются тирозином, входящим в состав белковых молекул. Во всех указанных случаях свет – регулятор активности ферментов. Свет оказывает на дыхание и косвенное действие. Когда растения долго растут в темноте, в них наблюдается малая интенсивность дыхания из-за недостатка дыхательного субстрата, который образуется в процессе фотосинтеза.

**Изменение дыхания в онтогенезе**. Молодые растения и молодые органы дышат интенсивнее, чем старые. Особенно высока интенсивность дыхания растущих частей, так как для синтеза больших количеств веществ протопласт использует АТФ в количествах, значительно превосходящих обычные условия жизнедеятельности. При помощи механизма обратной связи клетка способна стимулировать образование АТФ в процессе дыхания в соответствии со своими потребностями. В проростках, кончиках корней, при распускании листьев дыхание, которое обеспечивает рост, в 3-10 раз больше дыхания в обычных условиях, которое поддерживает жизнедеятельность. По мере дифференцировки и поспевания тканей интенсивность дыхания снова может снижаться, например в листьях снижается в 10 раз.

Интенсивность дыхания в пересчете на целое растение сначала увеличивается, достигает максимума, затем падает. Эта зависимость известна под названием большой кривой дыхания. Если рассчитать интенсивность дыхания не на целое растение, а на грамм массы, тогда получим постепенно уменьшающиеся величины.

С чем связано уменьшение интенсивности дыхания с возрастом? По мере развития и старения тканей относительное содержание целлюлозы, лигнина и других подобных веществ в них увеличивается, увеличиваются вакуоли, содержащие запасные и ненужные вещества, и поэтому величина интенсивности дыхания на грамм массы уменьшается. Кроме того, в онтогенезе органа, организма изменяется количество живых дыхательных клеток. Сначала оно увеличивается благодаря активному делению, а потом увеличивается количество отмирающих клеток – дыхание тормозится.

Незадолго до начала процессов разрушения, которые связаны со старением, может наступить временная активация дыхания, которая получила название ***климактерического подъема дыхания***. Во время этого периода в плодах запасается этилен, который активирует, вероятно, ферменты ЭТЦ, что и вызывает резкое увеличение интенсивности дыхания. Это привело к практическим выводам: сочные плоды многих культур (томаты, ананасы, бананы) помещают в атмосферу этилена, когда хотят ускорить их поспевание.

Таким образом, возрастные изменения интенсивности дыхания характеризуются большой кривой дыхания и выявляют собой связь между ростовыми процессами, количеством живых клеток, количеством дыхательного субстрата. Это общая закономерность.

С возрастом уменьшается не только интенсивность, но и эффективность дыхания – уменьшается соотношение Ф:О. Это значит, что меньше синтезируется АТФ и больше энергии рассеивается в виде тепла.

Возраст влияет не только на качество дыхания, но и на величину дыхательного коэффициента. Увеличение дыхательного коэффициента в этом случае объясняют заменой ферментативных систем. В результате при старении происходит переключение с одного дыхательного пути на другой. Так, для молодых тканей характерен гликолиз (для меристем), для спелых – пентозофосфатный окислительный путь.

Таким образом, активность дыхания изменяется в соответствии с потребностями процессов роста и развития растений.

**4 Роль дыхания в продукционном процессе.** Большое значение для исследования дыхания как фактора продуктивности имело количественное разделение дыхания на две составляющие: дыхание на рост и дыхание на поддержание.

Уровень современных знаний не позволяет ставить вопрос об управлении дыханием роста с целью оптимизации дыхательных затрат посева. Что касается дыхания поддержания, то не все исследователи признают целесообразность снижения его интенсивности с целью повышения продуктивности растений, хотя около 50 % всех дыхательных затрат за период вегетации приходится именно на дыхание поддержания.

Во всяком случае, попытка регулировать дыхание поддержаниия может вызвать неизбежные осложнения, привести к замене одних растительных структур другими, поскольку величина дыхания активной биомассы положительно коррелирует с устойчивостью функционирования растительного организма. Если бы это даже удалось сделать, то потребовалось бы увеличение внешних энергетических затрат для создания дополнительных компенсирующих условий. Кроме того, из-за уменьшения скорости оборота белка в листьях может снизиться фотосинтез. Отсюда понятно, почему среди большого разнообразия сортов и гибридов пока не удалось найти формы, обладающие слабым дыханием поддержания, за исключением линий райграса.

Однако в последнем случае биохимическая основа разницы в скорости дыхания поддержания между линиями не ясна. Не известна также природа генов, контролирующих эту разницу, и они в настоящее время не являются предметом генетического улучшения. Поэтому использование биотехнологических подходов для повышения продуктивности растений путем снижения ИД остается проблематичным. Кроме того, при контролируемых генетических манипуляциях с дыханием, и особенно с митохондриями, может быть нарушен согласованный метаболизм в цитозоле, митохондриях и даже хлоропластах. Отсутствие в современных программах по генной инженерии задач по воздействию на дыхание подтверждает сложность этой проблемы.

Среди аспектов проблемы продуктивности растений важное место занимает оценка количественного соотношения дыхания и фотосинтеза. Оптимальный баланс углерода является одним из критериев приспособленности растений к условиям местообитания, поэтому определение указанного соотношения дыхания и фотосинтеза широко практикуется в эколого-физиологических исследованиях. В благоприятных условиях ИД листа не превышает 5-15 % ИФ. Определение соотношения дыхания и фотосинтеза целого растения на протяжении жизненного цикла позволяет выявить основные закономерности в продуцировании биомассы.

Поскольку интенсивность истинного фотосинтеза не может быть измерена прямыми методами (из-за сложности разделения фотосинтетического и дыхательного газообмена на свету), то гросс-фотосинтез *(Рq)* обычно рассчитывают как сумму среднесуточного прироста биомассы *(ΔW)* и дыхательных затрат *(R)*. От­ношение *R/Pq* тесно связано с коэффициентом эффективности роста (КЭР), показывающим долю продуктов фотосинтеза, пошедших на накопление биомассы растений:

*R/Pq = 1 –* КЭР или КЭР = 

Величина КЭР у разных культур варьирует от 0,3 до 0,8. Она ниже у культур, накапливающих белки и липиды, по сравнению с теми, которые запасают крахмал или другие углеводы. ВеличинаКЭР заметно снижается в онтогенезе, что обусловлено увеличением доли дыхания поддержания в общем дыхании растения.

Чем выше значение коэффициента дыхания на рост, тем ниже эффективность превращения субстрата в структурную биомассу.

На основании данных о биохимических путях синтеза был рассчитан выход основных соединений биомассы из единицы субстрата (глюкозы). Этот показатель получил название *продукционной величины (PV).* По смыслу она идентична коэффициенту истинной эффективности роста *(Yq)*, но относится к синтезу отдельных веществ биомассы. Значения *PV* можно использовать для подсчета примерного количества субстрата, необходимого для синтеза биомассы известного состава. По теоретическим расчетам из единицы субстрата (углеводов) синтезируется примерно 0,75-0,85 единицы вегетативной массы. Экспериментальные значения для целых растений варьируют от 0,65 до 0,85.

Таким образом, в углеродном балансе целого растения затраты ассимилятов на дыхание в благоприятных для роста и развития условиях составляют от 30 до 60 %, т.е. на накопление биомассы расходуется лишь около половины ассимилированного углерода. Остальная часть окисляется в процессе дыхания.